

Pinguicula alpina, als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Beziehung.

Von
Professor Julius Klein,
Budapest.

Hierzu Tafel IX. und X.

Einleitung.

In Darwin's epochemachendem Werke: „Insektenfressende Pflanzen“ ist unter den abgehandelten *Pinguicula*arten die *P. alpina* nicht besprochen, deshalb benutzte ich die Gelegenheit, die sich mir im Sommer 1878 im steyrischen Bade Neuhaus bot, — in dessen Nähe die *Ping. alpina* reichlich vorkommt — um dieselbe mit Bezug auf Insektenfang und insektenfressende Fähigkeit, als auch in anatomischer Hinsicht näher zu untersuchen. Es war zwar von vornherein zu erwarten, dass die *P. alpina*, die nach ihrem Habitus und Vorkommen so sehr mit der *P. vulgaris* übereinstimmt, dass beide nur als zwei zusammengehörende Varietäten angesehen werden könnten, auch in ihrem physiologischen Verhalten mit der ihr so nahe verwandten *P. vulgaris* übereinstimmen werde. Trotzdem fand ich es für nicht ganz unlohnend, die *P. alpina* näher zu untersuchen, um einerseits diese Uebereinstimmung wirklich zu constatiren und andererseits die anatomischen Verhältnisse eingehender zu berücksichtigen, welche von Darwin für *P. vulgaris* ohnehin nur kurz erwähnt und nur so weit behandelt werden, als es seine physiologischen Versuche für nöthig erscheinen liessen.

Die *Pinguicula alpina* kommt in der Nähe von Neuhaus, in dem engen Thale unmittelbar hinter Gutenegg vor, wo sie die feuchten, moosigen Kalkfelsen, welche an den Ufern des Neuhauser Baches

emporsteigen, in zahlreichen Exemplaren bedeckt¹⁾. Ich fand dort zwei verschiedene Formen der *Pinguicula alpina*; während nämlich die Blätter der meisten Exemplare eine gelblichgrüne Farbe zeigten, fanden sich daneben auch solche, deren Blätter rothbraun aussahen und an denen die grüne Färbung mehr oder weniger verdeckt war. Beide Formen kamen auf demselben Felsen vor, oft in unmittelbarer Nähe zu einander; doch schien es, als wenn die erste Form mit den gleichmässig lichtgrünen Blättern mehr an solchen Stellen vorkäme, die reichlicher mit Erde bedeckt waren und auch eine üppiger entwickelte Moosdecke besaßen, während die rothblättrigen Formen vorzüglich an steinigen Stellen auftraten, wo wenig oder gar kein Humus und auch eine nur spärlich entwickelte Moosdecke anzutreffen war. Es scheint demnach, als wenn beide Formen nur Standorts-Varietäten wären. Dies spricht sich auch darin aus, dass die rothblättrige Form allgemein kleiner und weniger entwickelt war, die grünblättrige dagegen meist in sehr üppigen Exemplaren auftrat.

Die rothe Färbung der Blätter rührt daher, dass die Oberhautzellen einen rothen Saft enthalten, während selbe sonst mit einer farblosen Flüssigkeit gefüllt sind. Im Uebrigen verhalten sich beide Formen gleich, doch da diejenige mit den lichtgrünen Blättern die häufigere war, stellte ich auch meine Untersuchungen vorzüglich an dieser Form an.

I. *Pinguicula alpina* als insektenfressende Pflanze.

Die *Pinguicula alpina* hat, wie bekannt, ein kurzes unterirdisches Stämmchen, an dem nach unten ein Büschel einfacher Wurzeln sich entwickelt, welche in Zahl und Länge nach der Grösse und Entwicklung der *Pinguicula*-Exemplare variiren; nach oben trägt das Stämmchen eine Rosette von Blättern und die langgestielten Blüthen. Die Zahl und Grösse der Blätter ist natürlich auch nach den Exemplaren sehr verschieden. So üppig entwickelte und so grosse Blätter, wie bei den Neuhauser Pflanzen fand ich bis jetzt noch nie bei *Ping. alpina*, und waren es im allgemeinen die lichtgrünen Exemplare, an denen die grössten Blätter zu finden waren. Während nämlich gewöhnlich die Länge der Blätter 3—4 cm und die Breite $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$ cm beträgt, so waren unter den Neuhauser Pflanzen solche Exemplare nicht selten, bei denen die Länge der Blätter 5—6 cm,

¹⁾ Die Mittheilung dieses Standortes verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn stud. med. Rich. Paltauf — dem Sohne des Neuhauser Bade-Arztes und Directors — der später auch die Güte hatte mir lebende Pflanzen von Neuhaus zu senden, und dem ich dafür auch hier meinen Dank ausspreche.

die Breite aber 2—3 cm betrug. Diese üppige Entwicklung ist jedenfalls der geringen Seehöhe des Standortes und dem milden Klima der Umgebung von Neuhaus zuzuschreiben, und ist es überhaupt selten, dass die *P. alpina* so weit unten auftritt.

Bei den im Freien untersuchten Exemplaren waren die Ränder der Blätter, ganz in der Art, wie es Darwin für *Ping. vulgaris* angibt, mehr oder weniger nach einwärts gebogen, dabei fanden sich unter den eingebogenen Rändern und sonst auf der Blattfläche theils ganze kleine Insekten, theils Bruchstücke solcher, theils aber verschiedene Pflanzentheile, besonders Blätter der *Erica carnea*.

Die Oberfläche der Blätter von *Ping. alpina* ist nämlich, wie bei *P. vulgaris*, dicht mit zweierlei Drüsen bedeckt: gestielten und ungestielten, von denen weiter unten ausführlicher die Rede sein soll. Die Ersteren sind schon mit freien Augen sichtbar und erscheinen als weissliche, schwach glänzende Pünktchen, welche besonders an den rothblättrigen Formen deutlich hervortreten. Die Drüsen sondern reichlich eine klebrige Substanz aus, die durch Aufdrücken des Fingers auf die Blattfläche und nachheriges langsames Emporheben des Fingers in viele, lange Fäden ausgezogen werden kann. In Folge dieser Beschaffenheit der Blattoberfläche werden also auch bei *Ping. alpina* Insekten gefangen und darauf fallende Gegenstände festgehalten.

Zu erwähnen ist, dass die gefangenen Insekten gewöhnlich unter dem eingebogenen Rande zu finden sind, während Blätter und dergleichen Theile meist auf der freien Blattfläche liegen. Das hat wohl einestheils darin seinen Grund, dass, wie Darwin erwähnt, die gefangenen Gegenstände von allen Theilen des Blattes durch den Regen gegen die Ränder fortgewaschen werden; doch glaube ich, dass bezüglich der Insekten auch noch ein anderer Umstand in Betracht kommt. Die Ränder der Blätter sind nämlich schon anfangs, noch bevor sie etwas gefangen, schwach nach einwärts gebogen und etwas emporstehend; kommt nun ein kleines Insekt auf die Mitte des Blattes, so trachtet es von dort fortzukommen, und da die Insekten meist nach aufwärts kriechen, so kommt es auch an den höher stehenden Rand des Blattes, den zu übersteigen ihm nicht immer gelingt, so dass es meist dort verbleibt und später von dem sich noch mehr einbiegenden Blattrande festgehalten wird. Mit Blattläusen gemachte Versuche wenigstens zeigten, dass, während sie von der Blattmitte leichter wegstiegen, es ihnen doch nicht immer gelang auch den Blattrand zu übersteigen.

Eine Anzahl von Pflanzen der *Ping. alpina* wurden nun nach

Neuhaus ins Zimmer gebracht, um daran einige Untersuchungen anzustellen. In physiologischer Beziehung machte ich nur wenige Versuche, da ich ja ohnehin nicht hoffen durfte den erschöpfenden Angaben Darwins etwas Neues hinzufügen zu können. Dagegen unterzog ich die *P. alpina* in anatomischer Hinsicht einer eingehenden Untersuchung, die ich dann später an mitgebrachten und von Neuhaus erhaltenen Pflanzen, so weit eben möglich, hier noch fortsetzte. Die physiologischen Versuche wurden angestellt: mit kleinen Insekten, mit rohem Fleisch, hart gekochtem Eiweiss, mit Stückchen eines Pilzes (*Peziza*) und mit trockenen Semmelbröseln, die mit Speichel angefeuchtet wurden.

Alle diese Gegenstände nahe an den Rand von gesunden Blättern der *Ping. alpina*, die noch nichts gefangen hatten, gebracht, bewirkten in nicht langer Zeit eine mehr weniger starke, aber immer ganz deutlich wahrnehmbare Einkrümmung des betreffenden Blattrandes. Längliche Stücke der erwähnten Gegenstände quer über den Mittelnerv des Blattes gelegt, so dass Theile beider Blatthälften berührt werden, verursachten eine Einbiegung beider gegenüberstehender Blattränder. Dies geschah besonders auffallend, wenn die erwähnten Gegenstände nahe zur Spitze des Blattes, in erwähnter Art, aufgelegt wurden. Ein mit Speichel angefeuchtetes, längliches Semmelstückchen, nahe zur Spitze des Blattes quer über den Mittelnerv gelegt, bewirkte eine so starke Einbiegung beider Ränder, dass selbe sich in der Mitte berührten und das Semmelstückchen fast ganz verdeckten; da das verwendete Semmelstückchen in Folge von Aufquellung ziemlich gross wurde, so dauerte in diesem Falle die Einbiegung der Ränder auch längere Zeit als sonst, und war wohl auch deshalb stärker, weil in Folge der Einbiegung die Ränder selbst mit dem aufgelegten Semmelstückchen in Berührung traten und so auch direct gereizt wurden.

Da nun bloss die Ränder des Blattes sich einwärts zu biegen im Stande sind, so muss im zuletzt erwähnten Falle von der Mitte des Blattes ein motorischer Reiz ausgehen, der beide Blattränder zur Einbiegung veranlasst.

Alle genannten Gegenstände bewirkten auch eine stärkere Absonderung der Drüsen und war dieselbe besonders auffallend in dem Falle, wo ein mit Speichel angefeuchtetes längliches Semmelstückchen nahe zur Blattspitze quer über den Mittelnerv des Blattes gelegt wurde. Die beiderseits eingebogenen Ränder bildeten einen Kanal, der ganz mit Flüssigkeit erfüllt war, die von der schnabelartigen Blattspitze in grossen Tropfen herabträufelte. — Die von

den Drüsen abgesonderte Flüssigkeit war bei Blättern, die noch nichts gefangen hatten, fast gar nicht oder nur sehr schwach sauer, dagegen von Blättern, deren Ränder eingebogen waren, stets deutlich sauer und wurde Lakmus-Papier im letzteren Falle immer stark geröthet.

Die im Freien auf den Blättern vorgefundenen Insekten-Ueberreste bestanden meistens nur aus den harten Körpertheilen derselben. Die oben erwähnten, auf die Blätter aufgelegten Gegenstände wurden auch mehr weniger verändert. Hellrothe frische Fleischfasern verblassten bald, wurden dann durchscheinend, später schleimig und verschwanden auch ganz. Hartgekochtes Eiweiss wurde bald gelblich durchscheinend und theilweise auch aufgelöst. Semmelstückchen, ob trocken oder angefeuchtet, quollen immer erst auf, wurden dann etwas schleimig, verschwanden aber nie ganz, sondern liessen immer einen Rückstand zurück.

Aus dem Mitgetheilten ist also, wie auch von vornherein zu erwarten stand, ersichtlich, dass *Ping. alpina* ebenso wie die übrigen *Pinguicula*-Arten Insekten fängt, die Ränder ihrer Blätter über diese, wie über andere Gegenstände einbiegt, dass in Folge davon die Drüsen reichlicher absondern und die nun abgeschiedene Flüssigkeit deutlich sauer wird, sowie, dass die gefangenen Gegenstände mehr weniger verändert und theilweise oder ganz aufgelöst und auch aufgesaugt werden. Die *Ping. alpina* ist also auch ein Insekten- oder Fleischfresser und da ihre Blätter sich auch über Pilzstückchen, sowie über andere Pflanzentheile einbiegen, zum Theil auch Pflanzenfresser.

II. *Pinguicula alpina* in anatomischer Beziehung.

1. Die Wurzeln. Die Wurzeln der *P. alpina* entspringen — wie schon erwähnt — aus dem kurzen unterirdischen Stämmchen und sind immer einfach, d. h. unverzweigt. Sie variiren in Zahl und Länge, je nach der Grösse und Entwicklung der Exemplare. Bei kräftig entwickelten Pflanzen findet man oft 10—15 Wurzeln von 4—6 cm Länge, bei einem Durchmesser von 1—1½ mm. Die Wurzeln sind an der Stelle, wo sie hervorbrechen, d. h. an ihrer Basis etwas eingeschnürt, also dünner als in ihrem späteren Verlauf und verjüngen sich wieder allmählich gegen das in eine kleine Spitze auslaufende Ende. Die Wurzelhaube ist klein und schwach entwickelt. Die Oberhautzellen der Wurzeln bilden lange einzellige Wurzelhaare, die jedoch früh herabfallen, und später ist die Oberfläche bedeckt von den abgestorbenen Oberhautzellen und in Folge davon braun gefärbt.

Die Differenzirung der Gewebe tritt schon sehr nahe zum Vegetationspunkt ein und so sieht man auf Längsschnitten, dass die ersten Tracheen im Sinne de Bary's¹⁾ bis in die unmittelbare Nähe des Vegetationspunktes sich erstrecken; noch etwas weiter reichen die deutlich erkennbaren Zellen der Strangscheide, so dass letztere das erste Gewebe ist, das sich aus dem Urmeristem heraus differenzirt. Querschnitte durch entwickeltere Partien der Wurzeln zeigen, dass auf eine Rindenschicht von 10 und mehr Zellreihen die Strangscheide folgt, deren Zellen radial etwas zusammengedrückt erscheinen (Taf. X. Fig. 20.). Zwischen den Zellen der Strangscheide und den angrenzenden Rindenzellen sind fast durchweg ziemlich grosse, meist viereckige Intercellularräume vorhanden und finden sich solche auch zwischen den meist viereckigen Zellen der ersten inneren drei Zellreihen der Rinde, während sie zwischen den übrigen Rindenzellen fast ganz fehlen.

Die Zellen der Strangscheide sind meist bedeutend kleiner als die angrenzenden Rindenzellen und zeigen in der Mitte ihrer radialen Scheidewände sehr deutlich den schwarzen Punkt, der für so viele Strangscheiden charakteristisch ist (Taf. X. Fig. 20.). Die schwarzen Punkte kommen auch hier, wie sonst, durch Wellung der Scheidewände zu Stande. Auf Längsschnitten erscheinen die Zellen der Strangscheiden rechteckig und sind 4—6mal so lang als breit, auch sieht man, dass die Wellung an den radial gestellten Wänden eine scharf ausgeprägte ist; die Wände sind theils einfach, theils doppelt gewellt und bieten überhaupt ein sehr zierliches Aussehen (IX. 1.).

Die Längenansicht der Rindenzellen ist auch eine rechteckige und deren Länge allgemein grösser als deren Breite.

In der von der Strangscheide eingeschlossenen Gewebepartie treten, wie schon erwähnt, die Tracheen sehr zeitig auf. Die Zahl der Tracheengruppen ist nach den Wurzeln verschieden, in schwächeren ist sie geringer, in stärker entwickelten grösser und variirt zwischen 3 und 7. Im grössten Theil der Wurzel bestehen die einzelnen Tracheengruppen aus 3—5 Tracheen, die gewöhnlich centripetal angeordnet sind und nur seltener anfangs auch nebeneinander entstehen (X. 20.). Im obersten Theil der Wurzel vermehrt sich die Zahl der Tracheen und nahe der Basis und beim Uebergang der Wurzel in den Stamm verschmelzen die einzelnen Tracheengruppen zu ein bis mehreren, undeutlich gesonderten Gruppen, die bis in die Mitte der Wurzel

1) Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. III. Bd. pag. 162.

reichen und meist die frühere Anordnung der Tracheen nicht mehr deutlich erkennen lassen.

In den einzelnen Gruppen sind die äusseren Tracheen etwas enger, als die nach innen nachfolgenden. Erstere sind schraubig verdickt, mit sehr dicht gewundener Verdickungsfaser und bestehen aus langen Gliedern, die sich mit meist schief gestellten Querwänden berühren. Ob es wirkliche Gefässe oder Tracheiden sind, kann ich nicht angeben. Die übrigen Tracheen sind schraubig-netzig verdickt mit Uebergängen zu treppenförmiger Verdickung. Sie bestehen aus kürzeren Gliedern mit meist nicht schiefgestellten Querwänden, auch scheinen die letzteren wirklich durchbrochen zu sein, so dass wir es hier mit wirklichen Gefässen zu thun hätten. Die Glieder aller Tracheen werden in der Wurzelbasis viel kürzer und sind besonders kurz an der Uebergangsstelle in den Stamm, wo sie mit den auffallend kurzgliedrigen Gefässen des Stammes in Verbindung treten. Alle Tracheen in den Wurzeln der *P. alpina* führen zu keiner Zeit Luft; im jüngeren Zustande haben sie einen wässrigen Inhalt, später werden sie von einer gelbbraunen Masse erfüllt, die besonders in der Wurzelbasis stark auftritt und durch Kalilösung ein goldgelbes, glänzendes Aussehen erhält.

Zwischen den Tracheen-Gruppen finden wir die Phloëmbündel, die aus Gruppen von 2- mehr sehr kleinen, polyëdrischen und nicht verdickten Zellen bestehen (X. 20.), so dass der Bast nur als Weichbast vertreten ist, deren Zellen immer einen dichteren Inhalt zeigen, als die übrigen innerhalb der Strangscheide befindlichen Zellen.

Zwischen den Tracheen- und Phloëm-Gruppen einerseits und der Strangscheide andererseits ist das Pericambium, das meist nur eine einfache Zellreihe bildet (X. 20.). Das Auftreten des Pericambiums ist jedenfalls bemerkenswerth, da, wie erwähnt, die Wurzeln der *P. alpina* sich nie verzweigen. Das Gleiche gilt auch für *Dionaea*, deren Wurzeln sich auch nicht verzweigen und doch, wie es Fraustadt abbildet, ein aus mehreren Zellreihen bestehendes Pericambium aufweisen¹⁾.

Das Gewebe innerhalb der Tracheen-Gruppen besteht aus langgestreckten Zellen, die sich mit graden Querwänden berühren und im Querschnitt 4- mehreckig und isodiametrisch erscheinen. Diese Zellen sind nur in einem kleinen Theile an der Basis der Wurzel theilweise in Gefässe umgewandelt und bilden sonst gleichsam das Mark. Der anatomische Bau der Wurzeln von *P. alpina* entspricht,

1) Fraustadt in Cohn's Beiträgen II. Taf. III. Fig. 8.

— abgesehen von einem kurzen Theil an deren Basis — einem unentwickelten, gleichsam jugendlichen Zustande, da, wie erwähnt, die Tracheen-Gruppen im grössten Theil der Wurzel meist nur aus 2—5 Tracheen bestehen und die einzelnen Gruppen sich weder seitlich noch gegen die Mitte hin berühren.

In den Wurzel-Rindenzellen ruhender Pflanzen findet man oft zahlreiche Stärkekörner; im Uebrigen sind fast alle Zellen eines Wurzelquerschnittes mit einer blassgelblichen, nicht festen Substanz erfüllt, die durch Kali stark citronengelb wird; diese Färbung tritt besonders in einzelnen Rindenzellen und in den Phloëmbündeln auffallend auf. Diese Substanz scheint dieselbe zu sein, die auch in älteren Gefässen angetroffen wird, und von der früher die Rede war. Die Färbung tritt bei dickeren Querschnitten sehr intensiv auf und erscheinen dieselben dabei gleichmässig citronengelb, die von so behandelten Querschnitten abfliessende Flüssigkeit zeigt die gelbe Färbung auch ganz deutlich.

2. Das Stämmchen. Das kurze, unterirdische Stämmchen von *Pinguicula alpina* ist aussen bedeckt von theils lebenden, theils abgestorbenen Wurzeln und Blattbasen, so dass an demselben eine freie Aussenfläche kaum zu bemerken ist. Unten hat das Stämmchen ein abgebrochenes Aussehen, da es in dem Maasse als es oben langsam weiter wächst, unten abstirbt. Seine anatomischen Verhältnisse betreffend erwähne ich, dass die Mitte desselben ein stark entwickeltes Mark aufweist, dessen parenchymatische Zellen zahlreiche Intercellularräume bilden und bei ruhenden Pflanzen mit zahlreichen kleinen, jedoch zusammengesetzten Stärkekörnern dicht erfüllt sind. Um das Mark bildet das Fibrovasal-Gewebe einen Ring, von dem fast auf jedem Querschnitte, die nach den Wurzeln und Blättern ausbiegenden Stränge (4—5 und mehr) ausgehen. Der Xylem-Theil des Fibrovasal-Gewebes besteht aus zahlreichen Gefässen, die theils einzeln, theils gruppenweise auftreten und zwischen denen dünnwandige, parenchymatische Zellen vorkommen. Die Gefässe sind auffallend kurzgliedrig; die Glieder meist so lang als breit oder höchstens zwei- bis dreimal so lang als breit (IX. 3.); die Querwände sind mittelst einer einzigen kreisförmigen Oeffnung durchbrochen, deren Durchmesser auffallend kleiner ist, als der Breiten-Durchmesser des Gefässes (IX. 2.). Die Verdickung ist eine netzig-schraubige (IX. 3.). Diese Gefässe führen auch niemals Luft, sondern sind grösstentheils mit einer gelbbraunen, harzig aussehenden Masse angefüllt, wie wir sie auch in den Gefässen der Wurzel vorfinden, und wird dieser Stoff auch hier durch Kalilösung intensiver gefärbt. Im übrigen

bewirkt Kali wie bei der Wurzel auch hier eine allgemeine gelbe Färbung, die sich auch der Flüssigkeit, in der die Schnitte liegen, mittheilt.

Nach aussen folgt auf den Xylemtheil das Cambium, das aus mehreren viereckigen in unregelmässige, radiale Reihen gestellten Zellen besteht. Das Cambium geht allmählig in den Basttheil über; derselbe besteht aus kleinen Gruppen sehr kleiner, eckiger Zellen, ähnlich denen im Phloëm der Wurzel, und zwischen diesen Bündeln sind dünnwandige, weitschichtigere parenchymatische Zellen anzutreffen. An diese schliessen sich die Rindenzellen unmittelbar an, die nach aussen grösser werden, dabei Intercellularräume bilden und bei ruhenden Pflanzen mit Stärkekörnern dicht erfüllt sind. Den äussersten Theil des Stämmchens bilden die braungefärbten Ueberreste abgestorbener Zellen.

Auf Längsschnitten durch das Stämmchen sieht man oft, dass der Gefässstrang, der in ein Blatt abbiegt, nach seiner Auszweigung, innerhalb der Rinde des Stämmchens einen Ast nach unten abgiebt, der in eine Wurzel übergeht, und dass somit die Wurzeln hier auch aus der Blattspur entspringen können, obwohl meistens der Gefässstrang der Wurzel bis zur Gefässzone des Stämmchens reicht. —

3. Die Blätter. Die Blätter sind länglich, elliptisch, meist mit schnabelförmiger Spitze und seltener abgerundet, nach unten sich langsam verschmälernd und stiellos an das unterirdische Stämmchen befestigt. Die jungen Blätter sind auch hier wie bei *P. vulgaris* anfangs nach oben gerichtet und zeigen stark einwärts gekrümmte Ränder. Bei ihrer Ausbreitung legen sich später die Blätter nach unten, dicht an den Boden, so eine aus 3—7 Blättern bestehende Rosette bildend. Der Rand ganz entwickelter Blätter steht etwas nach oben und ist nach einwärts gebogen, besonders an dem Theile von der Mitte bis zur Spitze des Blattes, weniger auf der entgegengesetzten Seite, wo sich der Blattrand gegen die Blattbasis hin allmählich verflacht. Der Umstand, dass der Blattrand der *Pinguicula*-Blätter schon ursprünglich nach einwärts gebogen ist, kann als eine vortheilhafte Einrichtung angesehen werden, da in Folge dessen, wie schon früher erwähnt, das Fangen von Insekten erleichtert wird. Dem entspricht, wie mir scheint, bei anderen insektenfressenden Pflanzen, wie *Dionaea* und *Aldrovanda*, die Einrichtung, dass sich die Blätter letztgenannter Pflanzen nicht ganz öffnen, was, wie schon von anderer Seite hervorgehoben wurde, jedenfalls beim Insektenfang von Vortheil ist.

Epidermis. Die Zellen der Epidermis erscheinen im Querschnitt meist quadratisch, ihre äussere Wand ist nur unbedeutend stärker verdickt als die übrigen Wände und meist auch nur schwach nach aussen gewölbt, dies besonders an der unteren Blattfläche über dem Mittelnerv. Die Cuticula ist auch nur sehr schwach entwickelt, was sowohl unmittelbar, als auch in Folge von Anwendung chemischer Reagentien ersichtlich ist, wie weiter unten noch erwähnt werden soll. In der Flächenansicht erscheinen die Epidermiszellen viereckig, meist länger als breit, oder unregelmässig; dabei mit geraden oder mehr weniger gewellten Wänden. Ueber dem Mittelnerv, so wie besonders im ganzen unteren Theile des Blattes sind die Oberhautzellen nach der Längsrichtung orientirt, dabei schmal, d. h. vielmal länger als breit, an den schmalen Seiten mit geraden oder mehr weniger schief gestellten Wänden sich berührend. Nach oben zu nimmt der Längendurchmesser ab und sind auch die schmalen Seitenwände immer senkrecht zur Längsrichtung gestellt. Im oberen Theile des Blattes vom Mittelnerv gegen den Blattrand hin vorschreitend, nehmen die Oberhaut-Zellen eine mehr unregelmässige Form an, ihre Wände sind mehr weniger gewellt, besonders zierlich im Blattrande, und ist auch ihre Längsrichtung meist gegen den Blattrand orientirt. Der Blattrand selbst besteht aus einer Reihe von Oberhautzellen, deren Längsrichtung mit dem Blattrande parallel ist; ihr äusserer Kontur ist gerade und nur nach Innen schliessen diese Zellen mit gewellten Wänden an die folgenden Oberhautzellen.

Bei den grünen Formen der *P. alpina* enthalten die Oberhautzellen eine farblose Flüssigkeit, bei den rothen Formen, wie schon erwähnt wurde, einen rosarothten Saft. — In allen Epidermis-Zellen findet man ausserdem einen farblosen, mattglänzenden, eckigen Körper, der auf Einwirkung von Jodlösung goldgelb, bis bräunlich wird und etwas zusammenschrumpft, ohne dabei seine eckige Form zu verändern, auf Zusatz von Kalilösung dagegen aufquillt. Es ist der Zellkern, dessen Substanz zum grössten Theil die Form von Krystalloïden annimmt (IX. 4.). In ganz jungen Epidermiszellen sind die Zellkerne homogen und von rundlicher Form, später scheidet sich die Hauptmasse ihrer Substanz in Krystalloïden aus und so findet man denn statt der früheren Zellkerne in jeder Epidermiszelle ein bis mehrere Krystalloïde von einem sehr zarten Kontur umsäumt, der wahrscheinlich der äussersten, etwas dichteren Schichte des ursprünglichen Zellkernes entspricht. Die Form der Krystalloïde ist die von quadratischen oder rhombischen, sehr flachen Täfelchen, welche eben deshalb auf der Flächenansicht matt erscheinen (IX. 4.). Sie

kommen seltener einzeln, meist zu mehreren in einem Zellkerne vor, besonders zahlreich erscheinen sie in den Kernen aus Zellen nahe der Basis älterer Blätter, wo sie oft in unregelmässigen Formen haufenweise auftreten und von einem oft weit abstehenden Häutchen umhüllt sind (IX. 4, a.), das sonst ihnen meist fest anliegt. Diese Krystalloide kommen nur in den Epidermiszellen und deren Gebilden, den später zu beschreibenden Drüsen, vor, fehlen dagegen den Spaltöffnungs-Zellen und allen übrigen Theilen der *Ping. alpina*. Die Krystalloide erinnern an die bei *Lathraea* von Radlkofer entdeckten.

Spaltöffnungen. Die Blätter haben sowohl auf der Unter- als auf der Oberseite ziemlich viel Spaltöffnungen, die Zahl derselben nimmt von der Mitte des Blattes gegen den Rand zu, um dann wieder abzunehmen, nur einer verhältnissmässig schmalen Zone am äussersten Rande des Blattes fehlen sie ganz. Die Vertheilung der Spaltöffnungen steht also auch hier, wie bei *Dionaea*, einigermaßen in Beziehung zur Funktion der Blätter. Nach Fraustadt (l. c.) kommen auf der Oberseite des Blattes der *Dionaea* keine Spaltöffnungen vor; natürlich, weil hier die ganze Blattoberseite beim Insektenfang betheiligt ist; ähnlich ist auch bei *Pinguicula* der äusserste Blattrand, als derjenige Theil, der hauptsächlich beim Fang und bei der Verdauung der Insekten funktionirt, ohne Spaltöffnungen.

Der Umriss der Spaltöffnungen ist breit-elliptisch, oft beinahe kreisrund; die beiden Schliesszellen haben nicht immer die gleiche Grösse (IX. 5 bei a.). Die Spaltöffnungen sind etwas über die Epidermis emporgewölbt (IX. 8). Der Spalt zeigt einen doppelten Kontur, in Folge dessen er von einem schmalen Saume umgeben erscheint (IX. 5—7.). Dieser Saum kommt daher, dass der Spalt sich nach innen etwas verengt, und da die Spaltöffnungszellen ohnehin nicht sehr dick sind, so sieht man den äusseren weiteren und den inneren engeren Kontur bei derselben Einstellung fast gleich gut. Der erwähnte Saum ist in chemischer Beziehung etwas verschieden von den übrigen äusseren Membrantheilen der Epidermis; behandelt man nämlich Oberhaut-Theile mit Jod und Schwefelsäure, so werden die äusseren Membranen kaum merkbar gelblich gefärbt, während der erwähnte Saum eine deutliche braune Färbung annimmt.

Die Schliesszellen enthalten, wie schon erwähnt, keine Krystalloide, ihr Inhalt besteht aus einer farblosen Flüssigkeit und wenigen kleinen Chlorophyllkörnern. Unter jeder Spaltöffnung befindet sich eine Athemhöhle, in welche die zahlreichen, im Mesophyll auftretenden Intercellularräume einmünden (IX. 8.).

Die Bildung der Spaltöffnungen entspricht am meisten dem Modus,

welchen Strassburger für Thymus angiebt¹⁾, jedoch mit Uebergängen zu dem Modus von *Phorbitis*, *Mercurialis* und selbst von *Sedum*. Die Mutterzelle der Schliesszellen entsteht durch eine ein- bis dreimalige Theilung einer Epidermiszelle (IX. 9. u. 10.). Die Spaltöffnung wird dabei entweder von zwei oder drei Epidermiszellen umgrenzt (IX. 5. u. 7.). Im ersten Falle nimmt sie meist die Mitte einer Querwand zweier Epidermiszellen ein und ist ihr Spalt dabei gewöhnlich senkrecht zu dieser Querwand (IX. 7). Allgemein kommen die Spaltöffnungen nur einzeln vor und sind ohngefähr gleichmässig vertheilt; seltener findet man jedoch auch paarweise auftretende Spaltöffnungen und zwar so, dass die Schliesszellen sich dabei innig berühren (IX. 6).

Drüsen. Die Oberseite der Blätter trägt, wie schon erwähnt wurde, zahlreiche Drüsen, dieselben sind von zweierlei Art, nämlich gestielte und ungestielte, von denen die ersteren schon mit freiem Auge, als weissliche Pünktchen, wahrgenommen werden. Der Bau der gestielten Drüsen ist folgender: Die Epidermiszelle, welche eine gestielte Drüse trägt, ist immer, oft sehr stark, über die Epidermis emporgewölbt (IX. 14, a.); diese als Basaltheil zu bezeichnende Zelle trägt einen mehr weniger langen Stiel, der ein- bis drei- und vierzellig sein kann, an der Spitze des Stieles befindet sich eine kleinere nach oben in den Drüsenkörper emporgewölbte Zelle, welche ich als Columella bezeichnen will (IX. 14, c.). Dieser Columella ist der Drüsenkörper, nach Art einer Kappe, aufgesetzt (IX. 14, e.), so dass die Columella fast ganz verdeckt erscheint²⁾. — Die Basalzelle ist immer grösser als die benachbarten Epidermiszellen und enthält, wie diese, einen wässrigen Inhalt und einen Krystalloide enthaltenden Kern. — Der Stiel ist bei Drüsen nahe dem Blattrande immer einzellig und sieht oft flaschenförmig aus, indem er unten bauchig erweitert, nach oben aber verjüngt erscheint (IX. 11.). Gegen die Blattmitte hin werden die Stiele 2—4zellig (IX. 12. 13.). Die Zellen des Stieles enthalten immer einen glänzenden Kern, dessen Inneres ein Krystalloid einnimmt, wie er auch in den Epidermiszellen zu finden ist, nur ist er natürlich hier viel kleiner. Der Kern ist im Plasma eingebettet, das als dünner Wandbeleg auftritt und ausserdem zahlreiche vom Kern ausgehende, sich verzweigende Fäden

1) Siehe Pringsheim's Jahrbücher, 5. Bd. Taf. 38. Fig. 60. 61.

2) Der Drüsenkörper sieht etwas schirmartig aus; die Drüsen der *Pinguicula* werden von de Bary (Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. III. p. 67) unter den Schuppen angeführt und dabei die Angaben von Schacht und Grönland citirt, deren Angaben aber mangelhaft und nicht ganz richtig sind.

aufweist, in denen, so wie im Wandbeleg zarte Körnchen in Bewegung zu sehen sind. Die Bewegung ist hier wie in so vielen Zellen von Haargebilden eine circulirende. Das Ende des Stiels nimmt die Columella ein, die mehr als halbkugelig erscheint und einen wässerigen Inhalt hat.

Der kappen- oder schirmförmige Drüsenkörper ist von oben betrachtet kreisförmig und besteht aus einer Lage von Zellen, die strahlenförmig angeordnet sind, jedoch reicht nicht jede Zelle bis in die Mitte (IX. 15, a.). Durch zwei sich in der Mitte kreuzende und etwas stärker hervortretende Wände ist der Drüsenkörper in vier Quadranten getheilt, welche durch weitere gegen die ersten Wände schief gestellte Theilungswände in mehrere, verschieden breite und ungleich lange Zellen zerfallen (IX. 15, a.). Nur vier Zellen des Drüsenkörpers reichen bis in die Mitte. Die Zahl der Zellen variirt und steigt bis auf 20 und mehr. Der Inhalt der Drüsenzellen ist blassgelb und hat ein homogenes mattglänzendes, öliges Aussehen. In der Mitte des Blattes sind die Drüsen verhältnissmässig klein und sitzen hier auf den längsten Stielen (IX. 13.), gegen den Blattrand hin werden die Drüsen grösser, die Stiele aber kürzer (IX. 12. 11.); doch sind die äussersten Drüsen nicht die grössten. Die Stiele stehen gewöhnlich senkrecht zur Blattfläche, nur die der äussersten Drüsen sind gegen den Blattrand gebogen (IX. 17, b.). Diese Einrichtung kann, wie mir scheint, mit Bezug auf den Insektenfang als eine vortheilhafte bezeichnet werden.

Die Entwicklung der gestielten Drüsen ist folgende: Gewisse Epidermiszellen bilden einen kurzen Fortsatz (IX. 16, a.), welcher sich später verlängert und in zwei Zellen theilt. Die Theilungswand liegt oberhalb der Epidermis und führt zur Bildung der Basalzelle, welche daher schon von Anfang her über die Epidermis hervorragte (IX. 16, b.). Der obere Theil des Fortsatzes wächst weiter und theilt sich nach einander in 3—6 Zellen; die Endzelle ist bei den Fortsätzen der Blattmitte mehr zugespitzt (IX. 16, a'. b'), an den übrigen Stellen des Blattes aber noch vor Vollendung der letzten Theilungen mehr weniger keulig oder kugelig erweitert (IX. 16, c.). Die nach Abscheidung der Basalzelle folgenden Theilungen führen vorerst zur Bildung der Stielzellen, dann folgt in der obersten, zu dieser Zeit bereits kugelig erweiterten Zelle eine Theilungswand, durch die eine sehr niedere, scheibenförmige Zelle entsteht (IX. 16, d.); diese wird später zur Columella und die Endzelle zum Drüsenkörper. Die obere Wand der Columellazelle ist also anfangs gerade, erscheint aber schon zu der Zeit, wo die zum Drüsenkörper werdende Endzelle

durch eine Längswand in zwei Zellen zerfällt, nach oben gewölbt; an der Stelle einen Winkel bildend, wo die zuletzt erwähnte Längswand sich an die Columella anlegt (IX. 16, e.). Mit der weiteren Entwicklung des Drüsenkörpers wölbt sich die Columella immer mehr empor und wird ihre Wölbung immer mehr kugelig. In der Endzelle folgen auf die erste Längswand zwei dazu senkrechte, wodurch die vier Quadranten des Drüsenkörpers entstehen, in denen dann durch weitere radiale Theilungen, die aber, wie schon erwähnt, nicht bis an die Mitte reichen, die übrigen Zellen des Drüsenkörpers entstehen. Die Theilungen folgen dabei so, wie bei der Entwicklung des Drüsenkörpers der ungestielten Drüsen, und wird davon weiter unten die Rede sein. Die Zellen des Drüsenkörpers wachsen dann sowohl in die Breite und Höhe, als auch nach abwärts, wodurch sie die anfangsgut sichtbare Columella immer mehr verdecken (IX. 16, f. 13. 14.). Der Inhalt der Zellen besteht während der Entwicklung der gestielten Drüsen aus dichtem Plasma, das die Endzelle meist ganz erfüllt, in den übrigen Zellen aber ein bis mehr Vacuolen aufweist (IX. 16, a—f.). In allen Zellen ist ein Zellkern zu finden, der schon hier oft in seinem Innern den eckigen Krystalloïd enthält (IX. 16, e.). — Die ungestielten Drüsen sind im Wesentlichen ähnlich gebaut, wie die gestielten, nur fehlt ihnen der Stiel, doch ist ihr Bildungsplan derselbe. Sie bestehen aus einer niederen Basalzelle, aus einer im Durchschnitt dreieckigen Columella und einem Drüsenkörper, der meist nur zur Hälfte über die Epidermis hervorragt (X. 19, d.d.); nur in seltenen Fällen erhebt sich der Drüsenkörper und selbst die Basalzelle etwas über die Epidermis, so wenn eine ungestielte Drüse in unmittelbarer Nähe einer gestielten entsteht, wo sie dann durch die sich stark emporwölbende Basalzelle der letzteren gleichsam emporgehoben wird (IX. 14, d.). Der Drüsenkörper besteht aus zwei bis zehn und mehr Zellen und ist von oben gesehen seltener kreisrund, sondern mehr elliptisch (X. 18.). Die dem Blattrande nächsten Drüsen sind selbst bei entwickelten Blättern nur 2—4zellig und nimmt die Zahl ihrer Zellen gegen die Mitte zu, so dass man auf demselben Blatte alle möglichen Entwicklungszustände antrifft. Die ungestielten Drüsen kommen selbst ganz nahe zum Blattrand vor und zwar näher als die gestielten (IX. 17, d.d.). Sie entstehen schon an sehr jungen Blättern und früher, als die gestielten Drüsen und erreichen auch früher ihre vollständige Entwicklung. Dieselbe ist kurz folgende: eine sich kugelig etwas emporwölbende Epidermiszelle, die auch durch ihren dichteren Inhalt sich von den benachbarten Epidermiszellen unterscheidet, theilt sich zuerst durch eine Wand, die

tiefer als die Aussenwände der benachbarten Oberhautzellen auftritt, in zwei Zellen, deren untere zur Basalzelle wird, die obere theilt sich bald darauf durch eine Wand, die der ersten sehr nahe liegt, in eine untere sehr niedere Zelle, die später zur Columella wird, und in eine obere, aus der der Drüsenkörper wird. Die Columella beginnt sich auch hier, wie bei den gestielten Drüsen, erst dann emporzuwölben, wenn in der zum Drüsenkörper werdenden Zelle die erste Längswand aufgetreten ist. Von oben gesehen erscheint in der elliptischen Drüsenzelle die erste Wand senkrecht zur Längsachse der Zelle (X. 18, a. b.), darauf folgen zwei zur ersten Wand senkrechte Theilungen, die zur Bildung von 4 Quadranten führen (X. 18, c.); seltener findet man dreizellige Zustände (X. 18, c'). In den Quadranten treten nun nach einander gegen die Quadrantenwände schiefgestellte Theilungen ein, durch welche verschieden breite und lange, jedoch nicht bis in die Mitte reichende radiale Zellen entstehen (X. 18, d—f.), ähnlich, wie es Rauter für die erste Entstehung der Scheibenhaare von *Hippuris* beschreibt¹⁾. Die ungestielten Drüsen der *Pinguicula alpina* ähneln nicht nur den ersten Entwicklungsstadien der Scheibenhaare von *Hippuris*, sondern finden ihr Analogon auch in den zweizelligen Papillen, die an der Aussenseite der Schläuche von *Utricularia vulgaris* auftreten.

Besonders zu erwähnen ist noch, dass ungestielte Drüsen bei *P. alpina* (und ebenso auch bei *P. vulgaris*, die ich nach getrockneten Exemplaren untersuchte) auch auf der Unterseite der Blätter vorkommen und zwar recht zahlreich, doch sind sie hier klein, mehr oder weniger in die Epidermis eingesenkt (X. 24.). Ihr Drüsenkörper ist schwach entwickelt, und besteht meist nur aus 2—4, seltener aus 6 Zellen, auch ragt er fast gar nicht oder nur unmerklich über die Epidermis hervor. Leider kann ich nicht angeben, ob seine Zellen auch absondern, doch ist ihr Inhalt dichter und von anderer Beschaffenheit, als bei den Epidermiszellen. Das Auftreten dieser drüsen-

¹⁾ Siehe Weiss, Allg. Botanik. p. 366. — Wenn ich hier die in den Drüsenkörper hineinragende Zelle, welche der von Rauter bei *Hippuris* als Stielzelle bezeichneten Zelle ähnelt, Columella und nicht auch Stielzelle nenne, so geschieht es, weil, wie wir gesehen haben, bei *Pinguicula* die gestielten und ungestielten Drüsen dieselbe Entwicklung, denselben Bildungsgang zeigen, wenn ich also bei den gestielten Drüsen die in den Drüsenkörper hineinragende Zelle als Columella bezeichne, und anders konnte ich sie füglich nicht nennen, so musste ich dies auch bei den ungestielten Drüsen thun, da in beiden Fällen die als Columella bezeichneten Zellen, auf Grundlage der Entwicklung, als äquivalent zu betrachten sind.

artigen Gebilde auf der Blattunterseite ist jedenfalls beachtenswerth; ihre schwache Ausbildung kann, wie mir scheint, als die Folge des Nichtgebrauches aufgefasst werden. Sonst aber können, glaube ich, aus ihrem Auftreten folgende Folgerungen abgeleitet werden. Es ist jedenfalls nicht wahrscheinlich, ja sogar unmöglich, dass die insektenfressenden Pflanzen diese Eigenschaft von Anfang her besessen hätten, sondern sie haben diese ihre Fähigkeit sich erst mit der Zeit erworben. Von diesem Gesichtspunkte ausgehend gelangen wir für *Pinguicula* zu der Annahme, dass die Voreltern der jetzigen *Pinguicula*-Arten einstmals auf ihren Blättern und zwar auf der Oberwie auf der Unterseite, nur einerlei ungestielte Drüsen-Gebilde entwickelten, vielleicht ähnlich denjenigen, wie sie jetzt nur auf der Unterseite vorkommen, und dass denselben vorerst keine physiologische Aufgabe zufiel. Für diese Annahme spricht einigermassen das Vorkommen analoger Drüsengebilde bei andern Pflanzen — so bei *Hippuris* — wo diese Gebilde scheinbar keinen physiologischen Zweck haben. Später wurden nun bei den Voreltern der *Pinguicula* die Drüsen der Blattoberseite durch darauffallende Gegenstände, oder durch daraufkriechende Insekten afficirt, und dazu angeregt, dass sie theils sich stärker entwickelten, theils aber mehr als ursprünglich abzusondern begannen. Besass die Absonderung für gewisse Stoffe eine lösende Kraft, so musste diese Eigenschaft vor allen denjenigen *Pinguicula*-Pflanzen zu Gute kommen, die zufällig auf armen Boden gelangten und bei denen die Wurzeln sich nur unvollständig entwickeln konnten, sodass dann diejenigen Individuen in der besten Lage waren, deren Drüsen am stärksten entwickelt waren, denn diese konnten natürlich mehr absondern und auch mehr auflösen. Mit der Zeit entwickelten sich dann sogar aus den ungestielten Drüsen die gestielten, die, wie oben beschrieben wurde, mit den ersteren einen ganz analogen Bildungsgang zeigen.

Aehnlich wie für *Pinguicula* könnte man auch für *Utricularia* die Haargebilde im Innern der Schläuche von solchen Papillen, wie sie auf der Aussenseite auftreten, ableiten. Noch leichter ist das für *Aldrovanda* möglich, denn wenn man die Zeichnungen Caspary's¹⁾ genau vergleicht, so findet man, dass in der Entwicklung der Trichome der Blattunterseite und den Drüsen der Oberseite eine gewisse, deutlich erkennbare Analogie besteht, die sich auch darin ausspricht, dass bei beiden Gebilden ein zweizelliger Stiel vorkommt. Ja sogar die wahrscheinlich reizbaren gegliederten Haare der Blattoberseite

1) Bot. Ztg. 1859. Taf. IV.

lassen sich, als aus der Umbildung solcher Trichome entstanden, denken, wie sie noch jetzt auf der Blattunterseite vorkommen, und spricht dafür, wie mir scheint, der Umstand, dass beide Gebilde in der Mitte zwischen zwei Epidermiszellen befestigt sind. Schliesslich wäre man selbst verleitet Aehnliches auch für *Dionaea* und *Drosera* zu thun (vergleiche bei Fraustadt l. c. die Fig. 10, Taf. I. mit Fig. 7dr, Taf. II., sowie bei Nitschke, Bot. Ztg. 1861. Taf. IX.).

Gefässbündel. Das aus dem Stämmchen in die Blätter austretende Gefässbündel sendet schon an der Basis des Blattes Zweige aus. Man findet nämlich auf Querschnitten durch die Blattbasis ein mittleres stärkeres Gefässbündel, in dessen unmittelbarer Nähe rechts und links je ein sehr dünnes, nur eine Trachee enthaltendes, gegen den Blattrand hin aber je ein stärkeres Bündel. Das mittlere Gefässbündel besteht in seinem nach der Blattoberseite gewendeten Theile aus meist einzeln stehenden, sehr engen Tracheen, zwischen denen im Querschnitt parenchymatisch aussehende, sonst aber langgestreckte Zellen auftreten; nach der Blattunterseite hin werden die Tracheen weiter und stehen zu mehreren beisammen, an dieselbe schliesst sich unmittelbar der Basttheil an. Derselbe besteht aus mehreren kleinen Gruppen sehr enger Zellen und dazwischen aus weiteren Zellen, ist daher nur als Weichbast entwickelt. Die engen einzeln stehenden Tracheen sind ringförmig verdeckte Gefässe; die Ringe stehen meist ziemlich entfernt von einander und sind oft mittelst schraubiger Verdickungsfasern verbunden; den Querwänden entsprechende Stellen sind an ihnen nicht zu finden. Die weiteren Tracheen sind theils Ringgefässe mit genäherten Ringen, theils engschraubig verdickte Tracheiden mit schiefgestellten Querwänden und an denselben meist etwas erweitert. An den Ringgefässen erkennt man bei Querschnitten durch das Stämmchen leicht die für die Blätter bestimmten Gefässbündel, da, wie erwähnt, solche Gefässe den Wurzelsträngen nicht zukommen.

Im weiteren Verlaufe verzweigen sich die Gefässbündel immer mehr und werden dabei auch dünner. Die Gefässbündel-Verzweigung ist eine netzadrig und besonders im oberen Theile des Blattes eine eigenthümliche. Die vom Mittelnerv ausgehenden stärkeren Seitennerven sind bogig mit einander verbunden; aus den Bogen gehen gegen den Blattrand wieder schwächere Nerven aus, die ihrerseits wieder bogig anastomosiren. Innerhalb dieser grösseren Maschen finden sich schwächere Nerven, die sich verzweigend theils untereinander in Verbindung treten, theils im Mesophyll frei enden. Die äussersten bogenförmigen Verbindungen der Nervenzweige bilden

einen nahe dem Blattrande verlaufenden, sympodialen Strang, von dem — besonders im oberen Theile des Blattes — zahlreiche meist einfache, seltener verzweigte Aeste, verschieden weit gegen den Blattrand vordringen (X. 21.).

Je weiter von der Blattbasis und dem Mittelnerv entfernt, desto dünner werden die Zweige, auch hören damit die Ringgefäße auf und finden sich dann nur mehr engschraubig verdickte Tracheiden, begleitet von einigen sehr engen langgestreckten Cambiform-Zellen. Anfangs weisen die Nerven noch mehrere Tracheiden nebeneinander auf, die äusseren Zweige jedoch enthalten nur mehr eine einzige Reihe. Mit der Verzweigung werden auch die Glieder der Tracheiden immer kürzer und ihre Querwände weniger schief; die äussersten Enden der Nervenzweige bestehen aus ganz kurzen meist etwas erweiterten Zellen, die schraubig verdickt sind und deren Verdickungsfaser hie und da auch Verzweigungen aufweist (X. 22. 23.), wie Aehnliches Darwin auch für *P. vulgaris* erwähnt und wie es auch in den Blättern anderer Pflanzen vorkommt¹⁾). Diese Endverzweigungen der Nerven dringen manchmal sehr nahe zum Blattrande vor, so dass sie von der den hyalinen Blattrand bildenden Epidermis-Zellreihe nur durch eine Zelle getrennt sind, die dann oft von den übrigen chlorophyllreichen Mesophyll-Zellen sich dadurch unterscheidet, dass sie wenig oder gar kein Chlorophyll, sondern einen wässerigen Inhalt enthält (X. 22, a, a.). Selten kommt es auch vor, dass das Nervenende bis an den Blattrand reicht, so dass die letzte Tracheide unmittelbar an die äussersten Epidermiszellen grenzt (X. 23.). Gewöhnlich enden die Nerven weiter nach Innen vom Blattrande und grenzt ihr Ende dann an chlorophyllhaltige Mesophyll-Zellen (X. 22.). Die Zellenzüge, aus denen später die Tracheiden-Reihen der Blattnerven entstehen, sind schon zeitig im unentwickelten Blatte zu erkennen und sah ich einigemal in ihnen auch strömende Bewegung. Auch sonst führen die Gefäße und Tracheiden der Blattnerven nie Luft, sondern einen wässerigen Inhalt, und im älteren Zustande enthalten sie manchmal eine gelblichbraune Masse, wie sie ähnlich auch in den Tracheen des Stämmchens und der Wurzel zu finden ist. Dieser Umstand, sowie die eigenthümliche Verzweigung der Tracheen im Blatte spricht dafür, dass sie vielleicht dem Transporte gewisser Stoffe dienen und zwar solcher Stoffe, die unmittelbar mit der Funktion der Blätter, mit dem Insektenfang und deren Verdauung in Beziehung stehen. Ich folgere dies vor allem daraus,

¹⁾ Siehe Hofmeister, Handb. d. phys. Bot. III. von de Bary p. 386 u. w.

dass die Nervenverzweigung, besonders im Blattrande, eine starke ist, und dass die Zahl der gegen den Blattrand senkrecht auslaufenden Zweige besonders in demjenigen Theile des Blattes gross ist, der beim Fangen und Verdauen der Insekten sich am meisten betheiliget, und wo die Einbiegung des Blattrandes am stärksten möglich ist. Im unteren Theile des Blattes, der zur Einwärtskrümmung nicht mehr befähigt ist, finden sich wohl Nerven nahe zum Rande, doch dieselben senden hier keine senkrecht gegen den Blattrand gerichtete Zweige aus, weil dieselben hier wohl auch zwecklos wären.

Mesophyll. Ueber das Mesophyll der Blätter von *P. alpina* ist nicht viel zu sagen; dasselbe besteht aus parenchymatischen Zellen, die um den Mittelnerv und im Blattgrunde meist langgestreckt sind und weniger Chlorophyllkörner aufweisen, dabei auch zwischen sich nur kleinere und weniger Intercellular-Räume bilden. Die übrigen Mesophyll-Zellen sind mehr weniger isodiametrisch und abgerundet oder unregelmässig sternförmig, so dass zwischen ihnen zahlreiche, ziemlich grosse Interstitien entstehen, die mit Luft erfüllt sind und in die unter jeder Spaltöffnung befindliche Athemböhle münden. Bei *Pinguicula* dienen überhaupt allgemein nur die Intercellularräume der Leitung von Luft. Sonst enthalten die meisten Zellen des Mesophylls zahlreiche, mittelgrosse Chlorophyllkörner, in denen meist viele, mehr weniger entwickelte, kleine Stärkekörnchen ange troffen werden; auch findet sich in den Mesophyll-Zellen ein kleiner rundlicher, meist schwer aufzufindender Zellkern mit glänzendem Kernkörperchen, jedoch ohne Krystalloid.

Bei den Blättern bewirkt Kalilösung auch eine gelbe Färbung; dieselbe tritt am meisten an jungen, noch unentwickelten Blättern auf und werden dabei besonders die Drüsenkörper lebhaft gefärbt.

4. Die Blüthen. Die Blüthen konnte ich leider nur im unentwickelten Zustande untersuchen, da die *P. alpina* in Neuhaus zur Zeit meines Dortseins schon verblüht war, hier aber die Blüthen noch nicht zur völligen Entwicklung kamen. Soviel kann ich jedoch mittheilen, dass die Blüthenstiele sowohl ungestielte, als auch gestielte Drüsen tragen; die letzteren haben aber nur einen einzelligen Stiel und ragt deren Basalzelle kaum über die Epidermis hervor. An dem Kelche treten auch beiderlei Drüsen auf; an dessen Aussen-seite sind die gestielten Drüsen gleichmässig vertheilt und auch am Rande auftretend, jedoch nur spärlich vorhanden; ihr Stiel ist auch nur einzellig. Die ungestielten Drüsen kommen nur in der Mitte der Kelchzipfel vor. Die Innenseite des Kelches trägt nur einige ungestielte Drüsen. — An gewissen Stellen der Blumenkrone scheinen

auch Drüsen zu entstehen und zwar nur gestielte; wenigstens fand ich an den jungen Blumenkronen bereits Trichome von verschiedener Länge, aus 1—10 und mehr Zellen bestehend, deren Endzelle bereits etwas kugelig erweitert war und Theilungen aufwies, wie sie an den gestielten Drüsen der Blätter bei der Bildung der Columella-Zelle, sowie der Quadranten des Drüsenkörpers auftreten. — Schliesslich kommen gestielte Drüsen selbst am Pistill und einzeln selbst an den Staubgefässen vor. —

Schnitte durch den Blütenstiel und die Blüthentheile färben sich in Folge von Kalilösung auch intensiv citronengelb, so dass diese Eigenthümlichkeit allen Theilen der *P. alpina* zukommt.

Zum Schlusse fasse ich die Hauptresultate meiner Untersuchungen in folgenden Punkten zusammen:

1. *Pinguicula alpina* tritt in zweierlei Formen auf; die eine besitzt rein grüne, die andere mehr weniger rothbraun gefärbte Blätter; doch scheinen diese Formen nur den Werth von Standorts-Varietäten zu besitzen.

2. *Pinguicula alpina* ist, wie die übrigen *Pinguicula*-Arten, eine insekten-, d. i. fleischfressende und theilweise auch pflanzenfressende Pflanze.

3. Ihre Wurzeln sind einfach, d. h. verzweigen sich nicht und besitzen nichtsdestoweniger ein Pericambium; die Zellen der Strangscheide haben zierlich, meist doppelt gewellte radiale Längswände und sind das erste Gebilde, das sich aus dem Urmeristem der Wurzelspitze herausdifferenzirt. Der grösste Theil der Wurzel verhartet mit Bezug auf die Gewebe-Ausbildung in einem unentwickelten, gleichsam jugendlichen Zustande.

4. Das Stämmchen besitzt zwischen Mark und Rinde einen Gefässbündel-Ring, der durch sehr kurzgliedrige Gefässe ausgezeichnet ist; die Glieder sind an den Berührungsstellen eingeschnürt und die Querwände mittelst einer einzigen kreisförmigen Oeffnung durchbrochen. Die Gefässbündel der Wurzeln entspringen theils aus dem Gefässkreis des Stämmchens, theils aus der Blattspur.

5. Die ursprüngliche Einwärtskrümmung der Blattränder kann mit Bezug auf den Insektenfang als vortheilhafte Einrichtung aufgefasst werden, da Insekten den Blattrand nicht leicht übersteigen können und daher auch gewöhnlich unter demselben anzutreffen sind.

6. Die Zellen der Blatt-Epidermis enthalten kein Chlorophyll, sondern bei den grünblättrigen Formen einen farblosen, bei den

rothblättrigen einen röthlichen Saft; ausserdem besitzen sie je einen Zellkern, in dem Krystalloide zu finden sind.

7. Der Blattrand ist durchscheinend und besteht aus einer einzigen Reihe von Epidermis-Zellen.

8. Die Epidermis der Blätter enthält sowohl auf der Ober- als auf der Unterseite ziemlich zahlreiche Spaltöffnungen, die nur am äussersten Blattrand fehlen. Ihre Bildungsweise entspricht am meisten der bei *Thymus* beobachteten, zeigt jedoch auch manche Abweichungen. Der Spalt ist von einem schmalen Saum umgeben, der stärker cuticularisirt ist, als die äusseren Wände der Epidermis-Zellen. Die Spaltöffnungs-Zellen enthalten keine Krystalloide, sondern nur einige sehr kleine Chlorophyllkörner.

Die Epidermis der Blattoberseite entwickelt zweierlei Drüsen: gestielte und ungestielte. Die gestielten Drüsen bestehen aus einer über die Epidermis hervorragenden Basalzelle, aus einem 1—4 zelligen Stiel, einer halbkugeligen Columella, der ein, aus einer Schichte radial angeordneter Zellen bestehender Drüsenkörper kappenartig aufgesetzt ist. Die ungestielten Drüsen sind ähnlich gebaut, nur mangelt ihnen der Stiel, die Columella ist kegelförmig und der Drüsenkörper ragt meist nicht mehr als bis zur Hälfte über die Epidermis hervor. Der Entwicklungsgang beider Drüsen ist analog.

10. Ungestielte Drüsen kommen auch an der Blatt-Unterseite vor, nur sind sie schwach entwickelt und ragt ihr Drüsenkörper kaum über die Epidermis hervor. Aus ihrem Auftreten kann gefolgert werden, dass die *Pinguicula*-Arten einst nur einerlei ungestielte Drüsen besaßen, aus denen sich mit der Zeit auf der Blattoberseite sowohl die stärker entwickelten ungestielten, als auch die gestielten Drüsen entwickelten, womit gleichzeitig sich auch die Fähigkeit der Blätter zum Fang und zur Verdauung der Insekten ausbildete. Anschliessend daran kann Aehnliches auch für *Utricularia* und *Aldrovanda*, ja selbst für *Dionaea* und *Drosera* gefolgert werden.

11. Die Gefässbündel der Blätter sind netzadrig verzweigt und anastomosiren meist untereinander. Die Endverzweigungen vereinigen sich nahe zum Blattrande zu einem sympodialen Strang, von dem zahlreiche, gegen den Blattrand gerichtete Zweige ausgehen, die mit erweiterten, schraubig verdickten Zellen endigen, die manchmal unmittelbar an die Epidermiszellen des Blattrandes grenzen oder von ihnen durch eine bis mehrere Zellen getrennt sind.

12. Die Tracheen der Blätter, sowie auch die der übrigen Theile von *Pinguicula alpina* führen nie Luft, sondern enthalten entweder

eine wässrige Flüssigkeit oder einen gelblichbraunen harzig aussehenden Stoff. Dieser Umstand, sowie die eigenthümliche Verzweigung der Tracheen, in dem besonders zum Insektenfang befähigten Blatt-rande, scheinen dafür zu sprechen, dass die Tracheen zum Stofftransport dienen, der mit der Funktion der Blätter vielleicht in unmittelbarer Beziehung steht.

13. Die Mesophyll-Zellen bilden unter sich meist ziemlich grosse mit Luft erfüllte Interstitien und enthalten gewöhnlich reichlich Chlorophyllkörner.

14. Stärke findet sich bei *P. alpina* in den Chlorophyllkörnern und ausserdem im Stämmchen und den Wurzeln ruhender Pflanzen, wo sie in kleinen zusammengesetzten Körnchen erscheint.

15. Gestielte, sowie ungestielte Drüsen kommen sowohl an den Blüthenstielen, als auch an den Blüthentheilen vor.

16. Kalilösung ruft in den Geweben der *P. alpina* eine intensive gelbe Färbung hervor.

Budapest, März 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

- Fig. 1. Eine Zelle der Strangscheide in Längsansicht.
Fig. 2. Gefässe aus dem Stämmchen in Querschnitt.
Fig. 3. " " " " " Längsansicht.
Fig. 4. Krystalloide aus den Epidermiszellen; a. aus einem älteren Blatte.
Fig. 5—8. Spaltöffnungen; 6. eine Doppeltspaltöffnung; 8. eine Spaltöffnung im Querschnitt.
Fig. 9 und 10. Entwicklungszustände der Spaltöffnungen mit noch ungetheilten Mutterzellen der Schliesszellen.
Fig. 11—14. Gestielte Drüsen; in 14 ist a. die Basalzelle, b. der Stiel, c. die Columella, e. der Drüsenkörper im Durchschnitt, d. eine durch die Basalzelle a. emporgehobene ungestielte Drüse.
Fig. 15. a. ein vom Stiel abgetrennter Drüsenkörper von oben, b. ein anderer von unten gesehen, c. die Columella.
Fig. 16. Entwicklungsfolge der gestielten Drüsen.
Fig. 17. Querschnitt durch den eingebogenen Blattrand, b. die äusserste gestielte Drüse, d. d. d. ungestielte Drüsen.

Tafel X.

- Fig. 18. Entwicklung des Drüsenkörpers der ungestielten Drüsen, von der Blatt-Oberseite.
Fig. 19. Partie aus der Blatt-Oberseite im Querschnitt, a. die Basalzelle einer gestielten Drüse, d. d. ungestielte Drüsen im Durchschnitt.
Fig. 20. Aus dem Querschnitt einer stärkeren Wurzel.
Fig. 21. Die Verzweigung der Nerven im Blattrande.
Fig. 22. Nervenendigungen im Blattrande.
Fig. 23. Partie aus dem Blattrande, ein Nerven-Ende zeigend.
Fig. 24. Querschnitt durch die Blattunterseite mit einer eingesenkten ungestielten Drüse.

Fig. 1. (260).

Fig. 2. (260).

Fig. 3. (260).

Fig. 4. (390).



Fig. 7. (260).

Fig. 8. (260).

Fig. 9. (390).



Fig. 10. (390).



Fig. 12. (100).

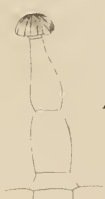


Fig. 11. (170).



Fig. 13. (100).



Fig. 14. (260).

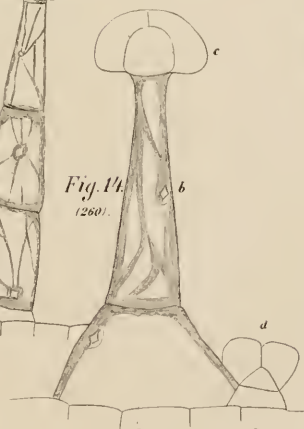


Fig. 15. (390).

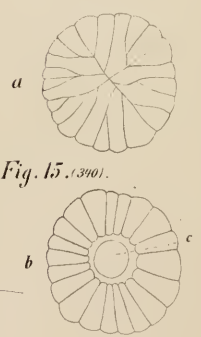


Fig. 16. (390).



Fig. 17. (100).



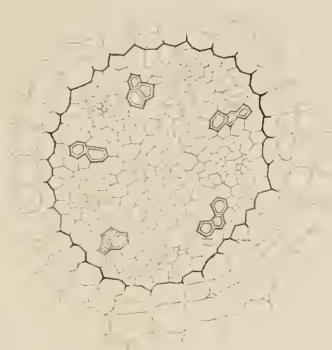


Fig. 20. (130)

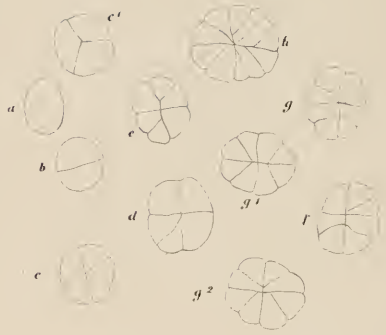


Fig. 18. (260)

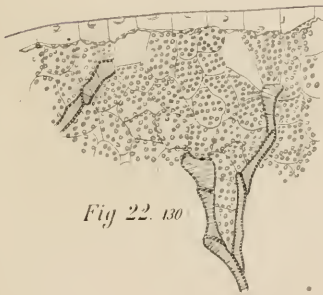


Fig. 22. (130)

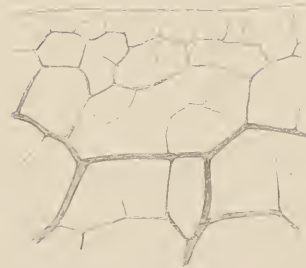


Fig. 21. (135)



Fig. 23. (130)



Fig. 24. (130)

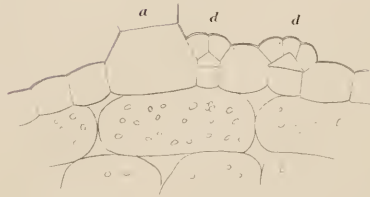


Fig. 19. (100)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Biologie der Pflanzen](#)

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: [3_2](#)

Autor(en)/Author(s): Klein Julius

Artikel/Article: [Pingnicula alpina, als insektenfressende Pflanze und in anatomischer Beziehung 163-185](#)