Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen.

Von **Günther Schmid.**

(Mit Tafel XII und XIII und einer Abbildung im Text.)

Einleitung.

Im allgemeinen ist der Gedanke sehr verbreitet, als seien die insektivoren Pflanzen allein auf den Stickstoff der Insektenbeute angewiesen, und als sei nur darin der Sinn der Insektivorie zu sehen. Wenige Autoren nur (z. B. Czapek, Jost, Wiesner u. a.) machten sich von dieser einseitigen Auffassung frei und wiesen auch auf den Bezug von anderen wertvollen Aschenstoffen hin, und Stahl betonte in seiner Arbeit über die Mycorhyzenbildung eindringlich die Vielseitigkeit des Ernährungsbedürfnisses der insektivoren Pflanzen. Bisher aber fehlten entscheidende Tatsachen, irgendwelche Untersuchungen lagen nicht vor. Stets war auch unklar, wie sehr die Insektivoren animalische Beute auszunutzen imstande seien, ob nicht etwa die Erfüllung von Bedürfnissen in zweiter Linie auch die Ausnutzung anderer, immerhin wertvoller Stoffe nach sich ziehen müsse. Ferner schien es der Untersuchung wert, die histologischen Verhältnisse auf Beziehungen zu der eigenartigen Ernährungsweise dieser Pflanzen durchzusehen.

Vorliegende Arbeit wurde 1910—1911 im botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. E. Stahl ausgeführt. Ich bin für Unterstützung und Ratschläge meinem hochverehrten Lehrer sehr dankbar.

Ferner bin ich für Zuwendung von Pflanzenmaterial oder briefliche Nachrichten Dank schuldig den Herren J. Bornmüller (Weimar), Prof. L. Diels (Marburg), Dr. R. Marloth (Capstadt) und Prof. E. Zacharias † (Hamburg).

Die Niederschrift dieser Arbeit wurde am 15. September 1911 abgeschlossen.

I. Die mineralische Ernährung der Insektivoren auf normalem Wege.

Bewurzelung. Ch. Darwin (pag. 15, 259, 300 und 333) machte auf die dürftige und wenig gegliederte Bewurzelung von Drosera, Dionaea,

Drosophyllum und Pinguicula aufmerksam und glaubte sie zur Insektivorie in Beziehung setzen zu dürfen. Er erwog, ob nicht die Wurzeln dieser Pflanzen wesentlich nur im Dienste einer Wasserversorgung stünden, während die Nährsalze (Stickstoffverbindungen) zum größten Teil aus den Beuteobjekten entnommen werden möchten. Freilich hätten die Wurzeln die Fähigkeit, Salze aufzunehmen, durchaus noch nicht eingebüßt, was ihm die Absorption von Ammoniumkarbonat bei anderer Gelegenheit deutlich gezeigt hatte (pag. 125). Gleichzeitig bemerkte F. Cohn die auffällige Wurzellosigkeit bei der untergetauchten Aldrovandia und sah unabhängig von Darwin eine Erklärung dieser Erscheinung in der Beteiligung der als Insektenfallen organisierten Blätter bei der mineralischen Ernährung der Pflanze. Ja, der Mangel an Wurzeln verbunden mit der Ausbildung blasenförmiger Blattgebilde waren Anzeichen, die ihn zur Entdeckung der insektivoren Eigenschaften von Utricularia führten.

Seitdem sind über die Frage nach dem Verhältnis zwischen Wurzelausbildung und Insektivorie oft Äußerungen hier und da gefallen, ohne daß eine eingehendere Prüfung aller Umstände dabei zugrunde gelegen hätte. Sie stimmen der Auffassung nach entweder Darwin und Cohn zu [so Heinricher (II)] oder verwerfen — beispielsweise Pfeffer, Czapek, Oels, Fraustadt, Wiesner, Drude (I) — ihre Begründung als wertlos, da auch andere Wasser- und Sumpfpflanzen keine größeren zur Aufnahme von Salzen bestimmte Organe besäßen.

Freilich ist eine durchgreifende Untersuchung der Verhältnisse schwierig und nur soweit zu einem Ende zu bringen, als es überhaupt ökologische Fragen einstweilen zulassen.

Tatsächlich ist es so und durch die Studien Freidenfelt's (I) deutlich herausgestellt worden, daß über einen gewissen Wassergehalt des Bodens hinaus eine Rückbildung des Wurzelsystems eintritt. Z. B. kommt Parnassia palustris auf nassem Sumpfboden und gering durchfeuchteter Unterlage vor und bildet dann immer nur in letzterem Falle reich verzweigte Nebenwurzeln, während es ihr sonst oft vollkommen an Nebenwurzeln mangelt. Ob an diesen Rückbildungserscheinungen lediglich die starke Nässe mit ihrer größeren Gefahr zur Fäulnis oder die durch die Feuchtigkeit bedingte Verminderung des Porenvolumens im Boden und geringere Permeabilität für Luft schuld sind oder beide Faktoren zusammen, ist noch ungewiß. Jedenfalls ist gut verständlich, bei einiger Betrachtung der Hygrophyten außer den Insektivoren noch andere schwach bewurzelte Arten finden zu müssen. Freidenfelt führt als gänzlich nebenwurzellos an: Ranunculus pygmaeus, Scirpus

parvulus, Hydrocotyle vulgaris, Saxifraga rivularis. Allein allerlei hygrophile Pflanzen mit geringer Bewurzelung anführen zu wollen, wäre hier nutzlos. Abgesehen davon, daß beim Vergleich die Entwicklung der oberirdischen Teile in Betracht gezogen werden müßte, darf man nicht vergessen, daß bei der Frage nach der Reduktion der Insektivorenwurzeln weder absolute noch relative Ausbildung des Wurzelsystems interessieren kann, sofern nicht ausdrücklich die jeweiligen Nährbedingungen des Bodens herangezogen werden.

Aus Mangel an Material ist es mir bei dieser Frage nur möglich auf die deutschen Drosera-Arten einzugehen. Hier ist ja ohnehin bekannt und in den Lehrbüchern vertreten, daß sie vorzüglich auf nährstoffarmen Böden vorkommen. Doch diese Tatsache erscheint nicht genügend, da man sich sagen sollte, daß gerade die Orte, wo der Kampf um den Nährsalz bietenden Boden ausklingt, wo also die geringste Vegetation besteht und dennoch gutes, typisches Gedeihen von Drosera, besonders für diese Erörterung ergiebig seien. Falls der Wettbewerb mit anderen Pflanzen gelegentlich ausgeschaltet oder gering sein sollte, vermöchten möglicherweise einzelne Arten Drosera auf normalen, nährstoffreichen Böden zu wachsen. Das scheint mit deutlich daraus hervorzugehen, daß ich auf 1½ %igem Agar, der 0,2 % Knopsches Nährsalz enthielt, monatelang aus Samen gezogene kleine Exemplare von Drosera rotundifolia halten konnte, während von natürlichen Standorten genommene Individuen in normaler Knopscher Wasserkultur zu stattlichen Pflanzen heranwuchsen. Ferner beobachtete ich im letzten Sommer auf einer mit Pferdemist bestreuten Heidefläche zwischen Bollberg und Mörsdorf im Altenburgischen viele schöne Exemplare von Dr. rotundif., manchmal sogar inmitten von Misthäufchen erwachsen. Die Abneigung gegen Kalksalze scheint auch nicht so groß zu sein, wie man vermuten könnte. Hatten doch meine eben erwähnten Nährsubstrate immerhin 0,1 % Kalziumnitrat, was die Reizfähigkeit der Tentakel nicht im mindesten beeinflußt hatte. Die Correns'schen Feststellungen können sich also nur auf augenblickliche Wirkungen des Kalziums beziehen, oder es wird vielleicht, wie Correns schon andeutete und neuere Arbeiten über den Antagonismus zwischen den Bodensalzen wahrscheinlich machen, der Einfluß des Kalziums durch die übrigen Salze stark herabgemindert.

Daß eben Drosera befähigt ist, Bestände bildend noch auf den dürftigsten Orten — eines Hochmoores beispielsweise — auftreten zu können, gibt für die Beurteilung des Wurzelsystems den Ausschlag. So ist oft zu beobachten, wie an neuen Torfstichen Drosera-Arten an den Wänden sich ansiedeln und lange Zeit einzige Bewohner bleiben (vgl. auch

M. Düggeli). Daß hieran die Flugeinrichtungen der Samen nur z. T. die Ursache sind, ist ganz klar. Gute Bilder von der Besiedelung und Gliederung von Hochmooren haben wir durch die Arbeiten C. A. Weber's erhalten, besonders durch die Monographie des großen Moors von Augstumal im Memeldelta. Hier sind wir nun in den Stand gesetzt, im einzelnen die Beziehung zwischen Nährstoffgehalt des Bodens und der Vegetation ausfindig zu machen:

Zonenweise erfolgt vom Rande nach der Mitte — den höheren Partien — des Moores zu ein allmähliches Abnehmen des Aschengehaltes in Boden und Bodenwasser, und nur in den mittleren Teilen, d. h. den nährstoffärmsten, sind Drosera anglica und rotundifolia zu Hause. Wie steht es hier mit den Begleitpflanzen und ihrer Bewurzelung?

Weber nennt neben Torfmoos und der Flechte Cladonia uncinalis: Scripus caespitosus, Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris, Rhynchospora alba, Vaccinium Oxycoccos, Andromeda polifolia und — Drosera anglica, Dr. rotundifolia. Das ist eine recht spärliche Vegetation, die ohne weiteres die einzigartige Stellung der Insektivoren hinsichtlich der Bewurzelung auffällig zeigt.

Vaccinium Oxycoccos und Andromeda, wie die Vacciniaceen und Ericaceen überhaupt, haben Wurzelverpilzung, und zwar, wie seit B. Frank's Entdeckung allgemein bekannt ist, endotrophische Mycorhiza. Wir dürfen also mit Sicherheit — um so sicherer durch die Vermutungen, die Fuchs und Weyland hinsichtlich der endotrophen gegenüber der exotrophen Verpilzung jetzt haben aufkommen lassen — annehmen, daß diese Pflanzen vermittels der Wurzelpilze die schwer erreichbaren, d. h. für die Pflanze sonst unlöslich gebundenen Stoffe des Humus zugeführt bekommen. Überdies hat neuerdings Ch. Ternetz aus den Wurzeln der Vacciniaceen und Ericaceen, u. a. von Vacc. Oxycoccos und Andromeda, Pyknidenpilze der Gattung Phoma isolieren können, die im ausgeprägten Maße, ja von allen bis jetzt bekannten stickstoffbindenden Organismen die höchste relative Menge an Stickstoff aus der atmosphärischen Luft assimilieren sollen. Hinzuweisen wäre hier ferner auf das geringe Wachstum von Vacc. Oxycoccus und Andromeda polifolia und den geringen Stoffverlust durch den seltenen Blattabfall der immergrünen Blätter. Für alle von Frank a. a. O. untersuchten Ericaceen und Vacciniaceen (u. a. Andromeda, Vacc. Oxycoccos, Ledum palustre) ergeben sich mäßig häufig verzweigte Wurzeln von verhältnismäßig großer Länge und haarförmiger Dicke (0,05—0,07 mm, bisweilen nur 0,03 mm). Wurzelhaare fehlen ausnahmslos, und die Absorption geschieht durch die voluminöse Epidermis.

Die oben genannten Cyperaceen und Scheuchzeria sind nicht mykotroph, haben aber ein ausgeprägtes Wurzelsystem, das 45—75 cm tief in den Boden eindringt.

So bleibt also Dosera übrig.

Die geringen Maße ihrer Wurzeln sind ja schon öfter mitgeteilt worden. Nach Darwin (pag. 15) finden sich zwei oder drei „leicht geteilte" Zweige von ½ bis 1 Zoll Länge. Heinricher (II), der die Wurzellosigkeit der Keimpflanze entdeckte, erwähnt bei Dr. capensis nur eine voll funktionierende, meist unverzweigte Wurzel von 16—20 cm Länge, eine abgestorbene und eine in Ausbildung begriffene. Starke Exemplare von Dr. rotundifolia hatten nach ihm eigentlich nur zwei bis drei diesjährige, funktionstüchtige Wurzeln. Bei 10 Exemplaren von auf Sphagnum gewachsenen Dr. rotundifolia, die ich selbst im Spätsommer in einem Moore bei Hamburg beliebig auswählte, waren alle Wurzeln der vorigen Jahre konserviert, so daß ich im ganzen eine Schar von 70 Wurzeln messen konnte. Jede Pflanze hatte nur ein bis drei, höchstens vier intakte Wurzeln, alle übrigen waren geschrumpft, gehörten früheren Jahren an. Die Wurzellänge betrug 2—44 mm (alle 70 Wurzeln gemessen), die mittlere jedoch 15 mm.

Hiernach scheint es bei der Dürftigkeit des Substrates ohne weiteres einleuchtend, daß das Wurzelsystem der Drosera zur mineralischen Ernährung nicht hinreichend ausgebildet sei. Allein der rein morphologische Vergleich dürfte doch nicht hinreichen, zumal gerade eine starke Ausbildung der Wurzelhaare zu bemerken ist und wir zunächst auch nichts über die Leistung dieser Wurzeln und über die Stärke der Wasserdurchströmung in der Pflanze wissen. Es ist in diesem Zusammenhange auffällig, daß die Wurzelhaare bei Drosera (rotundifolia und capensis geprüft) sowohl wie bei Dionaea völlig resistent gegen Chromsäure sind, ja, daß bei Dr. rotundifolia selbst die Rindenzellen lange dem Angriff dieser Säure Widerstand leisten. Die Zellwände werden in diesen Fällen verkorkt sein, und auch das gibt zunächst keinerlei entscheidende Winke für die Beurteilung der Wasseraufnahme, wennschon Freidenfelt (II) in dieser Erscheinung und verwandten Bildungen bei Hygrophytenwurzeln eine Herabsetzung der Absorption vermutet.

Es ist klar, daß unter den Standortverhältnissen der Drosera, — und vielleicht auch der übrigen Insektivoren — die Wasserdurchströmung der Gewebe eine bei weitem energischere sein müßte, als bei den übrigen Moorpflanzen und besonders auch der Arten normaler Böden, falls der Mineralbedarf auf dem Wege durch die Wurzel gedeckt werden

sollte. Um eine Vorstellung zu anderen Substraten zu geben, stelle ich hier die Werte zusammen, wie sie in Weber's obengenannter Abhandlung über das Hochmoor Augstumal und in Ramann's Bodenkunde zu finden sind. 100 Teile Trockensubstanz des Bodens enthielten:

	Augstumal-Moor, speziell Standort der Drosera, nach Weber	Diluvialer Lehmboden nach E. Ramann's Bodenkunde, pag. 209
Kali	0,044	1,06
Phosphorsäure .	0,075	0,18
Kalk	0,217	2,86
Magnesia . . .	0,138	0,88

In Verhältniszahlen ausgedrückt ergeben sich:

	Augstumal-Moor		Diluvialer Lehmboden
Kali	1	:	24,0
Phosphorsäure .	1	:	2,4
Kalk	1	:	13,1
Magnesia . . .	1	:	5,9

Leider fehlen bei Ramann Angaben über den Stickstoffgehalt. Mit Kiefernwald-Rohhumus verglichen, ergibt sich zwischen diesem und dem des oben genannten Drosera-Standortes hinsichtlich des Stickstoffes die Proportion 27,3 : 1 (s. Wollny, Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen, pag. 225).

Bei weitem zu klein sind diese Zahlen, wenn man berücksichtigt, daß der Torfboden ein geringeres spezifisches Gewicht als andere Böden besitzt, dann vor allem, daß er einen bedeutend höheren Wassergehalt hat. Die spärlichen Nährstoffe eines Torfbodens sind also viel diffuser im Raum verteilt als in irgend einem anderen Substrate.

Die Frage, ob die Insektivoren hinreichende, ob reduzierte Bewurzelung haben, läuft auf eine Untersuchung ihrer Wasserdurchströmung hinaus.

Wasserdurchströmung. Zuerst hat E. Stahl (II) in seiner Arbeit über den Sinn der Mycorhiza auf die Bedeutung der Wasserdurchströmung einer Pflanze für die Beurteilung der Größe der normalen Nährsalzzufuhr hingewiesen. Bei der Gelegenheit waren ihm die Insectivoren als besonders stark durchströmt aufgefallen. Und tatsächlich sind auch zum mindesten die deutschen Arten in die Reihe der Pflanzen mit starkem Transpirationsstrom zu stellen. Aber das läßt noch nicht auf die Ökologie der Nährsalzversorgung unter natürlichen Verhältnissen schließen. Man könnte zunächst in der Erscheinung der Tropfenbildung an den Tentakeln — an Drosera gedacht — wie bei reger Hyda-

thodentätigkeit bei anderen Gewächsen, ein Anzeichen schnellen Wasserverkehrs in der Pflanze erblicken. Jedoch die Sekretion arbeitet sparsamer als vorauszusehen war.

1. Versuch: Drosera binata. Junges, einziges Blatt einer Topfpflanze mit ca. 50 großen Randtentakeln, die sämtlich mit großen Sekrettropfen behängt waren. Der Topf wurde neu mit Regenwasser begossen und unter eine Glasglocke gestellt, so daß die Luft unter der Glocke bald dampfgesättigt sein mußte. Vorher war an zwei vorsichtig mit Tusche signierten Tentakeln der Sekrettropfen mit Stückchen Fließpapier weggesaugt worden. Eine Reizung geschah nicht. Beginn des Versuches 7. Mai abends 10 Uhr, Temperatur 14° C. Die Pflanze wurde vom nächsten Morgen an etwa alle 2 Stunden mit der Lupe beobachtet, ohne daß die Glocke abgedeckt zu werden brauchte. Aus dem Protokoll, nach langer Beobachtungszeit, die keinerlei Veränderung brachte: 9. Mai, morgens ½8 Uhr (d. i. nach 33½ Stunden): ein Tentakel mit leidlich großem Tropfen, der andere mit wenig Sekret. Abends 7 Uhr (d. i. nach 45 Stunden): der eine Sekrettropfen in der Größe normal! 10. Mai, abends 9 Uhr (nach 71 Stunden): erst jetzt beide Sekrettropfen normal.

2. Versuch: Wiederholung des vorigen Versuches an einem kräftigen Exemplar von Drosera capensis. Topf in einer Schale mit Regenwasser. Die Blätter wurden noch besonders mit einer feinen Spritze mit Tröpfchen übersprüht. Zwei Tentakel waren ihres Sekretes beraubt. Beginn 11. Mai, abends 9 Uhr, Temperatur 19,5° C. Im Protokoll: mit der Lupe nachgesehen: 12. Mai, morgens 9 Uhr, mittags 2, abends 6½, 10½ Uhr; 13. Mai, morgens 9, abends 9 Uhr; 14. Mai morgens 8, abends 11 Uhr. Erst am 15. Mai, morgens 8 Uhr, d. i. nach 83 Stunden, beobachtete ich an einem der markierten Tentakel einen nahezu normalen Tropfen, an dem anderen nur Spuren Sekret. Am 16. Mai, morgens 8 Uhr (nach 107 Stunden) ein Tentakeltropfen normal, der andere klein.

Diese beiden Versuche zeigen deutlich, wie langsam von den Tentakeln beseitigte Sekrettropfen regeneriert werden, bei Dr. binata nach ca. 45, bzw. 71 Stunden, bei Dr. capensis erst nach ca. 100 Stunden. Dieser Fall tritt unter natürlichen Verhältnissen immer dann ein, wenn die Tentakel bei einer Insektenfütterung in Funktion gewesen sind und nun sekretlos einer Erneuerung der Sekrettropfen harren.

Ungleich schneller erfolgte die Ausscheidung, wenn an das tropfenlose Tentakel ein minimales Stückchen Zucker angebracht wurde: schon nach 5 Minuten war Sekretumhüllung des Zuckers gut sichtbar und nach 15 Minuten ein Tropfen normaler Größe erreicht. Dasselbe erfolgte bei vorsichtigem Anbringen von kleinen Stückchen getrockneten Hühner-

eiweißes. Ohne daß eine Reizbewegung eingetreten war, konnte man nach 10 Minuten einen Normaltropfen beobachten.

Um festzustellen, ob das Sekret selbst auf die Sezernierungstätigkeit einwirke, legte ich auf Tentakelköpfe mit beseitigten Tropfen vorsichtig die Enden abgeschnittener Tentakel mit getrocknetem Sekret. Die Regeneration zum normalen Drüsentropfen erfolgte: 1. in 50 Minuten, 2. nach 30 Minuten, 3. nach 25 Minuten (später dieses Tentakel eingebogen, war demnach gereizt), 4. nach 40 Minuten. Diese Versuche waren an Dr. rotundifolia angestellt worden.

Die Drüsen von Drosera sind demnach den Nektarien mit extrazellularen Sekretionsflüssigkeiten anzugliedern. Eine allzugroße Bedeutung bei der Bildung eines energischen Wasserstromes in der Pflanze ist ihnen nicht zuzuschreiben. Es kommt hier nie zu einem Abtropfen, zu einer Guttation, wie bei ausgeprägten Hydathoden. Das Sekret ist eben viel zu wertvoll und muß jeden Augenblick zum Fangen von Insekten bereit gehalten werden. Selbst herabfallender Regen beseitigt den zähen, schleimigen Drüsensaft nicht. Andererseits dürfen diese Sekrettropfen nicht allzuleicht eintrocknen, falls sie noch bei starkem Sonnenschein und geringer Luftfeuchtigkeit wirksam sein sollen. Gerade Drosera wird oft während einiger Tagesstunden heißer, verhältnismäßig trockener Luft auf unseren Mooren ausgesetzt. Ich habe öfters Drosera rotundifolia in Norddeuschland und Thüringen mit glänzenden Tropfen besetzt auf Torfstichen mit völlig trockener Oberfläche beobachtet, oder einmal in der lockeren Vegetation einer Heide bei über 30° C Schattentemperatur in unmittelbarer Nachbarschaft von Sphagnum-Polstern, deren oberste Schichten bis 1 cm tief vollkommen getrocknet waren. Dieselbe Beobachtung kann man an Pinguicula vulgaris machen. So sah ich im Juni 1911 Pinguicula im Bayrischen Wald beim Aufstieg zum Arber und am kleinen Arbersee in Gesellschaft von Vaccinium Myrtillus, Potentilla silvestris, Gnaphalium dioicum, Calluna vulgaris auf einem Boden von geringer Feuchtigkeit neben Sphagnum-Hügeln, die nur im Innersten geringe Feuchtigkeit hatten. Anzuführen wäre hier der merkwürdige Standort der Pinguicula-Varietät gypsophila Wallr., die nach Drude (Der hercynische Florenbezirk) zusammen mit Parnassia auf dem trockenen Zechsteingips am Harze bei Stempeda als Xerophyt vorkommen soll. Leider habe ich Pinguicula nicht auf die Sezernierungserscheinungen untersuchen können.

Um die Schnelligkeit der Wasserabgabe eines Drüsentropfens zu ermitteln, kniff ich vorsichtig Stücke des Blattrandes oder einzelne Tentakel mit der Pinzette ab und überließ sie dem Eintrocknen.

1. Dr. binata: Die 2½ mm lange Spitze eines Blattes mit sieben Rand- und acht Flächententakeln wurde abgetrennt. Temperatur während der Beobachtung 21,5—22° C. Nur zwei Randtentakel wurden genauer beobachtet. Erst nach 50 Minuten hingen die Tropfen schmal, spindelförmig um den Drüsenkopf und nach ca. 65 Minuten waren sie vollkommen eingetrocknet.

2. Dr. rotundifolia: Mehrere Versuche mit einzelnen Tentakeln wurden im Mittagssonnenschein ausgeführt und zeigten das gleiche Ergebnis: Erst in 60—80 Minuten waren die Sekrettropfen verschwunden.

Einen geringen Anteil bei dieser kleinen Verdunstungsgeschwindigkeit hat die Kugelgestalt des Tropfens, die Hauptursache liegt in der Zähigkeit des Sekretes, das möglicherweise sogar eine Struktur besitzt, was ich aber nicht entscheiden konnte.

Wir müssen also nach obigen Versuchen davon absehen, in der Sekretion ein Mittel hervorragend schnellen Wasserstromes für die Drosera-Pflanze zu erblicken.

Wie groß ist denn überhaupt der Transpirationsstrom? Wie groß ist die Transpiration der Blätter mit anderen Pflanzen verglichen?

Als Vergleichsmaterial wählte ich eine nichtmykotrophe Pflanze nährstoffreichen Bodens mit anerkannt schneller Wasserdurchströmung. Ich wählte Impatiens amphorata.

Versuche: Unter Wasser abgeschnittene Blätter wurden in mit Regenwasser gefüllte, kleine Glaszylinder gestellt, die Wasseroberflächen mit Öl überschichtet.

1. Im trockenen Raum (Zimmerluft) bei diffusem Lichte.

Drosera rotundifolia vier Blätter mit gut sezernierenden Tentakeln, Impatiens ein Blatt. Nach 5 Stunden Drosera 0,017 g, Impatiens 0,319 g Wasserverlust. Aufs Trockengewicht des Blattes bezogen, Drosera: Impatiens = 2,4 : 2,9 = 0,8 : 1.

2. Im feuchten Raum bei diffusem Lichte.

Nach 23 Stunden verlor Drosera 0,111 g, Impatiens 0,339 g Wasser. Verhältnis der Wasserverluste aufs Trockengewicht bezogen, Drosera: Impatiens = 37 : 5 9 = 6,3 : 1.

3. Im Sonnenschein mittags, trockene Luft.

Nach Verlauf von 3 Stunden ergab sich für Drosera die Gewichtsdifferenz von 0,108 g, für Impatiens 1,027 g, d. i. aufs Trockengewicht bezogen das Verhältnis Dosera: Impatiens = 15,0 : 10,27 = 2,3 : 1.

4. Sonnenschein mittags, in feuchter Luft.

Nach 3 Stunden Drosera 0,313 g, Impatiens 1,773 g verloren oder Drosera: Impatiens = 44,7 : 18,9 = 1,4 : 1.

Drosera rotundifolia hat diesen Versuchen zufolge außer im ersten Fall eine größere Transpirationsziffer als Impatiens amphorata. Die Verhältniszahlen sind, Impatiens zu Drosera:

1 : 0,8; 1 : 6,3; 1 : 2,3; 1 : 1,4.

Verglichen mit den Ziffern über den Nährwert des Standortes von Drosera (pag. 340) ist jedoch die Transpiration und somit die Wasserdurchströmung von Drosera, wie sie in diesen Verhältniszahlen ausgedrückt ist, gegenüber der nährstoffreichen Boden bewohnenden Impatiens recht klein. Man erwäge, daß der angegebene Waldhumusboden über 27,3 soviel Stickstoff und ein diluvialer Lehmboden, wie er als Untergrund von Hochmooren auftreten kann, über 24 mal soviel Kali enthält als der von Weber angeführte typische Untergrund für Drosera! In meiner Prüfung der Wasserdurchströmung ist ferner die unter natürlichen Verhältnissen wirksame Tätigkeit der Hydathoden bei Impatiens nicht berücksichtigt. Überdies sehe ich in einer Arbeit von D. Schröder, daß Impatiens von einer Reihe Pflanzen guter Böden in der Abgabe des Wassers übertroffen wird. So verlieren Blätter von Phaseolus 1,3, Alnus 1,7 mal so schnell die Hälfte ihres Wassergehaltes, Fagus 2,1, Helianthus, Tropaeolum, Althaea und Acer 2,6, Quercus 4,5 mal so schnell als Impatiens!

Nach diesen Erwägungen und dem Ergebnis, daß Drosera wohl eine starke, aber für ihren Standort nur eine beschränkte und ökonomische Wasserversorgung besitzt, um jeder Zeit die Möglichkeit eines Insektenfanges mittels der sezernierenden Tentakeln zu haben, wird die Behauptung aufgestellt werden dürfen, daß das Wurzelsystem und die Einrichtungen zur Transpiration nicht hinreichend sind, um der Pflanze an ihrem typischen Standorte auf dem üblichen Wege die genügende Menge Bodennährstoffe zu übermitteln.

Hiermit im Einklange steht der Befund von Weyland, der im auffälligen Gegensatz zu anderen Pflanzen die Wurzeln von Dr. rotundifolia phosphorfrei und äußerst kaliarm findet. Dasselbe gilt nach ihm für Darlingtonia californica und Sarracenia flava (andere Arten nicht untersucht); für Sarracenia ist auch hinsichtlich des Ca-Gehaltes ein Mangel festzustellen.

Über die Bewurzelung der exotischen Droseraceen etwas Stichhaltiges zu sagen, fällt schwer. Weder genauere Daten über

die Ausbildung des Wurzelsystems finden sich in der Literatur, noch irgendwelche brauchbaren Beschreibungen der jeweiligen Standorte. Jedenfalls wird auch bei ihnen die Bewurzelung recht schwach sein, wenn man aus einzelnen bei uns kultivierten Vertretern, wie Dr. binata, capensis und spathulata Schlüsse ziehen darf. Bei Dr. capensis und binata und vielen anderen (z. B. Dr. flexicaulis, cistiflora, pauciflora, vgl. die Monographie von Diels) dienen — mehr noch als bei den deutschen Arten — die Wurzeln als Speicherorgane, besonders für Stärke. Die Behaarung scheint sehr verschieden entwickelt zu sein. So gibt Marloth (Das Kapland usw., Ergebnisse der Valdivia-Expedition) für die kapländischen Dr. cistiflora, capensis und trinervia dichten Haarfilz, für Dr. cuneifolia, hilaris, ramentacea nur spärliche Behaarung an. Merkwürdig ist die völlige Wurzellosigkeit bei dem Subgenus Ergaleium DC., das in der australischen Dr. erythrorrhiza Lindl. einen typischen Vertreter hat. Diels (II) hat diese Formen beschrieben und sah oberhalb der unterirdischen Zwiebel die Achse dicht besetzt mit wurzelähnlichen, aber haubenlosen Gebilden (Rhizoiden), die als Auswüchse dem Blattgrunde von Niederblättern entspringen. Ob und inwieweit diese Rhizoiden die Funktion von Wurzeln übernehmen, ist nicht untersucht. Ob sie Gefäßbündel enthalten?

Für Drosophyllum ist Penzig geneigt die Bewurzelung als gut ausgebildet anzusprechen. Im allgemeinen fand er keine sekundären Seitenwurzeln und die primären Seitenwurzeln dauernd nur nahe der Wurzelspitze. Er stellte für die „Pfahlwurzel" eine Dicke von 0,3—0,7 cm und die Länge von 7—14 cm fest bei einer Entwicklung der oberirdischen Schäfte von 17—41 cm. Daß die Wasserdurchströmung gering sein müsse, folgerten Meyer und Dewèvre aus der Beobachtung, daß Lithiumnitrat erst nach 12 Stunden den Weg aus dem Erdboden bis in den Schleim der Drüsensekrete zurückgelegt hatte.

Über Dionaea muscipula haben wir nur die kurzen Angaben bei Munk bzw. Kurtz, daß die Wurzeln unverzweigt und etwas fleischig seien mit einer Länge von 10—15 cm und diejenige Fraustadt's über eine Wurzel von 2 cm Länge und 0,5 mm Dicke. Ich selbst maß an einem kultivierten Exemplar 10 Wurzeln von ½—1 mm Dicke und 6,0—11,2 cm Länge.

Was nun die Lentibulariaceen betrifft, so bleibt es doch eine auffällige Sache, daß unter den heimischen Wasserpflanzen, abgesehen von der kleinen Wolffia arhiza, Utricularia neben Ceratophyllum und Salvinia die einzige Gattung ist, die völlig wurzellos dasteht. Allerdings können bei Utricularia ja auch sog. Rhizoiden auftreten, deren Leit-

bündel einen vollkommeneren Bau als die äquivalenten Bündel gewöhnlicher Wasserblattzipfel besitzen und somit vielleicht auch eine Rolle bei der Nahrungsaufnahme spielen mögen. Jedoch werden diese Gebilde bedeutend übertroffen durch die Rhizoiden, beispielsweise von Ceratophyllum demersum, die nach Glück die Länge von 6—25 cm erreichen. Auch die tropischen Landutrikularien sind wurzellos (H. Schenck für Utr. montana und Utr. Schimperi) und haben z. T. Rhizoiden, wie Goebel (I) mitteilt (für Utr. bifida, affinis, coerulea). Die australische Polypompholyx multifida ist nach F. X. Lang gänzlich wurzellos, besitzt dagegen zahlreiche zylindrische Ausläufer („Blattwurzeln") von 25—28 mm Länge, die außer zum Festheften nebenher vielleicht die Funktion der Nahrungsaufnahme haben.

Pinguicula mit der primitiveren Form des Insektenfanges und dem Anspruch auf weniger nährstoffarme Substrate läßt eine reichere Bewurzelung vermuten. Ich fand bei P. vulgaris aus dem Thüringer Wald fünf bis sieben Wurzeln von ca. 2—2,5 cm Länge ohne Nebenwurzeln. J. Klein zählte an kräftig entwickelten Exemplaren von P. alpina, die auf feuchtem, moosigen Kalkfelsen erwachsen waren, 10—15 Wurzeln von 4—6 cm Länge und 1—1,5 cm Durchmesser.

Genlisea ornata und G. violacea haben nach Goebel (II und III) keine Wurzeln, sondern in den Boden hinabreichende, den Blättern homologe Schläuche, die dem Insektenfang dienen und vielleicht auch als Wurzeln fungieren.

Noch spärlicher sind Aufzeichnungen über die Bewurzelung der Sarraceniaceen und Nepenthaceen und ihre Bedingungen. Auch hier bestehen in der Literatur immer Neigungen, entweder das Wurzelwerk als ärmlich anzusehen, oder hervorzuheben, daß es doch gut ausgebildet sei. Beide Familien besitzen in allen Gattungen starke Rhizome (vgl. Macfarlane I, II, Krafft, Wunschmann, Zacharias, Heinricher IV). Die Sarraceniaceen sollen nach Macfarlane jedes Jahr fünf bis acht Wurzeln mit 3—6 cm langen Nebenwurzeln bilden, die sich dann im folgenden Jahre zu Speicherorganen einrichten. Nur die Hauptwurzeln sollen einen spärlichen Besatz von Wurzelhaaren tragen.

II. Kohlenstoffassimilation und Insektivorie.

Das Assimilationsparenchym. Ist die Ökologie der Wasseraufnahme — jedenfalls bei Drosera rotundifolia — nach den Ausführungen im vorigen Kapitel normalerweise in Disharmonie mit den Bedingungen des natürlichen Standortes und den Nährstoffbedürfnissen der Pflanze,

so ist es selbstverständlich, daß die Insektivoren die nötigen mineralischen Elemente aus den Beuteobjekten erhalten. Dann wäre damit ein Anpassungsverhältnis schönster Form hier ersichtlich. Für die Versorgung mit Stickstoff haben ja schon Darwin durch seine zahlreichen Fütterungs-, Verdauungs- und Reizversuche und die vielen bestätigenden und ergänzenden Abhandlungen späterer Bearbeiter den Beweis erbracht, daß der N-Mangel des Bodens durch die Aufnahme stickstoffhaltiger Verbindungen aus den Insekten gutgemacht würde. Die Kompensation des Phosphors und Kaliums werde ich im Abschnitt III zeigen.

Hat die Insektivorie eine Beziehung zur Ausbildung des Wurzelsystems — gleichviel, ob die Wurzeln reduziert sind, oder ob die Pflanze (Drosera) vermöge ihrer Insektivorie befähigt ist, mit jener dürftigen Wurzelausbildung noch die nährstoffärmsten Plätze zu besiedeln[1]) — so scheint es der Untersuchung wert, andere Organisationen der Insectivoren auf deutliche Beziehungen zur Insektivorie durchzusehen. Es sind in dieser Richtung bisher nur die Einrichtungen behandelt worden, die zu Fang und Verdauung der Beute ein unmittelbares Verhältnis haben. Allerlei interessante morphologische und anatomische Eigenheiten wurden bekanntlich zutage gefördert, ich erinnere an den z. T. recht komplizierten Bau der Drüsenorgane, die Tentakelbildung der Droseraceen, die Einrichtung zu der eigenartigen Reizbewegung und zur Regulierung der Sekretzusammensetzung bei einigen Arten, die Differenzierung in einseitig und allseitig mit Drüsenscheiben besetzte Rand- und Flächententakel bei einigen Drosera-Spezies z. B. Dr. rotundifolia (vgl. Fenner), die Umwandlung der Laubblätter zu Kannen, Reusenhaarbildung, Umwandlung der Spaltöffnungen zu abwärts gerichteten Gleitzähnen bei Nysenthes (vgl. Haberland II), die Organisation der Utrikeln usf. Schon allein die vielen und eindeutigen Umbildungen zur Erlangung der Insektenbeute lassen uns immer wieder bedenken, daß die Insektivorie eine bedeutende Rolle im Leben dieser Pflanzengruppe spielen müsse. Es macht einen eigentümlichen Eindruck, wenn neuerdings G. Bonnier ohne Kenntnis der vielen in der Literatur niedergelegten Beobachtungen und Studien und offenbar ohne eigene Erfahrungen auf diesem Gebiete eine Kritik an den

---

1) H. Miehe (Javanische Studien) spricht zusammen mit den Wurzelsymbionten die Insektivoren als Pioniere auf unverwittertem Boden an. So soll Dr. rotundifolia ungewöhnlich üppig auf nacktem Granitfels an der Küste Bornholms gedeihen. Er verweist ferner auf die Angabe Schimper's, daß auf einem jungen Lavastrom am Goenoeng Goentoer bei Garoet auf Java neben mykotrophen Arten massenhaft Nepenthes auftreten soll.

tatsächlichen Grundlagen der Insektivorie, wie auch anderer Dinge, die seit Darwin uns interessieren, ohne Darwin's Verdienste hierin zu würdigen, in einem Aufsatze — allerdings in populärer Weise — mit unzutreffenden und spöttischen Bemerkungen versucht[1]).

Ausgehend von der manchmal auftauchenden Bemerkung bei anatomischen Beschreibungen, daß der Siebteil nur gering entwickelt sei — ich erinnere mich z. B. dieser Angabe bei Zacharias — in dem nicht ausgesprochenen Gedanken, daß die Eiweißzufuhr durch die Verdauungsdrüsen vielleicht eine Entlastung für die Siebröhren bedeuten könnte, prüfte ich eine Reihe Insektivoren sehr genau auf das Verhältnis von Xylem und Phloem, suchte aber vergebens nach Beziehungen. Meines Erachtens liegt auch gar kein Grund vor, Reduktion oder Vergrößerung von Sieb- oder Holzteil mutmaßen zu müssen.

Aussichtsreicher erschien mir dagegen eine Betrachtung der Assimilationsgewebe. Vielleicht mochte die Zuführung von mineralischen Elementen, die schon in organischen Bindungen stecken, einen Einfluß auf die Form- und Ausbildung der Mesophyllzellen haben, da nach Schimper (III) gerade dieser Teil eine wesentliche Rolle bei der Assimilation der Mineralsalze übernimmt, oder — und das lag der Vermutung nahe — es könnte möglicherweise durch die Aufnahme nicht wesentlicher Bestandteile, sozusagen akzessorischer Körper, d. s. hier Kohlenstoffverbindungen, sekundär auch das Assimilationsparenchym modifiziert sein.

In den anatomischen Beschreibungen von Fenner, Fraustadt, Penzig, Kurtz, Solereder, Oels, Lang, Vogl, Nitschke, Klein, sind natürlich auch die anatomischen Verhältnisse des Blattes berührt worden, und in den nun folgenden Charakteristiken füllen nur die Darstellungen der Blattanatomie von Sarracenia (flava), Darlingtonia, Nepenthes, Utricularia montana und Cephalotus follicularis eine Lücke aus. Zum besseren Verständnis verweise ich auf die Tafeln am Schluß dieser Abhandlung.

Drosera rotundifolia.

Schon Nitschke beschrieb und zeichnete den Blattquerschnitt, später erwähnt ihn Oels in seiner vergleichenden Anatomie der Droseraceen. Das Blatt hat 5—7 Zellschichten, ist reich an Interzellularen und zeigt keinerlei Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwamm-

---

1) In einem Artikel: „Pour et contre le darwinisme“ in der Revue hebdomadaire vom Juli 1911.

gewebe. Die Epidermen führen Chlorophyll (Fig. 1). Flächenschnitte geben durchaus den Anblick typischer Schwammgewebe (Fig. 2 nach Dr. capensis). Ich untersuchte mit gleichem Ergebnisse Dr. intermedia, binata und capensis.

Dionaea muscipula.

Aus dem botanischen Garten Jena. Auch hier findet sich in der Epidermis jederseits Chlorophyll. Das Mesophyll hat keine Palisadenzellen, im Gegenteil sind die Parenchymzellen durchaus gleichartig und etwas in die Breite, in der Richtung zum Hauptnerven, gestreckt (Fig. 3). Das Blatt ist locker gebaut und besitzt auf jeder Seite nur 2—3 Schichten chlorophyllhaltigen Gewebes unter der Epidermis, die Mitte ist ohne Chlorophyll. Auf der Blattinnenseite findet sich ebensoviel Stärke wie außen (Fig. 4).

Drosophyllum lusitanicum.

Das untersuchte Material stammt aus dem Institutsherbar und war von G. Reichenbach gesammelt worden. Die Blätter wurden vor der Untersuchung mehrere Tage in ammoniakhaltigem Wasser aufgeweicht und dann geschnitten. Das Mesophyll ist hier auch ausschließlich Schwammparenchym, und die Interzellularen sind besonders groß (Fig. 5). „Der Anblick des Ganzen erinnert an die Gewebsformen unserer Wasserpflanzen" (Penzig).

Pinguicula vulgaris.

Das Mesophyll ist gleichartig aus isodiametrischen Zellen gebildet und stark von Interzellularen durchsetzt. Die Epidermis ist chlorophyllfrei (Fig. 6, vgl. auch Fenner). Klein beschreibt gleiche Verhältnisse für P. alpina.

Utricularia montana.

Aus dem Warmhaus des botanischen Gartens zu Jena. Unter der oberen Epidermis liegt ein fast chlorophyllfreies Parenchym. Das Mesophyll zeigt eigentlich nur insofern eine Gliederung, als die unteren Zellen durchweg größer und durch bedeutendere Interzellularen von einander getrennt sind. Ein typisches Palisadengewebe ist zweifellos nicht vorhanden. An dessen Stelle sehen wir meist zwei bis drei Reihen Parenchymzellen, die in der Gestalt den bekannten Trichterzellen mancher Schattenpflanzen sich nähern (Fig. 7).

Byblis gigantea.

Nach C. A. Fenner ist das Assimilationsgewebe ein lockeres Schwammgewebe von Zellen mit Palisadencharakter (vgl. die gute Abbildung bei Fenner).

Darlingtonia californica.

Aus dem botanischen Garten Jena. Ich führte Schnitte aus durch die Gegend der Reusenhaare, den Helm und das deckelähnliche Anhängsel. Die Epidermis ist ohne Chlorophyll, und überall gliedert sich das Mesophyll in zwei unterschiedliche Teile: nach außen liegende, chlorophyllführende und 1—8 farblose, großzellige Schichten auf der Innenseite. Das Gewebe ist verhältnismäßig fest gefügt und läßt nur sehr kleine Luftlücken zwischen sich frei. Das Assimilationsparenchym hat keine Ähnlichkeit mit einem Palisadengewebe: die Zellen sind isodiametrisch oder parallel der Blattoberfläche gestreckt (Fig. 8 und 9).

Sarracenia flava.

Aus dem botanischen Garten Jena. Alle Teile des Röhrenblattes sind ausgezeichnet durch schwammförmiges Mesophyll ohne eine Andeutung von Palisadenbildung (Fig. 10). Weite Räume verlaufen zwischen den unregelmäßig sternförmigen Assimilationszellen (Fig. 11). Auch die Blattflügel sind in derselben Weise aufgebaut. A. Vogl und Schimper (I) geben eine gleiche Charakteristik für Sarracenia purpurea.

Heliamphora nutans.

Krafft und Zipperer haben leider die anatomischen Verhältnisse dieser seltenen Pflanze zu wenig untersucht. Nach Andeutungen bei Zipperer aber glaube ich vermuten zu dürfen, daß auch hier die Palisaden fehlen. Nach Krafft gibt es zuweilen Blätter mit weitgehender Reduktion des Schlauches und starker Entwicklung der assimilierenden Lamina.

Polypompholyx hat nach F. X. Lang chlorophyllose Epidermis und kein Palisadensystem (vgl Abbildung bei Lang, pag. 153). Über Genlisea konnte ich nichts ermitteln.

Nepenthes.

Hier konnte ich mehrere Arten untersuchen, zunächst N. Henryana Williams (= N. Hookeriana × Sedeni), die mir der Jenaer botanische Garten bot, ferner getrocknete Herbarexemplare von N. Rafflesiana Jack., N. distillatoria L., N. melamphora Blume und N. phyllamphora

Willd., die ich Herrn Prof. Stahl verdanke, der sie 1890 auf seiner Reise nach Java einsammelte. Die trockenen Blätter wurden vor dem Schneiden 14 Tage lang in Wasser aufgeweicht und die Querschnitte überdies in verdünnte, warme Kalilauge gelegt. — Was zunächst die Kanne angeht, so fehlt ihr eigentlich jedes Assimilationsgewebe. Das Parenchym zwischen den Epidermen ist großzellig, lakunös und nur vor den (hellgrünen Flecken makroskopisch) ungefärbten, anthocyanlosen Lücken der Oberhaut finden sich vereinzelt Zellen mit sparsam verteilten, blassen Chloroplasten (Fig. 12). Stomata sind nur ganz vereinzelt auf der Außenseite zu suchen, die rotgefleckten Stellen der Kannenwand aber sind völlig ohne Spaltöffnungen. In der Gleitzone der Innenseite dagegen bemerkt man pro qmm etwa 98 Stomata im Durchschnitt, die jedoch — wie Haberlandt zuerst erkannte — stets geschlossen sind und die Funktion gewechselt haben. Die Absorptionszone hat gar keine Anzeichen ehemaliger Schließzellen. Deckel und der geriffelte Kannenrand mögen vielleicht eine Wenigkeit mehr Chlorophyll in ihrem Parenchym enthalten. Die Zahl der Spaltöffnungen ist hier auch etwas größer (4,6 auf 1 qmm). — Die Untersuchung des Laubblattes führte stets zu dem Ergebnis: unter der Epidermis ist beiderseits ein 1—2 schichtiges chlorophylloses Wassergewebe ausgebildet. Das Mesophyll bildet eine ziemliche kompakte Masse ohne nennenswerte Interzellularen. An Stelle eines typischen Palisadenparenchyms finden sich isodiametrische bis oblonge Zellen vor, die allmählich in ein wenig lockeres „Schwammgewebe“ übergehen (vgl. hierzu Fig. 13). Von den Herbarpflanzen stammten N. distillatoria und N. Rafflesiana von sonnigen Standorten. Um nicht durch Präparationsfehler getäuscht worden zu sein, verglich ich Blattquerschnitte von diesen Exemplaren mit solchen anderer Pflanzen desselben Herbars und konnte nun den Vergleich mit deutlichen und typisch ausgebildeten Palisadenzellen sehen.

Cephalotus follicularis

Aus dem botanischen Garten zu Hamburg. — Das Kannenblatt besteht aus sehr locker gefügten, großzelligem Schwammgewebe, wovon nur die ersten beiden Zellschichten der Oberseite etwas Chlorophyll enthalten und das übrige Parenchym keine oder nur sehr spärliche Chloroplasten aufweisen (Fig. 14). Die lederigen Laubblätter lassen im Mesophyll eine Gliederung in ein dichter gelagertes Gewebe — „Palisadengewebe“ — und ein Schwammparenchym unterscheiden. Die „Palisadenzellen“ kann man nicht als typisch ausgebildet bezeichnen. Sie sind sehr verschieden in der Gestalt und verschieden gestreckt. Ebenso

ist die Schichtenzahl in demselben Blatt mannigfach. In der Mitte sah ich z. B. 4—5, am Rande oft nur 2 Lagen „Palisaden". Zur Erläuterung siehe die Fig. 15 a—c.

Es muß auffallen, daß sämtliche Droseraceen, Pinguicula und die Sarraceniaceen, ferner Genlisea und Polypomphlyx ganz ohne Palisadenzellen sind, während das Assimilationsparenchym der übrigen Insektivoren — Nepenthes, Byblis, Utricularia montana und Cephalotus — derart beschaffen ist, daß man zweifeln muß, ob die Zellschichten unter der oberen Epidermis als Palisadengewebe im eigentlichen Sinne bezeichnet werden dürfen. Das ist sicherlich ein vom Gewöhnlichen abweichender Blattbau, und man möchte schon gleich geneigt sein, aus der Insektivorie die auffällige Ausbildung dieser Assimilationszellen zu begreifen. Allein bei einer Durchsicht der stattlichen Literatur über die Leistungen der Assimilationsgewebe wird einem klar, wie gering unsere Kenntnisse zur Erklärung von Assimilationsgewebe tatsächlich sind. Wir können nicht aus der Ausbildung des Mesophylls ohne Berücksichtigung anderer Momente Schlüsse auf die Arbeitsleistung ziehen. Gelegentlich dieser Frage griff ich aus verschiedenen biologischen Gruppen diese oder jene Art heraus, um sie auf den Blattbau anzusehen. Der Regel nach fand ich natürlich die bekannte Differenzierung in Palisaden- und Schwammgewebe: doch ergaben sich auch bemerkenswerte Ausnahmen. Es wäre wohl der eingehenden Untersuchung wert, die Ökologie einfacher Assimilationsgewebe ohne Palisaden herauszustellen. Keine Palisaden sind so bei Sukkulenten anzutreffen, z. B. Sempervivum tectorum, S. Wulfenii usw., Opuntia-Arten, Mesembryanthemum diverse spec. u. a., Sedum reflexum, virescens, album, dasyphyllum usw., ferner bei den fleischigen Blättern von Dischidia Rafflesiana; sie fehlen vielen Schattenpflanzen: Epimedium alpinum, Orobus vernus, Thesium, Tozzia alpina [Thesium und Tozzia zugleich Halbschmarotzer = Nährsalzparasiten, vgl. Heinricher (I)] und vielen Schattenblättern (vgl. Stahl (I) und Hesselmann u. a.), ferner Loranthus europaeus (nach Solereder) und dem einjährigen Blatt von Viscum album (während sie im 2jährigen vorhanden sind, nach Solereder), den mykotrophen Pirola secunda, P. minor (dagegen nicht P. chlorantha und P. umbellata), Gentiana ciliata, G. utriculosa (dagegen vorhanden bei G. cruciata, G. germanica und nach W. Boettichers Dissertation bei vielen anderen Arten). Daß sich irgendwelche Beziehungen aufdecken lassen müssen, ergibt sich augenscheinlich aus der einheitlichen Gruppe der Sukkulenten, wo sich nur senkrecht zur Oberfläche verlaufende, durch Interzellularen getrennte Reihen von rundlichen bis länglichen Assimilationszellen auffinden lassen.

Vielleicht spielt hier die Schrumpfungsmöglichkeit der Blätter resp. Sprosse eine Rolle (s. Benecke, vgl. Stahl's Hinweis auf die Bedeutung des „Diachlorenchyms" für die Biegsamkeit der Monokotylenblätter), sicherlich aber wohl auch die durch die besonderen Transpirationsbedingungen geregelte Assimilationstätigkeit dieser Pflanzen. Beziehungen zur Mycorhiza nicht nur in der Transpiration, sondern m. E. auch zur Assimilation würden sich vielleicht in der Familie der Gentianeen ergeben. Ich verweise nur auf die Merkwürdigkeit, daß die von Stahl (III) untersuchten Gentianeen äußerst selten Stärke bildeten, keine Hydathoden besaßen und allermeist keine Spur von Wurzelhaaren. Dagegen sind die (nach Boetticher) palisadenführenden Menyanthes trifoliata und Limnanthemum nymphaeoides nach Stahl ohne Mycorhiza und führen Stärke, Hydathoden und Wurzelhaare. Das gleiche gilt für die hinsichtlich der Palisadenbildung (nach Boetticher) Übergangsformen darstellende Erythraea centaurium und Chlora perfoliata. Stahl findet hier noch Verpilzung.

Wie dem auch sei, man wird vielleicht keine einfache Formel für die ökologische Bewertung eines Assimilationsgewebes aufstellen können und jede Pflanzengruppe einstweilen vornehmen müssen. Immer ist dabei zu berücksichtigen, daß jede Organisation im Organismus sozusagen einen Komplex von Einzelorganisationen in sich vereinigend darstellt, die einer Reihe von Funktionen so genügen müssen, daß ein Gleichgewicht günstigster Gesamtwirkung dem allgemeinen Durchschnitt oder schließlich selbst jeder besonderen Möglichkeit äußerer Umstände gegenüber sich ergibt.

Um auf die Insektivoren im besonderen zurückzukommen, so bin ich angesichts oben genannter gleichartiger Fälle von Homogenität ihrer Assimilationsparenchyme doch geneigt, einen Einfluß der Insektivorie anzunehmen. Wahrscheinlich zeigt sich dieser Einfluß in allen Abstufungen, nicht so, daß etwa bei Cephalotus und Nepenthes — nach dem Assimilationsgewebe beurteilt — die niedrigsten Stufen der Insektivorie und bei Pinguicula und Drosera die obersten wären. Es ist vorläufig, wo wir kaum eine allseitige Untersuchung und Diskussion des Assimilationsgewebes besitzen, äußerst schwer, alle Faktoren in ihren verschieden starken Wirkungen abzuwägen. So muß uns einstweilen der allgemeine Eindruck, daß eine biologische Gruppe, wie die Insektivoren, die sich aus Mitgliedern verschiedener Standorte und mehrerer systematischer Familien zusammengesetzt (vgl. z. B. Drosera feuchte Moore, Drosophyllum trockene Plätze, Utricularia Epiphyt usw.), in mehr oder minder starkem

Grade eine primitive Ausbildung des Assimilationsgewebes aufweist, eine Beziehung zur Insektivorie wahrscheinlich machen.

Für die feuchtigkeitliebenden Arten könnte man einwendend auf die Bedürfnisse der Transpiration hinweisen und so die merkwürdig starke Ausbildung des Schwammgewebes verständlich machen wollen. Man vergäße, daß fast alle Insektivoren an stark besonnten Orten vorkommen. Dann wäre auf das fast lückenlose Gewebe von Darlingtonia california (nach Macfarlane an feuchten und sumpfigen Gebirgsplätzen von 700—2700 m ü. d. M.) zu verweisen und das äußerst lakunöse Parenchym von Sarracenia flava, die in flachen Savannengebieten wächst (nach Macfarlane), welche während des Sommers ziemlich trocken sein können oder das schwammige Gewebe von Drosophyllum lusitanicum, einer Pflanze von besonnten, trockenen Abhängen. Man vergleiche auch, daß andere, niedrige Pflanzen von sumpfigen Standorten Palisaden aufweisen. Kleine Exemplare (15—20 cm) von Rubus Chamaemorus aus einem Moore bei Königsberg[1]) z. B. ließen mich immer 1—3 Schichten typischer Palisaden antreffen. 2—3 Schichten schöner Palisadenzellen hatten Hydrocotyle vulgaris und H. Bonariensis (mit senkrecht stehender Blattscheibe, zum Vergleich mit den aufrecht stehenden Sarraceniaceen). Die fast niederliegende, zierliche und von Begleitpflanzen verdeckt oder beschattet wachsende Wahlenbergia herbacea (die Pflanze stammte aus der Rheinpfalz, aus dem Herbar meines Kollegen Herrn Weyland) zeigte allerdings Trichterzellen.

Es ist nicht ganz klar, ob man einfach eine Entlastung des Assimilationsparenchyms bei den Insektivoren durch Aufnahme von Kohlehydraten und der kohlenstoffhaltigen Eiweißkörper usw. annehmen soll, oder ob die Verhältnisse verwickelter liegen. Das wird zurzeit nicht entschieden werden können. Jedenfalls ist es nötig, zunächst die assimilatorischen Leistungen der Insektivoren zu prüfen und zweitens zu untersuchen, welche von den C-haltigen Stoffen des Insektenkörpers von Wert für die Pflanze sind, d. h. absorbiert werden.

Assimilation und Stärkeableitung. Man kann, um eine Anschauung von der Assimilationsgröße zu gewinnen, für die Landpflanzen unter den Insektivoren selbstverständlich nicht den Weg einschlagen, den Musset (Fonction chlorophylienne du Drosera rotundi-

1) Herbarmaterial, das ich Herrn Bornmüller, dem Leiter des Herbarium Haussknecht in Weimar, verdanke.

folia, Comptes rendus 1883) genommen hat. Er verglich Dr. rotundifolia mit ihren Begleitpflanzen eines Standortes in der Dauphiné, mit Carex pauciflora, Sphagnum capillifolium, Polytrichum commune und Vaccinium oxycoccos und behandelte sie nach der Gasblasenzählmethode. Auf diese Weise erhielt er die größten Quantitäten Sauerstoff bei Drosera. Verschluß der Stomata und Ausbildung des Interzellularsystems spielen eine wichtige Rolle, so daß man Landpflanzen nach diesem Verfahren nicht aufeinander beziehen kann, und dies Resultat sicher ein falsches Bild gibt. Außerdem sollten nicht die Frischgewichte der assimilierenden Organe in ein Verhältnis gesetzt werden — wie das Musset anscheinend getan hat.

Ich suchte nur roh die Assimilationstätigkeit mir zurzeit zur Verfügung stehender Insektivoren zu beurteilen, indem ich sie unter gute Assimilationsbedingungen brachte, durch Jodreaktion einen Überblick über die gebildete Stärke zu gewinnen suchte und dann durch verschieden lange Verdunklung der Assimilationsorgane die Geschwindigkeit der Stärkeableitung bestimmte.

Drosera binata.

An dieser Pflanze ist auffallend, wie zierlich und schmal die Blattspreite entwickelt ist, wenn man dagegen den ganzen Apparat der stark sezernierenden Tentakel und die langen und starken Blattstiele betrachtet. Auffallend schmal entwickelt und scheinbar wenig zur Assimilation geeignet ist auch die lange Blattspreite von Dr. filiformis. Es gibt sicher innerhalb der Gattung alle Übergänge. Besonders mächtig ausgebildet sind die Blattspreiten von Dr. Adelae F. Muell., Dr. schizandra Diels und Dr. macrophylla Lindl. (vgl. Fig. in Diel's Monographie, pag. 80 und 124).

Ich ließ also Dr. binata bei Sonnenschein und feuchter Luft einen Tag assimilieren und prüfte abends mit Jodjodkalium. Die Spreite färbte sich nur in geringem Maße dunkel, und erst in Querschnitten war die Stärke gleichmäßig im Blatt verteilt zu erkennen.

Versuche: 1. Am 27. Mai, an einem sonnigen Morgen, überdeckte ich um 10 Uhr ein Blatt einer Topfpflanze mit einem geschwärzten Glaszylinder und umschloß die Öffnung unten mit dunkelm Papier. Der Topf wurde gut begossen und besonnt aufgestellt. Am 28. Mai mittags 12 Uhr, d. i. nach 26 Stunden, waren auf Querschnitten des Blattes nach der Jodbehandlung die Chloroplasten noch dunkelblau gefärbt.

2. 29. Mai mittags bis 31. Mai nachmittags 3 Uhr, das sind 51 Stunden, dieselbe Versuchsanstellung. Ich bekam mit der Jodprobe auf Quer-

schnitten das gleiche Ergebnis: die Stärke war nicht oder nur sehr wenig geschwunden.

Dionaea muscipula.

Versuche: 1. 2. Mai morgens 9 Uhr bis 4. Mai abends 6 Uhr (= 57 Stunden): Quer über die Mitte des breitgeflügelten Blattstieles wurde ein Streifen Stanniol fest herumgelegt. Die Pflanze wurde gut mit Regenwasser begossen und dann mit einer Glasglocke überdeckt im Freien bei Sonnenschein gehalten. Die Temperaturen unter der Glasglocke waren am ersten Tage: 9 Uhr 25° C, 10½ Uhr 32°, 1½ Uhr 28°, 3½ Uhr 30° C. Ein zu starkes Anwachsen der Temperatur wurde dadurch verhindert, daß ich die Glocke auf kürzere Zeit von Stunde zu Stunde abhob. Nachts stand die Pflanze im Gewächshaus bei 10° C. Ergebnis: Die Klappen der Lamina enthielten in der Mitte des Mesophylls vielfach gar keine Stärke, dagegen reichlich in den Zellen der Ober- und Unterseite, auch in der Epidermis der Oberseite (nicht in den Drüsen selbst) und um die Gefäßbündel herum. Der geflügelte Blattstiel hat etwa dieselbe Verteilung. Der Stärkegehalt nimmt nach der Basis des Blattstieles allmählich ab. Ein Unterschied der belichteten und verdunkelten Teile ist nicht festzustellen.

2. 5. Mai morgens bis 11. Mai morgens (etwa 6 Tage). Der vorige Versuch im Warmhaus wiederholt, Pflanzen mit Glocken überdeckt. Diesmal wurde ein ganzes Blatt mit Stanniol umhüllt, nachdem vorerst mit der Schere ein Stück der Lamina herausgeschnitten und zum Vergleich in Alkohol getan worden war. Es ergab sich kein deutlicher Unterschied im Stärkegehalt des Kontrollstückes zur verdunkelten Blattfläche.

Darlingtonia californica.

Versuche: 1. 2. Mai morgens 10 Uhr bis 3. Mai abends 7 Uhr (= 33 Stunden). Ein ca. 20 cm hohes Blatt einer Topfpflanze wurde in der Mitte durch einen 2 cm breiten Stanniolgürtel verdunkelt. Die Pflanze stand unter einer großen Glocke und wurde von Zeit zu Zeit gelüftet. Nur am Nachmittage des ersten Versuchstages hatte der Himmel Bewölkung, im übrigen stand die Darlingtonie in der Sonne. Nach Beendigung des Experimentes zeigt sich sehr viel Stärke in der Gleitzone, in der Reusenzone vielleicht etwas weniger und im untersten Teile des Röhrenblattes stellenweise weniger als in den vorigen Partien. In den Fenstern des Helmes finden sich keine oder selten Chloroplasten, die minimal Stärke erzeugen. In der verdunkelten Stelle ist keine Abnahme des Stärkegehaltes erkenntlich.

Auffälligerweise waren durchgängig die drei obersten Zellschichten des Mesophylls (auch im Blattflügel) ohne oder mit sehr schwacher Stärkebildung — außer über den Gefäßbündeln. Die untere Hälfte des Mesophylls ist stets stärkefrei (vgl. auch die Anatomie, pag. 350).

2. 5. Mai morgens bis 11. Mai morgens (= 6 Tage). Vor dem Versuche wurde ein kleines Stückchen des zu verdunkelnden Teiles aus dem Blattflügel herausgeschnitten und konserviert. Diesmal verdunkelte ich unmittelbar unter dem wenig assimilierenden Helm auf eine Länge von 4 cm, ließ die Pflanze unbedeckt, um die Transpirationsbedingungen — und somit nach Rywosch auch die Ableitungsbedingungen für die Assimilate — zu erhöhen und begoß sie gut. Nach 6 Tagen schien gar keine Ableitung vor sich gegangen zu sein: Ein Unterschied in belichteten und verdunkelten Stellen bestand nicht.

Pinguicula vulgaris.

Versuche: 1. 23. Juni nachmittags bis 26. Juni morgens 8 Uhr (= ca. 60 Stunden). Eine Topfpflanze, die mehrere Tage vorher gut belichtet gewesen war, wurde unter eine große, oben ein wenig offene Glasglocke gestellt und das Ganze durch einen Zinkzylinder gut verdunkelt. Von den zwei Blättern, die nach obiger Zeit entfernt wurden, war das eine bis auf den stärkefreien Rand durch Jodbehandlung tief blauschwarz und metallisch glänzend, das andere schwach gebläut.

2. Derselbe Versuch wiederholt und auf 3½ Tage ausgedehnt. Das untersuchte Blatt wurde wieder blauschwarz und metallisch glänzend, also hatte kein wahrnehmbarer Stärkeverbrauch stattgefunden.

3. Versuch wiederholt: Nach ca 8½ Tagen in zwei Blättern keine Stärke mehr gefunden, in einem dritten Blatt jedoch mit Jod noch schwache Blaufärbung.

Aus diesen Versuchen soll kein Schluß gezogen werden, wie groß wohl die Möglichkeit der Assimilation dieser Insektivoren, mit anderen Pflanzen verglichen, sei. Es scheint so, als sei sie bei Drosera binata gering. Es soll aber gezeigt werden, daß der Verbrauch der einmal gebildeten Stärke und die Ableitung recht langsam vor sich gehen.

Wir haben allerdings keine vergleichenden Untersuchungen über die Schnelligkeit der Assimilate-Ableitung im allgemeinen, so sehr sie auch zu wünschen wären. Unser Urteil hier muß sich auf die wenigen Erfahrungen gründen, die wir bei den gebräuchlichen Versuchspflanzen gesammelt haben. Daher wissen wir, daß durchgängig bei warmem Wetter die Assimilationsprodukte schon während einer Nacht, zum mindesten aber in 2 Tagen aus den Blättern verschwinden. Schimper (II) er-

wähnt z. B. 24—48 Stunden bei nicht sehr heißem Wetter für Impatiens parviflora, Deleano für Weinblätter 35,5—56,5 Stunden, 28 Stunden aber nur, sofern sie in Verbindung mit der Pflanze sind, und Saposchnikoff sagt, daß die Lösung der Stärke oft in 12 Stunden erfolge. Die Angaben bei Hesselman über Stärkeentleerung der Pflanzen schwedischer Laubwiesen können hier nicht herangezogen werden.

Utricularia vulgaris.

Bei Utricularia schien mir ein Vergleich mit anderen, submersen Pflanzen eher möglich.

Ich wählte gesunde Zweige von Utricularia vulgaris, die ich tags zuvor am natürlichen Standorte gesammelt hatte und brachte sie zu gleicher Zeit mit Elodea canadensis, Myriophyllum verticillatum und Batrachium divaricatum in Gefäße mit frischem Leitungswasser (Jenaer kalkreichem Wasser), setzte sie der Sonne aus und ließ sie assimilieren, indem ich den ausscheidenden Sauerstoff über umgestülpten Glastrichtern in graduierten Röhren auffing. Die Gasvolumina bezog ich dann auf das Trockengewicht der jeweiligen Pflanze. So erhielt ich:

Utricularia	Trockengewicht	0,102 g
,,	Gasvolumen	6,1
Elodea	Trockengewicht	0,059 g
,,	Gasvolumen	5,1
Myriophyllum	Trockengewicht	0,422 g
,,	Gasvolumen	17,3
Batrachium	Trockengewicht	0,127 g
,,	Gasvolumen	5,5

Auf die Einheit des Trockengewichtes bezogen, stellt sich folgende Reihe der Assimilationsleistungen zusammen:

Eloda canadensis	86,4
Utricularia vulgaris	60,3
Batrachium divaricatum	43,3
Myriophyllum verticillatum . . .	41,0

Genaueres Ergebnis hätte wohl der Bezug auf das Trockengewicht der Blätter gezeitigt. Utricularia stände dann vielleicht in gleicher Linie mit Batrachium und Myriophyllum. Jedenfalls ist es ersichtlich, daß Utricularia vulgaris ebenso stark als andere Wasserpflanzen zu assimilieren vermag. Wie weit sie unter den natürlichen Standortsverhältnissen an diese Möglichkeit herankommt, ist eine weitere Frage. U. Angelstein hat mit Nachdruck auf die Bedeutung der Kalkbikarbonate hingewiesen und gezeigt, wie trotz hohen Kohlensäuregehaltes ein

kalkfreies Gewässer die Assimilation vollständig unterbindet. Nun ist Utricularia tatsächlich auf nährstoffreichere Medien als z. B. Drosera angewiesen. Darauf deutet ihr Vorkommen am Rande von Hochmooren hin, wo die Gewässer sich finden, die dem Moore die wenigen löslichen Stoffe ausgezogen haben, dann ihr Auftreten in Flachmooren. Diese Orte müssen immerhin ein einigermaßen reiches Tierleben aufbringen, wenn die Pflanze in ihren Blasen Beute fangen soll. Aus den Analysen von C. A. Weber (vgl. pag. 90 seiner Monographie) geht nun ein 72 mal so reicher Gehalt an CaO für einen Moorbach mit Utricularia minor und U. intermedia als für das abfiltrierte Wasser des Droserastandsortes hervor, jedoch auch ein Mangel an Stickstoff, Kali und Phosphorsäure, der etwas kompensiert wird durch die Strömung des dort angeführten Wassers.

Für Utricularia können wir also wohl eine normale Assimilationstätigkeit auch unter natürlichen Verhältnissen annehmen, sofern nicht auch hier ein zu geringer Verbrauch der Assimilate stattfindet und somit eine für weitere Assimilation hemmende Anhäufung.

Ob das geringe Ableitungsvermögen von Drosera, Dionaea, Darlingtonia, Pinguicula auf den im vorigen Kapitel beschriebenen Strukturen des Blattmesophylls beruhe, ist nicht zu sagen, da experimentelle, vergleichende Untersuchungen ähnlicher Blattypen vollkommen fehlen. Sie wären um so mehr zu wünschen und verdienstvoll, als damit von neuem die Bedeutung der gestreckten Palisadenzellen herausgestellt und die nirgends durch Versuche bewiesene Behauptung Haberlandts (I) von dem größeren Ableitungsvermögen der Palisaden für Assimilate geprüft würde.

Nur z. T. wird die schwache Ableitung in der Anordnung und Ausbildung der Assimilationszellen ihren Grund haben. Es lassen sich noch andere Möglichkeiten mutmaßen. Ich denke vor allem an die direkte und indirekte Beteiligung der mineralischen Elemente bei der Verarbeitung der Kohlehydrate zu Baustoffen des Pflanzenkörpers. Gewinnen die Insektivoren tatsächlich normalerweise aus dem Boden nur einen geringen Prozentsatz Nährsalze, so ist es klar, daß einmal bei guten Assimilationsbedingungen die Assimilation bald ihre Maximalgrenze erreicht haben wird, weil die für die Assimilation des Kohlenstoffes nötigen mineralischen Körper (hier vor allem Kalium) fehlen, zweitens aus demselben Grunde ein geringer Verbrauch der Kohlehydrate stattfinden wird.

Daß die Assimilationstätigkeit in Zusammenhang mit der Stärke der Nährsalzversorgung steht, ist ja selbstverständlich, und vergleichende

Wasserkulturen zeigen an ihrem Ausfall deutlich diese Beziehung. Wie sehr im besonderen die Auflösung und weitere Umwandlung der Kohlehydrate unmittelbar von den Nährsalzen abhängig sind, beweisen Bokorny's Versuche gelegentlich seiner Studien über Ernährung mit Formaldehyd. Er bewirkte bei Spirogyra, die auf dem gewöhnlichen Wege der Verdunkelung die Stärke nie ganz verschwinden läßt, durch Zusatz von Nährlösung binnen zweier Tage völligen Verbrauch der Stärke, und schließlich gelang es ihm, durch Weglassen des Assimilation bewirkenden Kalisalzes Spirogyra bei voller Beleuchtung zu entstärken. Den Einfluß der Nährsalze auf die Umbildung der Stärke im einzelnen zu verfolgen, steht noch zur Bearbeitung offen.

Den unmittelbaren, augenblicklichen Einfluß der Nährsalze auf die Steigerung der Assimilation — gleichviel ob direkt als Reiz auf die Assimilation selbst oder indirekt durch Verarbeitung der Stärke — konnte ich an folgenden Versuchen an Elodea nach der Gasblasenzählmethode gut demonstrieren:

1. Zwei gleich große Glasgefäße wurden mit gleichen Mengen (1400 ccm) Jenaer Brunnenwassers gefüllt. A erhielt dann einen Zuschuß von 150 ccm destillierten Wassers, B dieselbe Menge, darin 0,2 % Knopsches Nährsalz gelöst. Den Versuch selbst führte ich so aus, daß ich bei Mittagsonnenschein einen frischen, kurzen Sproß von Elodea canadensis, an einem Glasstab befestigt, abwechselnd von einem ins andere Gefäß tauchte, jedesmal aber den Weg über ein drittes, großes Gefäß mit destilliertem Wasser machte, um nicht A durch Nährsalz zu verunreinigen, das durch an Sproß und Glasstab anhaftende Tropfen mitgeführt worden wäre. Dann zählte und notierte ich bei derselben Sonnenbeleuchtung und gleicher Orientierung des Sprosses zum Lichte die Anzahl der in der Minute ausgeschiedenen Gasbläschen. Im Laufe von Vorversuchen stellte sich heraus, daß Gefäß B sich schneller erwärmte, weshalb ich es vorher abkühlte und die Blasenzählung begann, als B etwa $\frac{1}{4}$° geringer als A temperiert war:

	A	B	A	B	A	B	A	B
Blasenzahl in der Minute	71	77	72	76	70	82	79	84
Temperatur des Wassers, im Anfang der Minute ° C	$17\frac{1}{2}$	$17\frac{1}{2}$	18,1	—	$18\frac{3}{4}$	$18\frac{1}{2}$	19	19
Temperatur am Ende der Minute ° C	—	—	$18\frac{1}{2}$	18,2	18,9	$18\frac{3}{4}$	19	18,9

Es ergibt sich das Mittel der Temperatur für A 18,5°, für B zufällig ebenfalls 18,5°. Die Zahl der Blasen betrug indes für A 73, für B 79.

2. Wiederholung des Versuches unter noch genauer Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse. Ich kühlte B (Gefäß mit Nährsalz) vorher ab, während ich zu gleicher Zeit Gefäß A belichtete und damit etwas erwärmte. Auf diese Weise hatte A während des Versuches immer etwas höhere Temperatur als B.

	A	B	A	B	A	B	A	B
Blasenzahl in der Minute	84	83	79	90	88 83	90 86	85	—
Temperatur des Wassers anfangs einer Zählung ° C	19	18¾	19,5	19,4	20	20	20,5	—
Temperatur am Schluß ° C	19,1	19,1	19,5	19,5	20,1	20¼	20,6	—

A ergab im Mittel 19,78° C und pro Minute 83,8 Blasen,
B „ „ „ 19,50° C „ „ „ 87,4 „

3. Zum Schluß derselbe Versuch, indem Gefäß B durchgehend höhere Temperatur als A hatte.

	A	B	A	B	A
Blasenzahl in der Minute	72 69	83 82	71 72	87 87	69 72

Bei der Feststellung der Temperatur ergibt sich für A 15¼°, für B 15½°. A produzierte im Durchschnitt in der Minute 70,8, B 84,7 Gasblasen.

In allen Fällen war die Assimilationstätigkeit durch die Gegenwart der Nährsalze sichtlich gesteigert worden.

Bei den insektivoren Pflanzen ist es zu erwarten, daß die spärlich aus dem Boden zur Verfügung stehenden mineralischen Stoffe von Zeit zu Zeit einen relativ großen Zuschuß erhalten durch die mittels der Blätter absorbierten Körper aus der Insektenbeute.

Folgende Erscheinungen zeigen die deutliche Beziehung zwischen Aufnahme von verdauten Stoffen und Verarbeitung der Assimilationsstärke.

1. Gelegentlich einer Prüfung, ob nach der Fütterung eines Droserablattes vielleicht eine Zunahme des Stärkegehaltes zu bemerken sei, war ich erstaunt, das Gegenteil, eine Verminderung der Zahl der Stärkekörner in den Assimilationszellen, zu beobachten. Ich erzielte in weiteren Versuchen nicht immer den gleichen Erfolg; es galt, die nach einer Fütterung für jedes Blatt individuell verschiedene Zeit zufällig zu treffen, nach der ein solcher Stärkeverlust sich zeigt. Gut geeignet ist Drosera binata, die mit ihrem gegabelten Blatte die Gelegenheit bietet, eine Blatthälfte zu füttern, die andere zum Vergleich ungefüttert zu lassen.— Ich besetzte also eine Blatthälfte nach einer kräftigen Assimilation mittags dicht mit zerdrückten Blattläusen, ließ die andere Hälfte frei und bedeckte das ganze Blatt mit einem geschwärzten, unten mit dunklem Papier verschließbaren Glasgefäß. Nach 24 Stunden entfernte ich das Blatt, zerschnitt es in die beiden Hälften und behandelte jeden Teil für sich, indem ich ihn mit Alkohol auszog, möglichst viele dünne Querschnitte mit dem Rasiermesser hindurchlegte und mit Jodlösung auf den Stärkegehalt prüfte. Ich fand

in der ungefütterten Hälfte:

1. Schnitt ziemlich viel Stärke,
2. „ „ „ „
3. „ viel Stärke,
4. „ „ „
5. „ fast überall in der Peripherie Stärke,
6. „ reichliche Mengen Stärke;

in der gefütterten Hälfte:

1. Schnitt nur zwei Zellen mit Stärke,
2. „ einige Zellen mit Stärke,
3. „ fast keine Stärke,
4. „ nichts,
5. „ einige Körner Stärke,
6. „ nichts,
7. „ „

2. war eine Wiederholung des gleichen Versuches mit demselben Ergebnis. Die Verdunkelungsdauer betrug diesmal 48 Stunden.

3. Bei Dionaea muscipula dieselbe Versuchsanstellung einwandfrei zu gewinnen, war schwierig. Bevor ich Insekten (diesmal zerdrückte Ameisen) auf eine der beiden Blattlappen anbrachte, verhinderte ich ein Zusammengehen der Blatthälften durch ein abgepaßtes Stück Holz, das zwischen die Blatträndер geklemmt wurde. Meistens

fand ich dann trotzdem das Blatt am Schluß des Versuches geschlossen: das Sperrholz war hinausgeschoben worden. Andererseits war in gelungenen Fällen die Verdauungsflüssigkeit auf die unbelegte Blattseite übergegangen. Die Stärke hatte jedenfalls manchmal auf der gefütterten Seite eine Verminderung erfahren. Ein Versuch, der an zwei verschiedenen, aber gleich großen Blättern derart gemacht wurde, daß das eine Blatt ungefüttert blieb, das andere gefüttert wurde, ergab nach 5 Tagen einen auffälligen Unterschied: das gefütterte Blatt hatte die Stärke nahezu ganz verbraucht.

4. Einwandfrei dagegen zeigte sich Verbrauch der Stärke durch Fütterung bei Pinguicula vulgaris. Nachdem eine Topfpflanze mehrere Tage vorher gut belichtet gewesen war, wurden auf drei Blätter an markierte Stellen in der Nähe des Blattrandes kleine, mit Speichel angefeuchtete Häufchen von Insektenbrei (zerquetschte Fliegen) angebracht und dann die ganze Pflanze durch einen Zinkzylinder verdunkelt. Nach 48 Stunden schnitt ich zwei der so gefütterten Blätter ab, extrahierte nach der Behandlung mit siedendem Wasser das Chlorophyll mittels Alkohol und prüfte mit Jodjodkalium. Eine blauschwarze Färbung trat ein: nur der Blattsaum blieb davon frei und — die Stelle, wo der Fliegenbrei gelegen hatte. Hier fehlte die Stärke vollständig. Ja, in einem dieser Blätter breitete sich die stärkefreie Zone bis nahe zur Blattbasis aus (s. Textfigur), ein Beweis dafür, daß auch die die Stärkeverarbeitung befördernden Stoffe so weit sich verbreitet hatten. Das dritte Blatt entfernte ich erst nach 3 Tagen und hatte denselben Erfolg, eine Vergrößerung des stärkefreien Fleckes war jedoch noch nicht eingetreten.

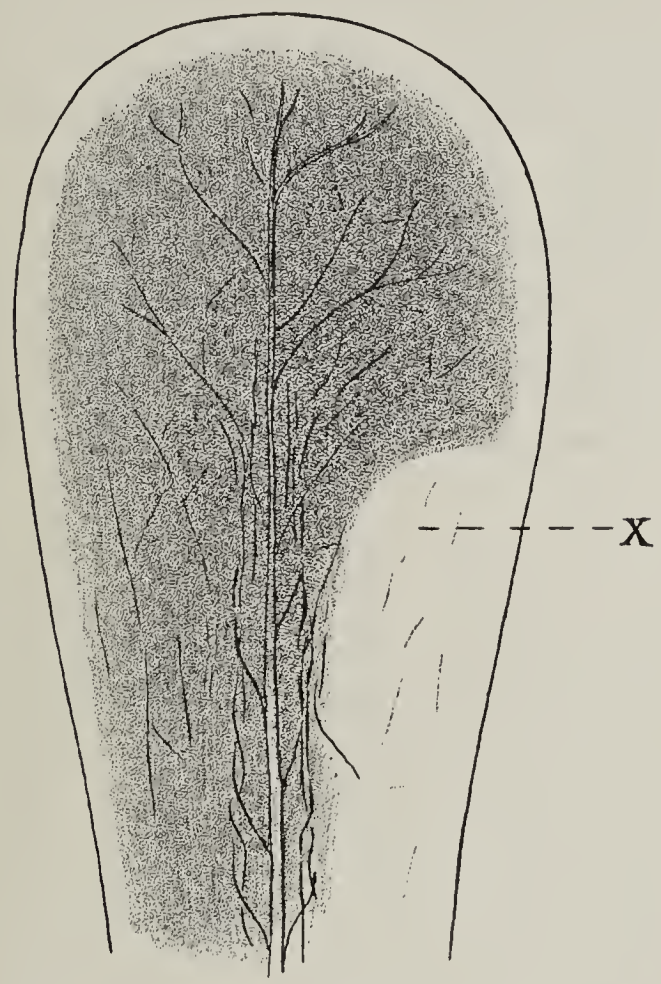

Fig. 1. X Stelle, wo Insektenbrei gelegen hat (vergrößert).

Hier ließe sich eine Reihe anderer Versuche anschließen. Es wäre eine lohnende Aufgabe, verschiedene Stoffe, organischen und anorganischen Ursprunges, auf ihr Verhältnis zur Stärkeverarbeitung bei den Insektivoren durchzuprüfen. So nur ließe sich die Erscheinung in

ihren Einzelheiten befriedigend erklären. Augenblicklicher Mangel an gutem lebenden Pflanzenmaterial ließ mich meine Untersuchung nach dieser Richtung hin abbrechen.

Nachträglich finde ich eine gewisse Bestätigung meiner Feststellungen in der älteren Literatur in einigen Beobachtungen, die Fraustadt 1876 am Schlusse seiner anatomischen Abhandlung über Dionaea muscipula mitteilte. Er bemerkte im Mesophyll der Blätter, die Beute gefangen hielten, stets viel weniger Stärkekörner als in ungefütterten. Einige Fütterungsversuche mit Insekten und Eiweiß bestärkten ihn in der Vorstellung, daß die Absorption in Beziehung zum Stärkegehalt der Blätter stünde. Er nahm an, die Absorption schalte die Assimilation aus. Durch meine Versuche ergibt sich das Gegenteil. Während der Verdunkelung war hier sowieso die Assimilation unmöglich, und die Einwirkung der Fütterung konnte nur auf den Verbrauch der vorher gebildeten Stärke Bezug haben. Ist aber die Stärke verarbeitet, so ist damit Raum für Bildung neuer Assimilate geschaffen.

Verdauung und Aufnahme von Insektennahrung bedeuten folglich eine Erhöhung der Assimilationstätigkeit der Insektivorenblätter.

Aufnahme kohlenstoffhaltiger Verbindungen aus der Insektenbeute.

Mit der Verdauung und Absorption von Eiweiß, die für die meisten Insektivoren durch die Arbeiten von Ch. Darwin, A. Meyer und Dewèvre, Goebel (II), Clautriau, Vines, Luetzelburg usw. sicher gestellt sind, ergibt sich von selbst auch eine Vergrößerung des Kohlenstoffgehaltes der Pflanze. Für die Sarraceniaceen allerdings haben sich einstweilen weder proteolytische Enzyme noch eigentliche Verdauungserscheinungen zeigen lassen [vgl. Goebel (II)], wenn man von den Angaben bei Zipperer absieht (vgl. darüber weiter unten), so daß Miehe diese Gruppe als einen Übergang zwischen Humussammlern und eigentlichen Insektivoren ansprechen möchte (s. Javanische Studien, pag. 383, Fußnote). Erinnere ich mich jedoch der Darlingtonien im Hamburger botanischen Garten, wovon ich einzelne bis oben hin mit einer schwarzen, z. T. breiigen Masse von Insekten gesehen habe und der Angabe in Macfarlane's Monographie (pag. 16), daß er vom natürlichen Standorte viele Blätter von Sarracenia purpurea im unteren Drittel mit Insekten und bei S. flava bis 5—8 cm von der Mündung entfernt mit gefangener Beute bemerkt habe, so kann ich micht nicht des Gedankens erwehren, daß auch hier ein großer Nutzen für die Pflanze

in der Insektenzuführung vorliege. Verdauungsversuche sollten an den natürlichen Standorten dieser Pflanzen angestellt werden, denn sicherlich finden sich die Sarraceniaceen in unseren Kulturen durchweg unter abnormen Verhältnissen, was ja auch das häufige Absterben von mit Insekten überladenen Blättern beweisen dürfte.

Wie weit außer Eiweißstoffen auch andere C-haltige Körper aus den Insekten absorbiert werden, darüber ist bisher so gut wie nichts bekannt. Ch. Darwin's ausführliche Beobachtungen beziehen sich lediglich auf Tentakelreaktionen und einige Verdauungsversuche mit verhältnismäßig zu großen Stücken von Fett, Stärke usw. Im Interesse der Diskussion über die Bedeutung des undifferenzierten Assimilationsparenchyms (s. pag. 348 ff. dieser Arbeit), wie überhaupt der Frage nach dem Sinn der Insektivorie, ist es wertvoll, einige in Betracht kommende C-Verbindungen auf ihre Fähigkeit, von der Pflanze resorbiert und nutzbar gemacht zu werden, eingehender zu prüfen.

Leider ist die tierphysiologische Literatur äußerst arm an chemischen Untersuchungen über die Zusammensetzung des Insektenkörpers. Wir haben gar kein Bild, in welchem Maße auch nur die wichtigsten Bestandteile, Eiweißstoffe, Kohlehydrate und Fette an der Zusammensetzung Anteil nehmen.

Zucker.

Nach O. von Fürth's Vergleichender Physiologie der niederen Tiere (pag. 566) besteht zur Zeit des Ausschlüpfens der Arthropoden der ganze Reichtum an Kohlehydraten aus diffusibelm Zucker. Es bedarf wohl keiner weiteren Prüfung, daß dieser Zucker der Insektenbeute ohne Schwierigkeit bei der Resorption durch die Digestionsdrüsen mit aufgenommen wird. So weisen auch Rosenberg's eingehende Untersuchungen über das Verhalten von Plasma, Kern, Nukleolus und Chromatin in den Drüsenzellen von Drosera während des Verdauungs- und Aufnahmeprozesses auf eine Resorption des Zuckers hin. Einbiegung der Tentakel rufen die Zuckerarten bekanntlich nicht hervor.

Daß eine Zunahme des Stärkegehaltes — die auf Zufuhr von Zucker beruhen könnte — eines gefütterten Blattes nicht eintritt, beweisen die eingehenden Versuche im vorigen Abschnitte. Auch habe ich nicht eine Zunahme des Zuckers im Blatt ersehen können. Mit der Thymolprobe (Molisch) hatte ich einmal im wässrigen Auszug der gefütterten Hälfte eines Drosera-binata-Blattes sogar keinerlei Zuckerreaktion, in der ungefütterten dagegen den charakteristischen roten Ring. Anmerkung: Eidotter und Lecithin ergaben jedenfalls keine

Zunahme des Stärkegehaltes, eher eine Abnahme (Versuche an Dionaea muscipula).

Stärke.

Darwin (pag. 69 und 112), dem es auf den Beweis der Ähnlichkeit von Drosera-Sekret mit dem Verdauungssafte des Magens ankam, hebt an zwei Stellen hervor, daß Stärke bedeutungslos sei und nicht angegriffen werde. Ein diastatisches Enzym sei nicht vorhanden. Er erzielte mit einer wäßrigen Aufschwemmung keinerlei Wirkung auf das Verhalten der Tentakel. Unbenetztes Stärkemehl rief allerdings gut ausgesprochene Einbiegung hervor, was er als Folge der fortdauernden Reizung der Drüsen durch das beständige Aufsaugen des Stärkemehles ansah. Allein Darwin's Experimente schienen mir nicht beweisend, ob nicht doch sehr kleine Mengen Stärke vom Sekret gelöst würden — er benutzte nämlich „ziemlich große Stückchen". — Zudem findet sich bei Zipperer für Sarracenia purpurea die Angabe, daß in der filtrierten Kannenflüssigkeit Stärkekörner nach einigen Tagen korrodiert würden.

Ich wiederholte zunächst Darwin's Versuche an Drosera binata mit kleinen, gut sichtbaren Mengen Stärkemehl, die ich vorsichtig an die Drüsentropfen brachte. Von neun so behandelten Randtentakeln ergab keiner eine Reaktion.

Es galt dann kleinste erreichbare Mengen von Stärkekörnern auf die Drüsen zu bringen. Nach etwas Übung gelang es mir schließlich mittels einer feinen Nadel, die ich beständig unter starker Lupenvergrößerung beobachtete, nur wenige Stärkekörnchen in das Drüsensekret zu schaffen. Ich merkte mit Tuschezeichen die auf diese Weise beschickten Tentakel und stellte sechs Versuche mit Randtentakeln von Drosera capensis an. Z. T. nach 1 Tage, z. T. nach 2 Tagen wurden die betreffenden Drüsentropfen mit Objektträgern abgenommen und unter dem Mikroskop betrachtet. Nirgends fanden sich an den wenigen Stärkekörnern Spuren, die auf Auflösung hätten hindeuten können. Die Tentakel waren in diesem Falle ungereizt.

Um eine mehr den natürlichen Verhältnissen entsprechende Bedingung zu geben, vermischte ich sehr innig in einer zweiten Versuchsreihe kleine, fein pulverisierte Mengen getrockneten Hühnereiweißes mit noch geringeren Mengen von Stärkemehl und setzte dann Proben davon mit der Nadel auf Flächententakel, die durch in die Nähe gelegte Carminstückchen und eine Skizze markiert waren. Vier Versuche ergaben nach 2 Tagen dasselbe Ergebnis wie oben: Die mit einem Deckglassplitter abgehobenen Drüsentropfen enthielten nur unversehrte Stärkekörner.

Drosera besitzt demnach kein diastatisches Enzym. Zipperer's Angaben bezüglich der Stärkeverdauung bei Sarracenia purpurea bedürfen wohl einer Revision. Übrigens will er dort auch Eiweißverarbeitung gefunden haben, die nach Goebel (II) ja nicht stattfinden soll.

Glykogen.

Eine bedeutendere Rolle als die Stärke könnte im Haushalte der Insektivoren das Glykogen spielen. Bei der großen Verbreitung, die das Glykogen im Tierreich hat, hätte man einige Bedeutung für die Ernährung der Insektivoren erwarten können. Auch im Stoffwechsel der Arthropoden kommt dem Glykogen nach von Fürth eine große Bedeutung zu; z. B. stehen Glykogen- und Fettgehalt während der Metamorphose in einem beständig sich verschiebenden Wechselverhältnis zu einander.

Ich untersuchte also das Verhalten zum Glykogen. Versuchspflanzen waren eine Reihe gut gewachsener, stark sezernierender Kulturpflanzen von Drosera rotundifolia. Ein kleines Quantum Glykogen wurde im Reagensrohre mit 10 ccm destilliertem Wasser geschüttelt, so daß sich eine schwach trübe Lösung ergab. Indem ich Proben dieser Flüssigkeit verschieden stark mit Wasser verdünnte, hatte ich 50 %, 25 %, 12,5 % starke Konzentrationen der ursprünglichen Auflösung zur Verfügung. Mit einem Glasstabe wurden kleine Tropfen auf die bezeichneten Blätter verteilt und zwar so, daß auf jede Pflanze nur ein Versuch kam. Nach der unten angegebenen Zeit schnitt ich die betrefffenden Blätter ab und preßte die vorher mit Wasser befeuchtete Blattfläche mehrfach gegen einen Objektträger, so daß jetzt die Flüssigkeit am Glase adhärierte. Die Jodprobe entschied dann über die Anwesenheit des Glykogens.

1. Nach 4 Tagen:

100 %	Konzentration	2 Versuche:	Glykogen vorhanden,
50 %	,,	2 ,,	wie vorher,
25 %	,,	2 ,,	,, ,,
12,5 %	,,	1 Versuch:	verunglückt.

2. Versuchsreihe nach 9 Tagen:

100 %	nicht wiederholt,	
50 %	2 Versuche:	Reaktion sehr deutlich,
25 %	2 ,,	wie vorher,
12,5 %	2 Versuche:	1. Reaktion, 2. zweifelhaft.

Gleichzeitig wurden Tropfen der Kontrollflüssigkeiten verglichen. Über die Verdauungskraft des Sekretes der Versuchspflanzen entschieden

die zur gleichen Zeit gemachten Versuche mit kleinen Stücken koagulierten Eiweißes.

Ich hatte Lust, diese Experimente fortzuführen und durch Variation und Komplizierung die Ergebnisse sicherer zu stellen, als ich in Abderhaldens Lehrbuch der physiologischen Chemie las, daß auch im tierischen Verdauungsrohr Glykogen nicht ohne weiteres durch die Membranen diffundieren könne und eines Abbaues durch diastatische Enzyme bedürfe. Die Auflösung sei nur scheinbar und eher als kolloidal zu bezeichnen. Danach schien mir die Unverdaulichkeit von Glykogen für Drosera als genügend erwiesen.

Fette.

Freilich bemerkte Ch. Darwin (pag. 112) keine Veränderung der Fettwürfel, als sie auf Droserablätter gelegt wurden, und Olivenöl rief keine Einbiegung hervor. Angesichts der Tatsache aber, daß auch im sauer reagierenden Magensaft ein fettspaltendes Enzym (Magensteapsin) auftritt und wirksam ist und der zeitweilig sehr großen Mengen von Fetten in Insektenleibern — wie man ohne weiteres an Stubenfliegen sehen kann —, hielt ich eine genaue Feststellung der Frage, ob auch bei den insektivoren Pflanzen (Drosera) eine Verdauung und Nutzbarmachung dieser wertvollen Körper stattfände, für sehr wichtig.

Zunächst suchte ich in derselben Weise wie bei der Stärke möglichst kleine Teilchen Rindertalg mit einer Nadel bei starker Lupenvergrößerung an die Sekrettropfen von Randtentakeln zu bringen, was wieder nach einiger Übung gut gelang. Nach mehreren Tagen nahm ich die Drüsentropfen vorsichtig ab und untersuchte sie mikroskopisch.

1. Drosera capensis: bei neun wohlgelungenen Versuchen nach 3 Tagen Fett unter dem Mikroskop gut sichtbar und unverändert vorhanden. Dasselbe Ergebnis bei Versuchen nach 4 Tagen. Drosera binata: nach 4 Tagen drei Versuche wie bei Dr. cap. ausgefallen.

2. Drosera binata: es wurde eine sehr kleine Probe innigen Gemisches von trockenem Hühnereiweiß und Rindertalg auf eine signierte Stelle der Blattfläche gebracht. Drei Versuche: nach 4 Tagen Eiweiß verschwunden, Fett in allen drei Fällen gut nachzuweisen mit Salpetersäure, wodurch es ein graukörniges Aussehen erhält, Eiweiß aber gelb wird und gleichmäßig bleibt.

3. Drosera rotundifolia: Ich operierte mit Milch, also einer Fettemulsion, die ich als kleine Tropfen in verschiedenen Konzentrationen auf die Blattflächen einer Reihe gut sezernierender Versuchspflanzen brachte. Nach 12 Tagen nahm ich wie bei den Versuchen mit Stärke

die Flüssigkeit wieder ab, oder, falls die Blätter trocken geworden waren, benetzte ich sie vorher mit Wasser:

Konzentrierte Milch — weißliche, schleimige Flüssigkeit auf dem Blatt, die unter dem Mikroskope große Fettmassen zeigt,

50 % Milch — schleimige, durchsichtige Masse, gibt nach Behandlung mit Salpetersäure deutlich graukörnige Fettmengen;

25 % Milch — Blatt ist naß, mit HNO_3 deutlich und reichlich Fett,

12,5 % Milch, Blatt trocken, unsicher ob Fett erweislich ist;

6,2 % Milch, wie vorher bei 12,5 %;

3,1 % Milch, Flüssigkeit hatte ursprünglich in mit Deckglas ausgebreiteten Tröpfchen ca. 90 Fettkügelchen im Gesichtsfelde des Mikroskopes (390 fache Vergrößerung), jetzt fraglich, ob noch Fett vorhanden.

Da die weniger konzentrierten Milchtropfen kein Fett mehr nachweisen ließen, wiederholte ich obige Versuche mit der Vermutung, daß dort, wo die Milchflüssigkeit vollständig resorbiert erscheint, möglicherweise die Fettkörperchen sich fest an die Blattfläche gesetzt haben, so daß sie nachher mit Wasser nicht mehr oder schwer abzuheben sind. Ich achtete also diesmal auf tadellos feuchten Raum, der zum mindesten ein zu zeitiges Verschwinden der Versuchstropfen durch Verdunstung verhindern sollte.

Ergebnis nach 7 Tagen: Blätter mit Konzentration 1—4 hatten schleimige Oberflächen, 5 und 6 waren trocken. Aber überall war das Fett unresorbiert und gut nachzuweisen.

Um das Verhalten zum Fett bei alkalischer Reaktion der Milch zu prüfen, machte ich zu obigen Konzentrationen 3—6 einen geringen Zusatz stark verdünnter Kalilauge. Es hätte möglich sein können, daß Droserasekret nur so lange sauer reagiere, als es Eiweiß und ähnliche Körper verarbeitet, danach aber basisch würde und nun bei Gegenwart von Lipasen auch die Fette resorbierbar mache. Nach 7 Tagen sahen alle Versuchsblätter trocken aus, zeigten aber nach Behandlung mit Wasser die Fettröpfchen noch.

Das Fett wird also selbst in kleinsten Mengen nicht verdaut und aufgenommen.

Daran anschließend untersuchte ich das Verhalten von Drosera rotundifolia zu freien Fettsäuren in dem Gedanken, daß nach Analogie der Vorgänge im tierischen Verdauungskanal zum mindesten die bei der enzymatischen Spaltung auftretenden Produkte von der Pflanze aufgenommen werden müßten, falls das Sekret überhaupt Fettmoleküle

zerlegen könnte. Überdies möchten vielleicht Fettsäuren in den Insekten eine Rolle bei der Zusammensetzung der Körperstoffe spielen.

Palmitinsäure. Ein Stückchen, das drei, und ein anderes, das vier Flächententakel überdeckt, blieben 16 Tage an markierten Stellen der Blattfläche von Dr. rotundifolia liegen. Keinerlei Veränderung war eingetreten. Zwei Tentakel mit winzigen Teilchen Palmitinsäure in der oben öfters erwähnten Weise versehen, wiesen sie nach derselben Zeit bei mikroskopischer Betrachtung wieder auf.

Stearinsäure. Drei Versuche mit minimalen Mengen im Sekret des Randtentakels ergaben nach 16 Tagen dasselbe wie bei der Palmitinsäure. Ferner wurden noch drei weitere Versuche an Flächententakeln und einer unter Hinzufügung von Speichel an einem größeren, vier sitzende Tentakel bedeckenden Stück m t dem gleichen negativen Erfolg gemacht.

Ölsäure. Mit einem feinen Glasfaden, der an seinem Ende eine kleine Kugel hatte, wurden kleinste Mengen an die Drüsenköpfe geführt. 16 Versuche bewirkten ein Zurückbiegen der Tentakel über den Blattrand und Schwarzwerden der Drüsen.

Buttersäure wirkte sofort giftig auf die Drüsenzellen.

Hiernach ist es mit Sicherheit ausgeschlossen, daß Fette und Fettsäuren von Drosera irgendwie ausgenutzt werden. Bestätigt wird dies durch eine grobe Prüfung, die unter natürlichen Verhältnissen angestellt wurde. Läßt man nämlich Stücke von Stubenfliegen (Abdomina vor allem) längere Zeit auf Droserablättern liegen, so daß sie lange der Verdauungstätigkeit ausgesetzt sind, und untersucht nachher auf Fett, so wird man immer den deutlichen Nachweis führen können. Ätherauszüge lassen nach dem Verdunsten Rückstände fettiger Massen, die nach Behandlung mit Salpetersäure unter dem Mikroskop das typisch graukörnige Aussehen haben. Am sichersten aber kann der Beweis mit der Reaktion auf Acrolëin erbracht werden.

Daß in den Absorptionsorganen nach Fütterungen Fett sich bilden kann, hat Goebel (II) bei Utricularia und Pinguicula gezeigt. Diese Fette sollen vom aufgenommenen Lezithin herrühren.

III. Insektivorie und mineralische Ernährung.

Die Reizerscheinungen bei Drosera.

Gestützt auf Darwin's vorbildliche Untersuchungen schleppt sich durch eine Reihe Lehrbücher die Vorstellung, daß der Sinn der Insektivorie einseitig in der Gewinnung von stickstoffhaltigen Verbin-

dungen zu suchen sei. Dieser Gedanke hat seine Veranlassung mit Recht in der Tatsache, daß die Insektivoren befähigt sind, Eiweiß zu verdauen und zu resorbieren, dann aber vor allem auch und mit Unrecht darin, daß sie (Drosera usw.) ungemein fein mit ihren Tentakeln auf Stickstoff führende Körper zu reagieren vermögen. Stickstofflose Substanzen verhalten sich im allgemeinen ohne Wirkung. Im allgemeinen — hier ist erkenntlich, daß keineswegs eine strenge Gesetzmäßigkeit vorliegt. In der Tat könnte wohl eine Anzahl stickstoffhaltiger Stoffe angeführt werden, die keinerlei Einfluß auf die Tentakelbewegung haben, wenn man sich die Mühe gäbe, sie einzeln herauszufinden. Darwin zeigt z. B. die vollkommene Wirkungslosigkeit des Harnstoffes (pag. 109). Daß Harnstoff somit nicht nahrhaft für die Pflanze sei, wie Darwin glaubte, stellt sich jedoch durch Hansteen's Ernährungsversuche an Wasserpflanzen mit Harnstoff und Zucker als irrig heraus. Ganz sicher ist die äußerst feine Reaktionsfähigkeit auf Eiweiß usw., vor allem auf die Ammoniumsalze ein wertvoller Hinweis auf die ernährungsökologische Bedeutung dieser Stoffe, allein, erst in Verbindung mit der Tatsache, daß die Standorte der Insektivoren arm an stickstoffhaltigen Salzen sind. Man kann aus den Reizerscheinungen ohne weiteres keine Schlüsse ziehen. Wie sollte man denn Salzsäure, Borsäure, Apfelsäure, Kampfer usw. (vgl. Darwin, pag. 170 und 188 ff.) als Reizmittel (unschädliche!) verstehen und Kalk- (außer Kalziumphosphat), Magnesia- und Kalisalze als völlig indifferente Agentien. Tatsächlich hat Darwin auch keine weitergehenden Folgerungen gezogen und sich vorsichtig mit einigen Hinweisen begnügt. Die Verdauung von Eiweißkörpern war offenbar, und so durfte er behaupten, daß be der Dürftigkeit des torfigen Bodens das wichtige Element des Stickstoffs den gefangenen Insekten entzogen werde (Darwin, pag. 15). Die Empfindlichkeit für Phosphorverbindungen ging nicht klar aus den Reizversuchen hervor. Es war immerhin auffällig, daß Ammoniumphosphat energischer wirksam als die andern durchgeprüften Ammoniumsalze sich erwies, obwohl es weniger Stickstoff als diese enthält. Kalziumphosphat aber wurde sogar verarbeitet und aufgenommen, worin sich nach Darwin (pag. 244) ein Verlangen der Pflanze nach Phosphor kundgäbe.

Ich suchte zunächst auf dem Wege, den Darwin eingeschlagen hatte, den Ausfall der Reizbewegungen bei Drosera binata mit phosphorsauren Salzen nachzuprüfen und ergänzend einige von ihm nicht untersuchte Phosphate anzufügen (Magnesium-, Baryum-, Aluminiumphosphat). Ich benutzte reinste Substanzen aus der chemischen Fabrik von Kahlbaum. In der folgenden Tabelle finden sich die Resultate zusammenge-

stellt, die sich ergaben, als ich kleinste Stäubchen der angeführten Salze mit der Nadel in die Drüsentropfen einzelner Tentakel brachte. Die Beobachtungsdauer jedes Versuches betrug mindestens 2 Stunden.

	Anzahl der Versuche	Anzahl der Reizerfolge	Bemerkungen
Natriumphosphat Na_2HPO_4	3	3	nach 1 Minute
Kaliumphosphat KH_2PO_4	5	0	mit Speichel Reaktion!
Kalziumphosphat $CaHPO_4 + 2H_2O$.	7	6	nach wenigen Minuten bis 1 Stunde
Magnesiumphosphat $MgHPO_4$ + aqu.	13	1	
Bariumphosphat $BaHPO_4$	6	1	nach einigen Minuten
Aluminiumphosphat $Al_2(PO_4)_2$ . . .	8	1	

Da in diesen Beobachtungen die mechanische Reizung nicht berücksichtigt werden konnte, führte ich anschließend Versuche mit mehr oder weniger schwachen Lösungen dieser Salze aus, indem ich kleine Tropfen davon mit den Drüsentropfen zum Verschmelzen brachte (Tropfen hing an einem dünnen Glasfaden, der in eine Kugel endigte). Die Lösungen wurden durch Kochen von 0,5 g Substanz in 50 ccm destilliertem Wasser und Filtration vom ungelösten Rest hergestellt. Hier das Resultat:

	Anzahl der Versuche	Anzahl der Reizerfolge	Bemerkungen
Natriumphosphat	13	10	
Kaliumphosphat	9	0	mit Speichel überall Reaktion!
Kalziumphosphat	30	13	
Bariumphosphat	20	0	
Aluminiumphosphat	24	0	
Magnesiumphosphat	25	13	
Destilliertes Wasser	10	0	

Natrium-, Kalium- und Kalziumphosphat ergeben eine Bestätigung der Darwin'schen Feststellungen. Von Baryum- und Aluminiumphosphat hatten sich wegen ihrer äußerst geringen Löslichkeit wahrscheinlich nur Spuren gelöst, die unwirksam blieben. Auffällig dagegen mußte die Wirkung des schwer löslichen Magnesiumsalzes sein. Ich fand, daß sich nach 10 Minuten langem Kochen von 0,5 g Substanz in 50 ccm

Wasser 0,059 g gelöst hatten. Meine Mutmaßung, daß hier eine Verunreinigung die Ursache der Reizerfolge sei, bestätigte sich, denn nachdem das Salz durch vielfaches Kochen und Dekantieren gereinigt worden war, zeigte sich bei 20 Versuchen nicht ein einziger Fall zugunsten einer Reizwirkung (meine Bestimmung ergab jetzt von 0,5 g gereinigten Salzes sogar 0,095 g in Lösung). — Um mir mein Bedenken zu zerstreuen, daß das Kaliumphosphat vielleicht nur in geringeren Konzentrationen von Wirkung und Bedeutung sei, beobachtete ich das Verhalten der Tentakel zu 1 %, 0,5 %, 0,25 % und 0,125 % Lösungen dieses Körpers, in je 14 bis 16 Versuchen, aber immer mit negativem Erfolg.

Von sechs Phosphaten üben also nur Natrium- und Kalziumphosphat eine Reizwirkung aus. Da aber alle Natriumsalze Reaktionen hervorrufen, kann nur im Kalziumphosphat der Phosphorsäure eine Rolle zugesprochen werden. Es geht daraus klar hervor und besonders im Hinblick auf die Darlegung im nächsten Abschnitt, daß die Tentakelbewegungen allein keine Aufschlüsse geben und im Grunde keine Bedeutung für die ernährungsökologische Bewertung der Insektivorie haben können. Ist es doch auch nicht zulässig, aus der Wirkung auf die Sekretion der Speicheldrüsen im Munde einen Schluß auf den Nährwert einer Speise zu ziehen oder z. B. in der Chemotaxis der Bakterien einen Maßstab für den Nutzen oder die Giftigkeit der Ursachen ersehen zu wollen (vgl. A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien).

Unter den natürlichen Bedingungen treten als Reizmittel für die insektivoren Pflanzen eben nur stickstoffhaltige Körper auf. Sie bewirken die Bewegungen der Tentakel, das Krümmen der Lamina und die energische Sekretion bei Drosera. Und wenn die Verdauung einsetzt und die Absorption, können gleichzeitig mit den N-führenden Stoffen andere mineralische Elemente aufgenommen werden, die denselben Ernährungswert haben und in demselben Sinne ein Bedürfnis der Pflanze befriedigen.

Übrigens wäre es von physiologischem Interesse, das Studium der Reizwirkungen verschiedenster Stoffe auch auf andere Insektivoren auszudehnen. Besonders merkwürdig ist ja die völlige Indifferenz von Drosera Kaliumsalzen gegenüber und die auffällige Wirksamkeit der Natronsalze.

Aufnahme von Phosphor und Kalium.

Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen, pag. 180) macht bei Urticularia und Pinguicula die Beobachtung, daß nach einer Fütterung die Absorptionshaare bzw die Drüsen große Fettkugeln führen. Nach

einer Anzahl Versuche mit verschiedenen Stoffen spricht er Lezithin als die Ursache der Fettbildung an. Nun fragt sich allerdings, ob Lezithin überhaupt von den Absorptionshaaren aufgenommen werden kann, ohne vorher durch Lipase gespalten worden zu sein. Bei Drosera jedenfalls kommt Lipase nicht vor, da Fette nicht im mindesten verdaut werden können. Nach Slowtzoff allerdings ist wiederum die Vorstellung, wonach Lezithin durch Enzyme und Bakterien vorher zersetzt werden müßte, bevor es im Darmkanal des Menschen resorbiert wird, zu weitgehend. Nachweislich ginge ein Teil des Lezithins der Nahrung ohne weiteres in die Lymphe über. So könnten schließlich die Verhältnisse auch bei den Insektivoren liegen, wenn ich es auch für Drosera nicht glaube. Es ist nicht einzusehen, warum Fettsäuren hier unresorbierbar sind und das viel größere, Fettsäure einschließende Molekül des Lezithins aufgenommen werden sollte. Die Dinge verdienen hier untersucht zu werden. Mit der Aufnahme von Lezithin würde natürlich eine Bereicherung der Pflanze an Phosphor erfolgen.

Eine andere Mitteilung über wirkliche Absorption einer phosphorhaltigen Verbindung, die unter natürlichen Bedingungen eine Rolle spielt, findet sich bei Robinson, dessen Abhandlung mir leider unzugänglich blieb und mir nur durch ein Referat im Botan. Centralblatt in den Hauptpunkten bekannt wurde. Danach geschehe eine schnelle Verdauung der phosphorsäurehaltigen Nukleoproteide zusammen mit Hühnereiweiß, Fibrin usf.

Bevor ich auf meine eigene, allgemeine Feststellung der Phosphoraufnahme zu sprechen komme, möchte ich hier die der Resorption von Glyzerylphosphorsäure vorausschicken, die einmal die Zahl der aufnehmbaren Phosphor führenden Stoffe vermehrt, dann aber von neuem beweist, daß Aufnahme und Reizwirkung eines Körpers durchaus nicht zwei Dinge sind, die parallel laufen. Die Glyzerylphosphorsäure wurde in sieben verschieden starken Konzentrationen in Tropfen auf die Blattfläche gebracht. Nach 10 Tagen geschah die Nachprüfung auf Phosphorsäure mit molybdänsaurem Ammonium. Die konzentrierte Flüssigkeit war aus der chemischen Fabrik E. Merck, Darmstadt, und hatte das spez. Gew. 1,125. Die Versuche wurden an sieben verschiedenen, eingetopften Exemplaren von Drosera rotundifolia ausgeführt:

1. Die konzentrierte Säure bewirkte in wenigen Minuten eine Abtötung des Blattes, der Tropfen wurde vom diffundierten Zellsaft rot.
2. 50 % Lösung. Schnelle Tentakelbewegung, Blatt jedoch wie unter 1. in kurzem abgetötet.

3. 25 % Lösung. Relativ langsame Bewegung der Tentakeln, später Blatt abgestorben.
4. 12,5 % Lösung. Sehr spät (nach 1 Tag) einzelne Tentakel eingebogen. Blatt nicht affiziert. Nach 10 Tagen Blatt noch feucht, Phosphosräure-Reaktion zweifelhaft.
5. 6,2 % Lösung
6. 3,1 % „
7. 1,5 % „

keinerlei Reaktion auf die Tentakel, nach 10 Tagen in der verminderten Flüssigkeit auf dem Blatt kein Phosphorsäurenachweis möglich. Kleine Tropfen der Vergleichsflüssigkeiten ergeben jedoch deutliche Reaktion.

Aus 1,5—6,2 % wässerigen Lösungen wurde also die Phosphorsäure von der Pflanze herausgenommen, ohne daß im mindesten die Tentakel beeinflußt worden waren.

Nach den Angaben von A. B. Macallum (Ergebnisse der Physiologie, VII., 1908) ist es nun möglich, Phosphor in sehr kleinen Mengen, ob einfach gebunden oder in maskierter Form, nachzuweisen. Man läßt das Präparat bis zu 24 Stunden (ich wählte meist 12 Stunden) in der sog. Fresenius'schen Lösung[1]) liegen und bringt es nach mehrfachem Waschen mit verdünnter Salpetersäure in eine frisch bereitete, 1—4 % Lösung von salzsaurem Phenylhydrazin (ich benutzte mit Erfolg 2 % Lösung). Die grünblaue Färbung bezeichnet dann das Vorkommen sowohl des organischen als auch des anorganischen Phosphors.

Um eine Anschauung vom Phosphorgehalte einerseits des Insektenkörpers, andererseits der Drosera-Pflanze zu gewinnen, prüfte ich eine Reihe Stubenfliegen und einige zerschnittene Blätter. Die Fliegen wurden vorher durch Druck so zerquetscht, daß die Eingeweide deutlich zum Vorschein kamen. Es trat überall die charakteristische blaugrünliche Färbung auf, besonders in den Teilen des Thorax. Die Drosera-Blätter, die vorher durch Alkohol entfärbt waren, zeigten indes keinerlei Reaktion. Auch nach der mit der nachträglichen Hämatoxylinüberfärbung von Weyland verfeinerten Methode bekam ich hier keine oder nur zweifelhafte Anzeichen. Einige Vorversuche überzeugten mich bald, daß sämtlicher auf oben beschriebenem Wege nachweisbarer Phosphor aus dem Insekt herausgenommen wird, wenn man es der Verdauungstätigkeit einer Drosera (rotundifolia) aussetzt. So war der Phosphor nicht mehr erweislich an zwei Stückchen Chitinpanzer aus der Gegend

1) Fresenius'sche Lösung: 1 g Molybdänanhydrid wird in 4 g Ammoniak (spez. Gewicht 0,88) gelöst, filtriert und der Lösung 15 g Salpetersäure (spez. Gewicht 1,2) zugesetzt.

des Thorax einer großen Fliege mit reichlich anhängender Eingeweidemasse, die 10 Tage lang auf Blättern von Drosera gelegen hatten. Dasselbe war aber auch schon nach 4 Tagen zu zeigen, wie ein anderer Versuch mir bewies. Hier lagen die Tentakel noch dicht über dem Insektenkörper, und doch hatte die Pflanze den Phosphor schon resorbiert.

Ich wiederholte darauf diese Beobachtungen mit dem gleichen Ergebnis. Schmeißfliegen (Calliphora) und Stubenfliegen zeigten nach der Phosphorprobe grünblauen bis tief grünblauen Inhalt des Thorax und Abdomen; Muskeln aus dem Thorax einer Fliege wurden hellblaugrün und zerdrückte Maden verfärbten sich stellenweise. Andererseits wiesen die Rückstände von Fliegenleibern, die 6 Tage der Sekretion von Drosera rotundifolia ausgesetzt waren, in 8 Versuchen an 5 Pflanzen nirgends mehr die grünblaue Reaktion. Daß tatsächlich eine Aufnahme des Phosphors erfolgt, beweist die Untersuchung der Blätter vor und nach der Fütterung. Wie schon gesagt, trifft man in den ungefütterten Blättern Phosphor nicht in den Mengen an, daß er sichtbar gemacht werden könnte, oder nur in zweifelhaften Reaktionen. Anders nach einer Fütterung: nach 2 Tagen erhält man die typische Phosphorreaktion überall im Blatt, besonders schön nach der Hämatoxylin-Überfärbung. Wie es scheint, wird hier der Phosphor in den Chloroplasten gehalten. Die genaueren Verhältnissse der Verteilung in der Pflanze und der Verbreitung des Phosphors werden zurzeit von Herrn Ruschmann im hiesigen Institut festgestellt. Daß auch die Wurzeln von Drosera und andern Insektivoren auffallend arm an Phosphor sind — im Gegensatz zu Wurzeln anderer Pflanzen — gibt Weyland in seinen ernährungsphysiologischen Studien mykotropher Pflanzen an.

An Kalium ist die Drosera-Pflanze nicht so arm wie an Phosphor. Ich habe nur die für den engeren Rahmen dieser Arbeit interessierenden Blätter untersucht. Die Verhältnisse der ganzen Pflanze werden auch hier im einzelnen von Herrn Ruschmann festgestellt werden. Als Reagenz von äußerster Feinheit ist eine Lösung von Natriumkobaltihexanitrit zu verwenden (vgl. Macallum). Es treten bei Gegenwart von Kalium charakteristisch gelbe, fast kugelförmig aussehende Pentagondodekaeder von Kaliumkobaltihexanitrit auf, die nur im Verhältnis 1 : 1000 in Wasser löslich sind. Man legt die Schnitte des frischen Materials einige Minuten in das Reagenz und wäscht wiederholt in Wasser von 1—4° C Temperatur. Die Präparate sind in Kanadabalsam haltbar. In stärkerem Maße tritt diese Reaktion in Fliegenleibern hervor. Das Präparat ist hier gleichsam dicht durchstreut von den schön gelben, lichtbrechenden Kristallen. An verfütterten Insektenteilen konnte ich

aber keinen einwandfreien Unterschied erkenntlich machen. Völlig eindeutig wird erst der Beweis erbracht, daß das Kalium in verhältnismäßig beträchtlicher Menge dem Insekt entzogen wird, wenn die ungefütterten und gefütterten Blätter miteinander verglichen werden. Zwar weist die Lamina nach der Fütterung in meinen Versuchen keine merkbare Anreicherung an Kalium oder eine, die auffällig genug wäre. Einen hervorstechenden Unterschied gibt nur der Vergleich der Tentakel. Ungefütterte Tentakel ließen in meinen Prüfungen meist gar kein Kalium erkennen, oder nur einzelne Kristalle an der Basis, oder zuweilen mehrere kleine Kristalle längs des Leitbündels. Anders nach der Fütterung: Die Tentakel sind stark mit Kalium in fast allen Zellen gefüllt, was sich durch auffällige Bildungen von Kristallen mit dem Kaliumreagenz leicht zeigen läßt. Eine zweitägige Fütterungsdauer scheint zur Demonstration die geeignetste.

Eine Aufnahme des in viel geringeren Mengen vorhandenen Magnesiums mit der bekannten Reaktion zu beweisen, ist mir einstweilen nicht geglückt. Ich zweifle aber nicht, daß auch das möglich sein wird.

Für Kalzium fehlt bis jetzt eine exakte, genau arbeitende mikrochemische Reaktion.

Aus meinen Befunden geht also genügend klar hervor, daß in der Tat durch die Insektivorie eine Kompensation der im Boden fehlenden, wichtigsten mineralischen Elemente — Stickstoff, Phosphor, Kalium — stattfindet (vgl. pag. 340 dieser Abhandlung). Zu mutmaßen ist außerdem eine Aufnahme von Magnesium, Kalzium und Schwefel aus der Insektenbeute. Wir dürfen demnach mit gutem Recht den Sinn der Insektivorie in der Gewinnung von mineralischen Nährstoffen erblicken, besonders auch, wenn wir die im vorigen Kapitel über die Nichtverwertung verschiedener Kohlenstoffverbindungen angestellten Untersuchungen berücksichtigen. Damit ist keineswegs gesagt, daß in verschieden starkem Maße mit der Verarbeitung von Insektennahrung nicht auch eine Vergrößerung des Kohlenstoffgehaltes der Pflanze einträte und von Nutzen sei.

Die Insektivoren sind somit ökologisch den von E. Heinricher in einer Reihe von Abhandlungen (Pringsh. Jahrbücher, Bd. XXXI, XXXII, XXXVI, XXXVII, XLVI und XLVII) eingehend untersuchten Halbschmarotzern anzugliedern, ferner den von E. Stahl und neuerdings wieder von Weyland in ihrer Bedeutung klargestellten Mycorhizapflanzen.

Ich versuchte noch auf einem anderen Wege die Aufnahme und Verwertung oben genannter Elemente zu erweisen, indem ich vergleichende

Kulturen ansetzte. Es gelang mir, Drosera rotundifolia auf Agar steril zu ziehen. Ein Unglück machte jedoch diesen Versuchen ein plötzliches Ende, und in diesem Jahre kamen in eine Reihe Kulturgefäße — mit Agar und Kiesel — ausgestreute Samen nicht zur Keimung. Andererseits erwiesen sich die von mir in Wasserkulturen verwendeten Utricularia intermedia als nicht geeignet, da diese Schlammbewohner die mir zur Verfügung stehenden Crustaceen (Daphniden) nicht in ihre Blasen lockten. Vorsichtige Einspritzungen von Daphnidenbrei mit der Pravazspritze waren auf die Dauer zu umständlich und zeitraubend. Als Kulturflüssigkeit ohne N erwies sich die von Luetzelburg angegebene Zusammensetzung als geeignet, wenn man darin Ammoniumnitrat und Ammoniumphosphat durch Kaliumchlorid ersetzte. Für die phosphorfreie Kultur ist jedoch Knop'sche Lösung mit Substitution des Phosphats durch Kaliumsulfat zu empfehlen (bei halber Konzentration der Knop'schen Flüssigkeit).

Es ist klar, daß die vergleichenden Fütterungsversuche von Kellermann und Raumer (1878), Regel (1879), F. Darwin (1880) und Büsgen (1883) ein allzu ungenügendes Bild von der Bedeutung der Insektennahrung bieten, so wertvoll sie auch einstweilen gewesen sind. Es hat niemand von ihnen mit Substraten von bekannter Zusammensetzung gearbeitet. Außerdem haben diese Experimente immer nur über eine Generation entschieden und lassen die Frage offen, wie der Ausfall nacheinander folgender Generationen bei gefütterten und ungefütterten Pflanzen werden würde.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Das Wurzelsystem und die Einrichtungen der Transpiration sind bei Dosera rotundifolia nicht hinreichend ausgebildet, um der Pflanze an ihren typischen Standorten die genügende Menge Bodennährstoffe zu übermitteln.

2. Hinsichtlich des Assimilationsparenchyms ergibt sich durchgehend für alle Insektivoren in mehr oder minder ausgeprägtem Maße eine primitive Ausbildung, die eine Beziehung zur Insektivorie wahrscheinlich macht.

3. Alle untersuchten Insektivoren (Drosera, Dionaea, Pinguicula, Darlingtonia) weisen insofern eine geringe Assimilationstätigkeit auf, als sie die durch Assimilation gebildete Stärke nur langsam verarbeiten oder ableiten und so nur langsam neuen Assimilationsprodukten Raum

geben. Die Möglichkeit intensiver Assimilation ist unter künstlichen Bedingungen bei Utricularia gezeigt worden.

4. Verdauung und Aufnahme von Insektennahrung bewirken eine sichtlich schnellere Verarbeitung der Stärke und somit mittelbar eine Erhöhung der Assimilationstätigkeit der Pflanze.

5. Die schnellere Verarbeitung der Stärke in den Blättern der Insektivoren bei Fütterung hat mutmaßlich ihre Ursache in der Zufuhr von mineralischen Elementen.

6. Stärke, Glykogen, Fette und Fettsäure können von Drosera nicht verdaut werden. Sie sind ohne Nutzen bei der Ernährung der Pflanze auf dem Wege der Drüsen.

7. Aus den Reizerscheinungen auf die verschiedenen Stoffe lassen sich keine Schlüsse auf ihre Nährbedeutung ziehen. Unter natürlichen Verhältnissen kommen nur stickstoffhaltige Körper als Reizmittel in Frage. Sie bewirken das Einsetzen der Verdauungstätigkeit, mit der gleichzeitig andere mineralische Elemente aufgenommen werden, die in demselben Maße ein Bedürfnis der Pflanze befriedigen.

8. Drosera empfängt aus der Insektennahrung eine verhältnismäßig große Menge an Phosphor und Kalium (neben Stickstoff) und gewinnt auf diese Art die Elemente, die ihrem Substrate mangeln.

Literaturübersicht.

1) Abderhalden, E., Lehrbuch der physiologischen Chemie, 2. Aufl. Berlin und Wien 1909.

2) Angelstein, U., Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Diss. Halle 1910.

3) Benecke, W., Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Bot. Ztg.

4) Bokorny, Th., Ernährung grüner Pflanzen mit Formaldehyd. Landwirtschaftl. Jahrb. 1892, Bd. XXI.

5) Bötticher, W., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gentianeen. Diss. Erlangen 1895.

6) Büsgen, M. (I.), Die Bedeutung des Insektenfanges für Drosera rotundifolia. Bot. Ztg. 1883, Bd. XLI.

7) Ders. (II.), Über die Art und Bedeutung des Tierfanges bei Utricularia vulgaris. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1888, Bd. VI.

8) Clautriau, G., La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. couronnés et autres Mém. de l'Acad. royale de Belgique, Tome LIX. Bruxelles 1900.

9) Cohn, F., Über die Funktion der Blasen von Aldrovandia und Utricularia. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1875, Bd. I.

10) Correns, C., Zur Physiologie von Drosera rotundifolia. Botan. Ztg. 1896, Bd. LIV.

11) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, Bd. II. Jena 1905.

12) Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. (Aus d. Engl. übersetzt von V. Carus), 2. Aufl. Stuttgart 1899.

13) Darwin, F., Experiments on the Nutrition of Drosera rotundifolia. Journal of the Linnean Society, Bot. 1880, Vol. XVII.

14) Deleano, N. T., Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. 1911, Bd. XLIX.

15) Diels, L. (I.), Droseraceae. A. Engler's Pflanzenreich, Bd. IV, 112. Leipzig 1906.

16) Ders. (II.), Blattrhizoiden bei Drosera. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1906, Bd. XXIV.

17) Drude, O. (I.), Insektenfressende Pflanzen Enzyklopädie der Naturwissenschaften 1879, Bd. I.

18) Ders. (II.), Der Hercynische Florenbezirk. Leipzig 1902.

19) Düggeli, M., Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln. Diss. Zürich 1903.

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

21) Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.

22) Frank, B., Über neue Mycorhiza-Formen. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1887, Bd. V.

23) Fraustadt, A., Anatomie der vegetativen Organe von Dionaea muscipula Ell. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1876, Bd. II.

24) Freidenfelt, T. (I.), Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. Flora 1902, Bd. XCI.

25) Ders. (II.), Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens. Biblioth. botanica, Heft 61.

26) Fuchs, J., Über die Beziehungen von Agaricineen und anderen humusbewohnenden Pilzen zur Mycorhizenbildung der Waldbäume. Biblioth. botanica 1911, Heft 76.

27) Fürth, O. von, Vergleichende Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.

28) Glück, H., Morphologische und biologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, 2. Teil. Jena 1906.

29) Goebel, K. (I.), Morphologische und biologische Studien an Utricularia. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg 1890, Tome IX.

30) Ders. (II.), Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. II. Marburg 1891.

31) Ders. (III.), Zur Biologie von Genlisea. Flora 1893.

32) Haberlandt, G. (I.), Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII.

33) Ders. (II.), Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Auflage. Leipzig 1909.

34) Hansteen, B., Über Eiweißsynthese in grünen Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik 1899, Bd. XXXIII.

36) Heinricher, E. (I.), Die grünen Halbschmarotzer III. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI.
37) Ders. (II.), Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. des Ferdinandeums f. Tirol. Innsbruck 1902.
38) Ders. (III.), Nachtrag, ebenda 1903.
39) Ders. (IV.), Zur Biologie von Nepenthes, speziell der javanischen N. melamphora. Ann. de Jard. de Buitenzorg 1906, Tome V.
40) Hesselman, H., Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII.
41) Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Jena 1908.
42) Kellermann und von Raumer (mitget. von Reess), Vegetationsversuche an Drosera rotundifolia mit und ohne Fleischfütterung. Botan. Ztg. 1878, Bd. XXX.
43) Klein, J., Pinguicula alpina als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Hinsicht. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. 1879, Bd. III.
44) Krafft, S., Beiträge zur Kenntnis der Sarracenien-Gattung Heliamphora. Diss. München 1896.
45) Lang, F. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora 1901, Bd. LXXXVIII.
46) Luetzelburg, Ph. von, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 1910, Bd. C.
47) Macallum, A. B., in Ergebnissen der Physiologie 1908, Bd. VII.
48) Macfarlane, J. M. (I.), Sarraceniaceae. A. Engler's Pflanzenreich, Bd. IV, 110. Leipzig 1908.
49) Ders. (II.), Nepenthaceae, ebenda Bd. IV, 111.
50) Marloth, R., Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo, pflanzengeographisch dargestellt (Ergebnisse d. Deutsch. Tiefsee-Expedition Valdivia, Bd. II, 3. Teil). Jena 1908.
51) Meyer, A., und Dewèvre, A., Über Drosophyllum Lusitanicum. Botan. Zentralbl. 1894, Bd. LX.
52) Miehe, H., Javanische Studien. Abh. d. math.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XXXII, Nr. 4. Leipzig 1911.
53) Munk, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Mit der anatomischen Untersuchung des Dionaea-Blattes von F. Kurtz. Leipzig 1876.
54) Musset, Ch., Fonction chlorophyllienne du Drosera rotundifolia. Comptes rendus, Tome XCVII. Paris 1883.
55) Nitschke, Th., Anatomie des Sonnentaublattes. Botan. Ztg. 1861, Bd. XIX.
56) Oels, W., Vergleichende Anatomie der Droseraceen. Diss. Breslau 1879.
57) Penzig, O., Untersuchungen über Drosophyllum lusitanicum Link. Diss. Breslau 1877.
58) Pfeffer, W. (I.), Über fleischfressende Pflanzen und die Ernährung durch organische Stoffe überhaupt. Landwirtschaftl. Jahrb. 1877, Bd. VI.
59) Ders. (II.), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I. Leipzig 1897.
60) Ramann, E., Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
61) Regel, E., Fütterungsversuche mit Drosera longifolia Sm. und Dr. rotundifolia L. Gartenflora 1879, Bd. XXVIII.

62) Robinson, W. J., Experiments upon Drosera rotundifolia as to its protein-digesting power, Torreya 1909, Vol. IX, pag. 109—114. Referat Botan. Zentralblatt, Bd. CXIII, pag. 608.
63) Rosenberg, O., Phsiologisch-zytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
64) Rywosch, S., Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe. Botan. Ztg. 1908, Bd. LXVI.
65) Saposchnikoff, W., Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges. 1890, Bd. VIII.
66) Schenck, H., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien Utricularia montana Jacqu. und Utr. Schimperi nov. spec. Pringsh. Jahrb. für wiss. Botanik 1887, Bd. XVIII.
67) Schimper, W. (I.), Notizen über insektenfressende Pflanzen. Botan. Ztg. 1882, Bd. XL.
68) Ders. (II.), Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botan. Ztg. 1885.
69. Ders. (III.), Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.
70) Schröder, D., Über den Verlauf des Welkens und die Lebenszähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909.
71) Slowtzoff, B., Über die Resorption des Lezithins aus dem Darmkanal. Beitr. z. chem. Physiologie u. Pathologie 1906, Bd. VII.
72) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
73) Stahl, E. (I.), Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena 1883.
74) Ders. (II.), Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg 1893.
75) Ders. (III.), Der Sinn der Mycorhizenbildung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV.
76) Ternetz, Ch., Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch Pilze. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907, Bd. XLIV.
77) Vines, S. H., The Proteolytic Enzyme of Nepenthes (III.). Annals of Botany 1901, Vol. XV.
78) Vogl, Aug., Phytohistologische Beiträge II. (Blätter der Sarracenia purpurea L.). Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Klasse. Wien 1865.
79) Weber, C. A., Über die Vegetation u. Entstehung des Hochmoores von Augstumalim Memeldelta. Berlin 1902.
80) Weyland, H., Studien über die Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Diss. Jena 1912, erweitert in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik 1912.
81) Wiesner, J., Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Bd. I. Wien 1881.
82) Wollny, Ew., Die Zersetzung der organischen Stoffe und die Humusbildungen. Heidelberg 1897.
83) Wunschmann, E., Über die Gattung Nepenthes. Diss. Berlin 1872.
84) Zacharias, E., Über die Anatomie des Stammes der Gattung Nepenthes. Diss. Straßburg 1877.
85) Zipperer, P., Beitrag zur Kenntnis der Sarraceniaceen. Diss. Erlangen 1885.

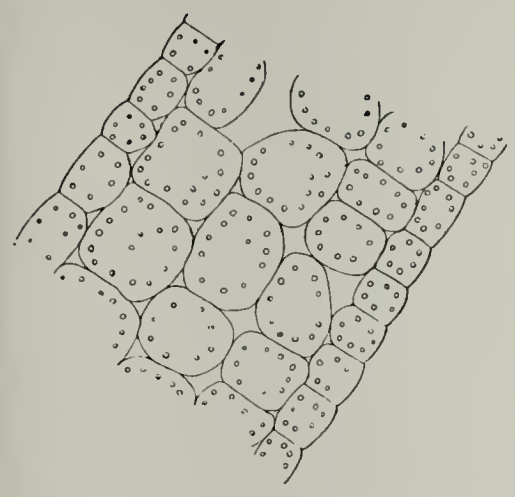

Fig. 1.

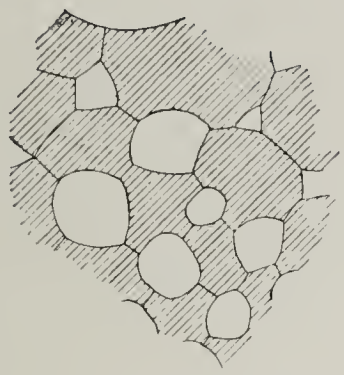

Fig. 2.

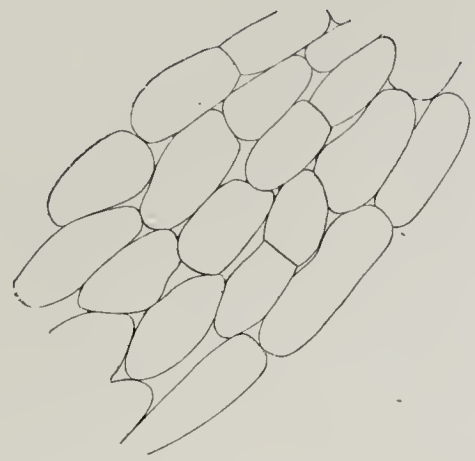

Fig. 3.

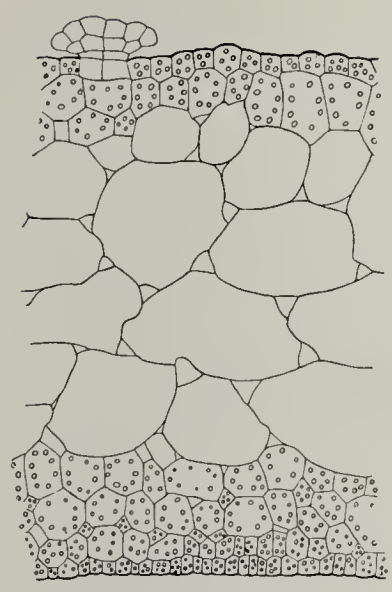

Fig. 4.

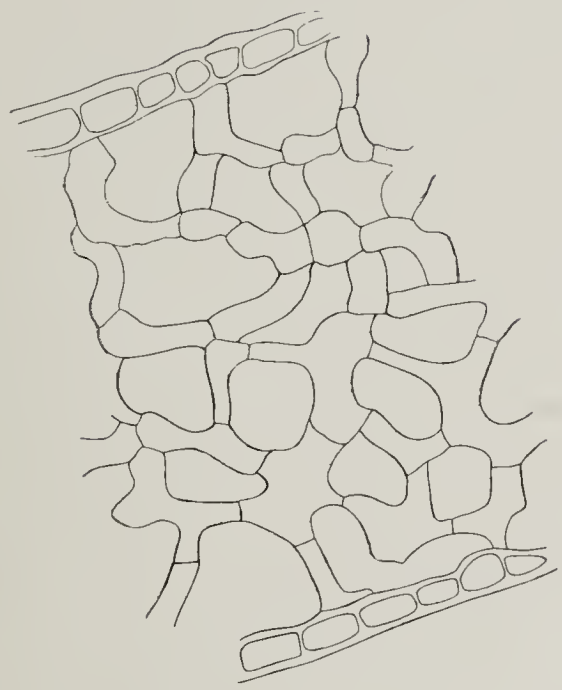

Fig. 5.

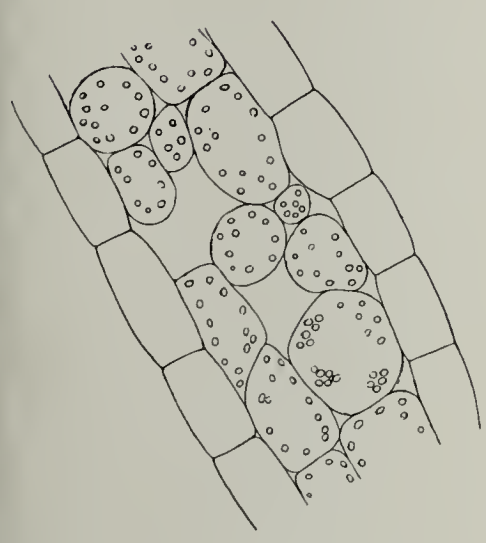

Fig. 6.

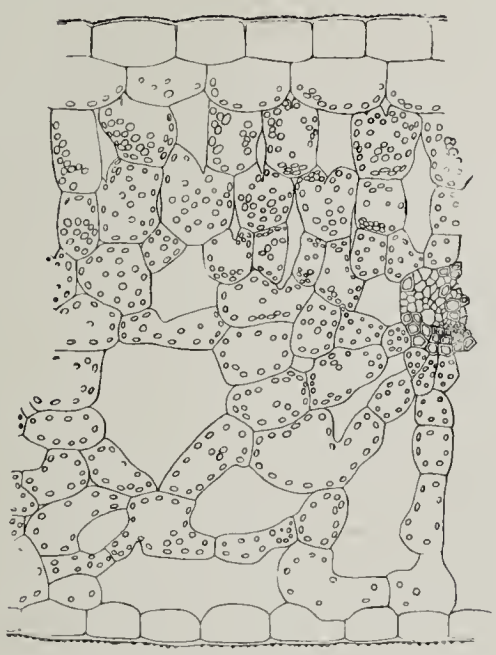

Fig. 7.

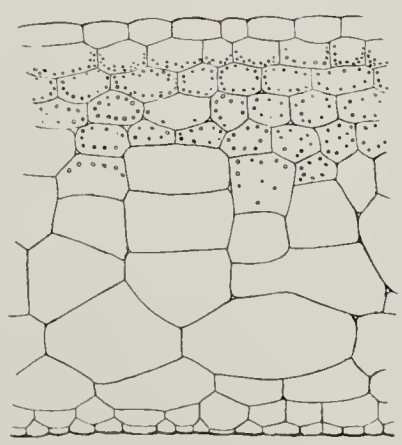

Fig. 8.

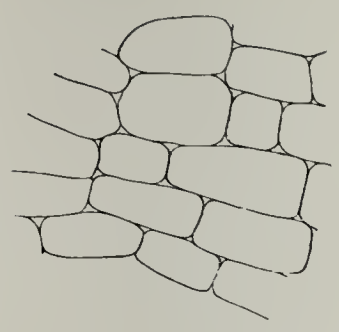

Fig. 9.

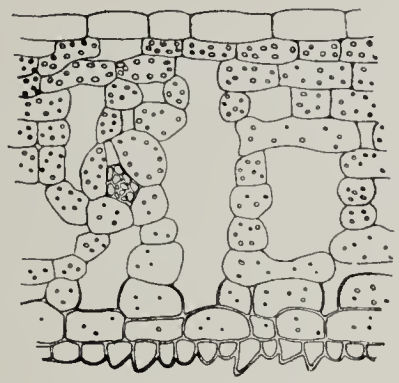

Fig. 10.

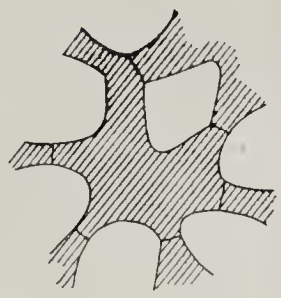

Fig. 11.

Fig. 12.

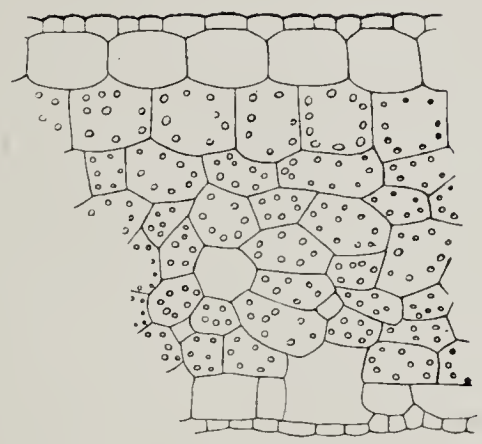

Fig. 13.

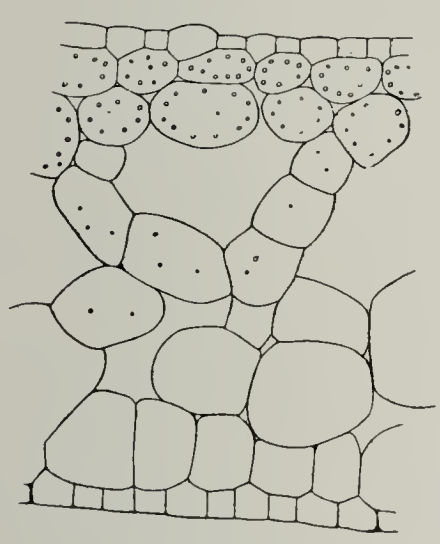

Fig. 14.

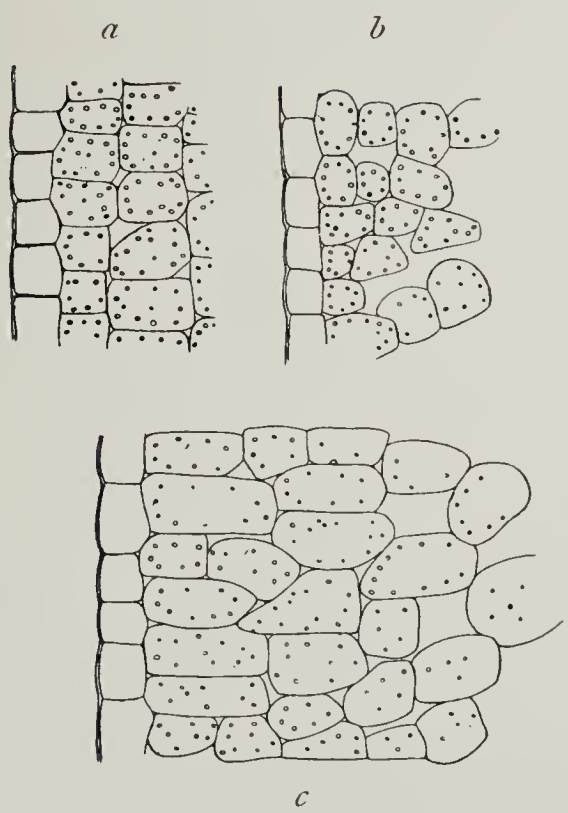

Fig. 15.

Figurenerklärung zu Tafel XII u. XIII.

Fig. 1. Drosera rotundifolia, Querschnitt durch das Blatt

„ 2. Dr. capensis, Assimilationsschicht unter der Epidermis der Oberseite in der Aufsicht.

„ 3. Dionaea muscipula. Flächenschnitt durch das Blattgewebe (chlorophyllloser Teil). Die Zellen sind senkrecht zum Hauptnerven gestreckt.

„ 4. Dionaea muscipula. Blattquerschnitt (nach Fraustadt).

„ 5. Drosophyllum lusitanicum. Querschnitt des Blattes.

„ 6. Pinguicula vulgaris. Blattquerschnitt, besonders dünnes Blatt.

„ 7. Utricularia montana. Blattquerschnitt.

„ 8. Darlingtonia californica, junge Pflanze. Querschnitt des Röhrenblattes in der Gegend des Reusenzone.

„ 9. Darlingt. californ. Flächenschnitt durch das Assimilationsgewebe.

„ 10. Sarracenia flava. Querschnitt der Röhrenwandung in Höhe der Geleitzone.

„ 11. Sarracen. flava. Sternförmige Assimilationszelle (im Flächenschnitt).

„ 12. Nepenthes Henryana. Querschnitt durch die Kannenwandung (Absorptionszone). Das Gefäßbündel ist nicht ausgezeichnet worden. Die dunkel gezeichneten Epidermiszellen führen Anthocyan.

„ 13. Nepenthes Henryana. Querschnitt durch das Laubblatt.

„ 14. Cephalotus follicularis. Querschnitt durch die Kannenwandung. (Die Epidermis der Unterseite führt Anthocyan.)

„ 15 *a*, *b*, *c*. Querschnitt durch die obere Partie des Laubblattes, aus verschiedenen Stellen der Lamina, um die verschiedene Ausbildung der Assimilationszellen zu zeigen.