

Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg.

IV. K. Goebel, Der Aufbau von *Utricularia*.

(Hierzu Tafel XIV.)

Im Anschluss an das in meiner Abhandlung »Die Jugendzustände der Pflanzen«¹⁾ über die Keimung von *Utricularia montana* Mitgetheilte möchte ich hier kurz den Aufbau der *Utricularia* überhaupt schildern. Die ausführlichere, mit zahlreichen Abbildungen versehene Darstellung dieser Verhältnisse, ist (in der Fortsetzung meiner »morphologischen und biologischen Studien«) in den »Annales du jardin botanique de Buitenzorg« in der Veröffentlichung begriffen. Ich verweise darauf, auch bezüglich der Litteratur, deren Vergleichung zeigt, dass unsere Kenntniss der Gestaltungsverhältnisse dieser merkwürdigen Pflanzengattung eine äusserst beschränkte war, ist man doch nicht einmal darüber einig, was hier als Wurzel, Spross und Blatt zu bezeichnen ist, ein Umstand, der bedingt ist einmal dadurch, dass in Europa nur *Utricularien* sich finden, welche einem, meiner Ansicht nach, rück- und umgebildeten Typus angehören, andererseits dadurch, dass die Herbarexemplare ausländischer Arten meist sehr unvollständig sind, oft nur die Blütenstände und die eigenthümlichen basalen, wurzelähnlichen Anhangsorgane derselben erhalten. Manche Arten werden infolgedessen in den Diagnosen — gewiss im Unrecht — als blattlos bezeichnet. Es war mir, da ich mich schon früher mit der Morphologie von *Utricularia* beschäftigt hatte, deshalb sehr erwünscht, vor vier Jahren theils auf dem indischen Festland, theils in Ceylon, Pulu Penang und Java indische *Utricularien* sammeln zu können, mein Bemühen *Utric. stellaris* in Indien, später in Egypten zu finden, blieb leider erfolglos.

Biologisch betrachtet, zerfallen die *Utricularien* in zwei Categorien, Land- und Wasserbewohner, welche natürlich nicht scharf geschieden sind, zumal auch die Landbewohner an feuchten Localitäten leben, und theilweise im Stande sind, Wasserformen zu bilden. Als Typus der Wasserbewohner können unsere einheimischen Arten angesehen werden, mit fluthenden Stengeln und vielgetheilten blasenförmigen Blättern, mit ihnen stimmen im Wesentlichen die untersuchten tropischen Wasser-*Utricularien* überein.

Am Einfachsten wird es sein, von der Keimung auszugehen. Wie meine Mittheilungen über *Utric. montana* zeigen, wird eine Wurzel auch bei dieser landbewohnenden Form zu keiner Zeit angetroffen. Dasselbe gilt für alle von mir untersuchten *Utricularien*²⁾. Bei allen ist der

1) Flora 1889, S. 1 ff.

2) Von *Utric. intermedia* wird in manchen Floren angegeben, dass sich die austreibenden Wintersprossen durch Wurzeln im Schlamme befestigen sollen. Es ist

Embryo vollständig wurzellos und auch bei der Keimung entwickelt sich das Wurzelende nicht weiter. Der Keimspross dagegen entwickelt sich zu einem radiären mit einer Inflorescenz (welche auf eine einzelne Blüthe reducirt sein kann) abschliessenden Gebilde. Ich habe unter meinem Material mehrfach Keimpflanzen gefunden, und es ist gar nicht selten, dass man an einer blühenden Pflanze unten an der Basis der Inflorescenz noch die Samenschale anhängen sieht (vgl. Fig. 1). Dass die Grössenverhältnisse des radiären zur Blüthe gelangenden Keimsprosses sehr verschiedene sind, bedarf keines Nachweises. Während bei einer kleinen, nur mit kleistogamen Blüthen versehenen, vielleicht zu der in Fig. 1, Taf. XIV abgebildeten *U. affinis* gehörigen Form, welche ich bei Khandallah sammelte; die Länge von der Spitze der Blüthe bis zum unteren Ende der Samenschale des Samens, aus welchem der mit einer Blüthe abschliessende Keimspross hervorgegangen war, nur 2,2 mm betrug, besitzen andere indische *Utricularien* Inflorescenzen von 20 cm Länge, deren Achse nicht selten sich um Stützen windet. Am Keimspross treten bei *Utric. montana* auf Blätter, Blasen und Ausläufer. Das gegenseitige Verhältniss dieser dreierlei Organe ist nun ein sehr eigenthümliches. Was zunächst die Blasen betrifft, so ist der Bau im Wesentlichen bei allen untersuchten Arten derselbe, wie er für unsere einheimischen *Utricularien* bekannt ist; einzelne eigenthümliche Formen, welche besondere, offenbar das Hineinkriechen von kleinen Thieren in die Blasen befördernde Einrichtungen besitzen, habe ich in den »Annales« abgebildet. Uebrigens fand ich in den Blasen auch nicht selten Diatomeen, und besonders häufig waren sie vollgepfropft mit schwärzlichen, organischen Detritus enthaltenden Massen, dessen Zersetzungsproducte wohl durch die Blasen aufgenommen werden, so dass also für manche landbewohnenden *Utricularien* eine theilweise saprophytische Lebensweise wahrscheinlich ist. Die Entwicklungsgeschichte der Blasen ist eine gleichfalls übereinstimmende, die Blasen sind, wie früher nachgewiesen wurde, aufzufassen als umgebildete Blattorgane, entweder stehen sie an Stelle ganzer Blätter, oder bei verzweigten Blättern an Stelle einzelner Blattstrahlen, wie dies besonders deutlich hervortritt bei Formen, wie *U. exoleta*, bei denen das Blatt gabelig verzweigt ist und einzelne Blattstrahlen zu Blasen umgebildet sind. Es geht schon aus dem Gesagten hervor, dass die Blasen sowohl an Sprossen als an Blättern vorkommen. Dass sie zum Schwimmen der Pflanze nicht nothwendig sind (was man bekanntlich früher annahm), lässt sich leicht feststellen dadurch, dass, wenn die sämtlichen Blasen eines Sprosstückes abgeschnitten werden, die Pflanze vermöge der in ihren Inter-cellularräumen enthaltenen Luft dennoch schwimmt.

Die Blätter der Land-Arten sind (normal) ungetheilt, vielfach mit

dies ein durch das Vorkommen weisser, im Schlamm befindlicher, mit verkümmerten Blättern versehener Ausläufer verursachter Irrthum.

cylindrischem Stiel und mit Spreite versehen, welche letztere auf ihrer Unterseite, dem Rande benachbart, bei manchen Arten Blasen trägt. Erinnern wir uns, dass diese Blätter bei der brasilianischen *Utricularia nelumbifolia* auf langem Blattstiel eine schildförmige Spreite mit einem Durchmesser von bis 7 und mehr cm haben, so wird es um so auffälliger erscheinen, dass diese Blätter von den fadenförmigen Ausläufern nicht zu trennen sind, ja in dieselben übergehen können, indem ein flaches grünes Blatt, an seiner Spitze fortwachsend, zu einem fadenförmigen annähernd cylindrischen Ausläufer wird. Dies zu beobachten, hatte ich Gelegenheit bei *Utric. longifolia*, Endresi und *bryophila*¹⁾, von denen ich die beiden ersteren, durch die Freundlichkeit des Herrn Thiselton Dyer aus dem Kew-Garten lebend besitze, die letztgenannte (gefunden durch Moller auf der Guineainsel St. Thomé) konnte ich durch die gefällige Vermittlung meines Collegen Greeff in getrockneten und Alkohol-exemplaren untersuchen.

Utr. longifolia gehört zu denjenigen Utricularien, welche an ihren Blättern keine Blasen tragen, ebenso wie die in Gärten jetzt nicht selten anzutreffende *U. montana*. Wie diese besitzt sie dünne, cylindrische, im Substrat kriechende Ausläufer, welche Blasen tragen, und zwar sind dieselben gewöhnlich zweizeilig gestellt, wobei bemerkt sein mag, dass hier, wie bei anderen Utricularien, vielfach Abweichungen in den Stellungsverhältnissen vorkommen, auf welche in der vorliegenden kurzen Mittheilung nicht näher eingegangen werden soll. Ausserdem tragen die Ausläufer noch Seitenzweige und Blätter, erstere gewöhnlich ebenfalls zweizeilig, letztere meist im rechten Winkel zu der Blaseninsertionsebene stehend. In Fig. 3 ist nun ein Fall abgebildet, in welchem zwei Blätter an ihrer Spitze als Ausläufer weiter gewachsen sind, sie haben flache Gestalt beim Weiterwachsen mit der eines fadenförmigen cylindrischen Ausläufers vertauscht, und eines derselben hat ausser einigen Blasen auch schon ein rechtwinkelig zu denselben stehendes junges Blatt (*b*) hervorgebracht. Ich bemerke dabei, dass es sich hier nicht etwa um die bei den Utricularien sehr häufige »Adventivspross«-Bildung handelt; solche Adventivsprosse kommen auch bei *Utr. longifolia*, ebenso wie bei *U. montana* und vielen anderen Arten, vor und treten zuweilen sehr nahe der Blattspitze auf, mögen in einigen Fällen wohl auch direct aus derselben hervorgehen. Hier aber handelt es sich jedenfalls um ein directes Weiterwachsen der Blattspitze, wobei an die Thatsache erinnert werden mag, dass die Utricularia-Blätter (im Gegensatz gegen die der meisten übrigen Dikotylen) ein lange andauerndes Spitzenwachsthum besitzen.

Ganz Aehnliches kommt bei der afrikanischen *Utr. bryophila* vor, welche durch die an der Basis jedes Blüthensprosses sich findenden

1) Vgl. Ridley, on the foliar organs of a new species of *Utricularia* from St. Thomas, West-Africa. *Annals of botany*. Vol. II. No. VIII, pag. 305.

Knöllchen ausgezeichnet ist. Fig. 2 zeigt ein solches Blatt, das am Ende in einen Ausläufer sich verlängert hat. Während sonst am Blatt dieser Species seitliche Bildungen sich nicht finden, stehen an diesem Gebilde schon am flachen Theile eine Blase und drei jugendliche blasentragende Ausläufer. Das letztere erwähne ich deshalb hier, weil das Vorkommen von Ausläufern auf der Blattfläche (welche von den radiären Adventivsprossen zu unterscheiden sind) die Regel ist bei *Utr. coerulea*, deren Blätter oft ein Dutzend kurzer cylindrischer Ausläufer auf ihrer Unterseite tragen. Diese Ausläufer können auch Blasen hervorbringen, sich weiter entwickeln etc., andererseits aber an ihrer Spitze auch sofort in ein »Blatt« übergehen, so dass ein »Blatt« aus dem anderen entspringt. Bei *Utricularia Endresi* verlängerte sich die Spitze eines ziemlich grossen, über das Substrat mehrere Centimeter hervorragenden Blattes, um sodann als Ausläufer in dasselbe einzudringen.

Sind also Blätter und Ausläufer bei den Land-Utricularien homologe Bildungen, welche in einander übergehen können, so fragt es sich noch; haben wir es mit Blattorganen oder Achsengebilden zu thun?

Zunächst sei über Verzweigung und Ausbildungsform der »Ausläufer« kurz berichtet. Dieselben entstehen, wie die Keimungsgeschichte von *U. montana* u. a. lehrt, deckblattlos am radiären Keimspross. Die vollständigst ausgestatteten tragen Blasen, seitliche Ausläufer und Blätter. Sie lassen sich von denen ohne Anhangsgebilde oder den nur mit Blasen versehenen aber nicht trennen, da letztere beide in erstere übergehen können.

Die gegenseitige Stellung der einzelnen an einem Ausläufer stehenden Organe ist, wie oben bemerkt, keine constante. Häufig, z. B. bei *Utr. orbiculata*, stehen die Blasen zweizeilig, die Blätter auf einer Seite des Ausläufers im rechten Winkel dazu. Diese Blätter (mit Stiel und Spreite versehen) tragen als Achselsprosse Blüten resp. Blütenstände. Aber diese Achselsprosse stehen auf der Rückenseite des Blattes (der von der Ausläuferspitze abgekehrten) und ebenso ist es noch in anderen Fällen, während die Blüten in allen untersuchten Fällen die normale Stellung zu ihrem Deckblatt zeigen. In anderen Fällen (z. B. *Utr. coerulea*) stehen ein »Blatt« und ein seitlicher Ausläufer einander gegenüber, bilden also einen Winkel von annähernd 180° miteinander. Besonders häufig (bei *Utr. affinis*, Fig. 1, u. a.) stehen drei Organe: ein Blatt und zwei Ausläufer annähernd auf gleicher Zone des Ausläufers erster Ordnung, ohne sich indess in den Umfang gleichmässig zu theilen. Ich verweise indess, bezüglich dieser Einzelheiten, auf meine ausführlichere Abhandlung, hier sollte die Verzweigung nur erwähnt werden, um zu zeigen, dass wenn man die Ausläufer als Blattorgane betrachten wollte, man jedenfalls Blattgebilde vor sich hätte, wie sie sonst nicht vorkommen; mit unbegrenztem Wachstum, reichlicher Blütenbildung und einer Verzweigung, wie sie sonst von Blättern nicht bekannt ist. Alle diese Merkmale würden

dagegen zur Sprossnatur stimmen. Dann müssten die »Blätter« ebenfalls Sprossnatur besitzen, sie wären dann als Phyllocladien zu bezeichnen und würden ohne Zweifel die merkwürdigsten dieser Bildungen im Pflanzenreich vorstellen. Denn, abgesehen von der vollständigen Uebereinstimmung, in Gestalt und Bau mit den Laubblättern stehen sie völlig deckblattlos, während bei allen andern Phyllocladien das Deckblatt erhalten ist. Ferner entstehen sie gleich bei der Keimung, sie sind, wie die Keimungsgeschichte zeigt, offenbar homolog mit den Schläuchen und mit den Blättern von *Genlisea*, einer Gattung, welche freilich noch sehr der Untersuchung bedarf.

Die Homologie zwischen Blättern und Ausläufern geht auch daraus hervor, dass sie sich bei der Keimung vertreten können. In den Wasserkübeln des Buitenzorger Gartens wächst eine kleine gelbe, mit *Utr. exoleta* jedenfalls nahe verwandte *Utricularia*, deren Bestimmung mir noch nicht feststeht. Die breit geflügelten Samen¹⁾ keimen gewöhnlich so, dass zunächst zwei pfriemenförmige, unverzweigte Blätter und zwischen diesen ein »Spross« entsteht, welcher zum stuhenden Stengel wird. Die Keimung stimmt, wie die a. a. O. gegebenen Abbildungen zeigen, mit der von *Utr. vulgaris* im Wesentlichen überein, wenn man sich letztere sehr vereinfacht denkt: die Zahl der Primärblätter auf zwei verringert, die Blase und die »Ranke« wegfallend, erstere fehlt übrigens auch den Keimpflanzen von *Utr. oligosperma*. Nicht selten fanden sich nun unter den Keimlingen solche, bei denen beide Primärblätter, oder eines derselben durch einen »Spross« ersetzt waren, so dass also an der Keimlingsachse selbst gar keine Blätter (auch nicht in verkümmertem Zustand) vorhanden waren.

Statt deshalb die Blattorgane der *Utricularien* als *Phyllocladien* zu bezeichnen, was gezwungen erscheinen würde, scheint es mir nach den oben dargelegten Untersuchungen zunächst angemessener zu sein, zu sagen, dass hier die Unterscheidung von Spross und Blatt, an die wir sonst gewöhnt sind, überhaupt aufhört, wir haben Blätter vor uns, die in Organe auswachsen können, welche fast alle Charaktere ein Sprosses besitzen, während andererseits bei *U. rosea* z. B. lange cylindrische, blasentragende cylindrische »Ausläufer« an ihrer Spitze sich abflachen und zu einem »Blatte« werden. Auch ist ja nicht einzusehen, warum nicht, ebensogut wie bei der *Phyllocladienbildung* ein Spross in mancher Hinsicht den Charakter eines Blattes annimmt, umgekehrt auch ein Blatt den Charakter eines Sprosses annehmen sollte; eine scharfe Abgrenzung der verschiedenen Organcategorien ist ohnedies nicht möglich. Wenn also bei den seitlichen Organen der *Utricularien* hier von Blatt und Spross gesprochen wird, so geschieht dies zunächst nur nach der äusseren Ausbildungsform. Nach dem oben mitgetheilten ist ein vollständig ausge-

1) Herr Dr. Karsten hatte die Freundlichkeit dieselben für mich auszusäen.

statteter Keimspross einer Land-Utricularie¹⁾ versehen mit radiär gestellten Blättern, Blasen und Ausläufern. Letztere kriechen bei den epiphytischen Formen zwischen Moos etc. bei den terrestischen an feuchten Stellen zwischen feinem Wurzelgeflecht anderer Pflanzen, Detritus etc., bringen ebenfalls Blasen, Blätter und Ausläufer, aber gewöhnlich in dorsiventraler Vertheilung. In den »Achseln« der Blätter dieser Ausläufer entstehen Inflorescenzen. Diese bringen an ihrer Basis zunächst (ausser, nicht bei allen Formen auftretenden, Blättern) radiär gestellte gewöhnliche Ausläufer. Weiter nach oben folgen solche, die dicker und abweichend ausgebildet sind, sie stellen die an Herbarexemplaren vielfach allein vorhandenen äusserlich wurzelähnlichen Organe dar. Sie sind blattlos und nur in zweizeiliger Stellung mit kurzbleibenden Seitenästchen versehen, und diese sind dicht mit schleimabsondernden Drüsen besetzt. Die Vermuthung liegt nahe, dass diese eigenthümlichen Organe Haftorgane für die Inflorescenzen darstellen, welche vermöge der zahlreichen Drüsen, die sie dicht bedecken, mit den kleinen Bodenpartikelchen verkleben, und so der Inflorescenz den nöthigen Halt verleihen. Uebrigens sind die Drüsen nicht auf diese Organe beschränkt, die über die — möglicherweise ja auch zu der Ernährung in Beziehung stehende — Funktion derselben bei den lebend zu Gebote stehenden Formen begonnenen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen.

Für vegetative Vermehrung der Land-Utricularien ist reichlich gesorgt durch die Ausläufer und die bei manchen Arten (z. B. *rosea*) sehr häufig auf den Blättern auftretenden radiären Adventivsprosse.

Was die wasserbewohnenden Arten betrifft, so entsprechen die fluthenden Stengel derselben, wie ich früher schon hervorhob, den Ausläufern der Landformen. Dagegen entwickelt sich der primäre Keimspross nicht weiter. Bei *Utr. oligosperma* z. B. bildet der flach scheibenförmige Samen einige ungetheilte Blätter und einen oder mehrere fluthende Sprosse (ähnlich wie *Utric. vulgaris*), nur dass wenigstens bei den von mir untersuchten Keimlingen, keine Blasen am Keimspross auftreten. Die »Sprosse« tragen zunächst blasenlose, kleine, wenig verzweigte Blätter, später treten an letzteren die Blasen auf.

Bei allen untersuchten wasserbewohnenden Formen sind die Blätter in zahlreiche feine Zipfel gespalten (eine Eigenthümlichkeit, welche ja für viele Wasserblätter charakteristisch ist, es sei nur an *Salvinia* erinnert) und trotz der namentlich in Floren stets wiederholten gegentheiligen Angabe bei allen untersuchten Arten, auch *Utr. vulgaris* zweizeilig gestellt. Im Uebrigen verhalten sich die zartstengeligen und die dickstengeligen Formen etwas verschieden. Bei ersteren z. B. *Utr. exoleta* ist die Verzweigung eine axilläre und kommen nicht die dünnen, bei *Utr. vulgaris* etc. sehr wenig glücklich als Ranken bezeichneten Sprossformen vor, bei letzteren stehen dieselben ohne alle Beziehung zu den Blättern auf der Rückenseite der Spross-

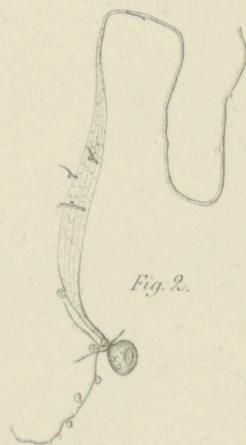
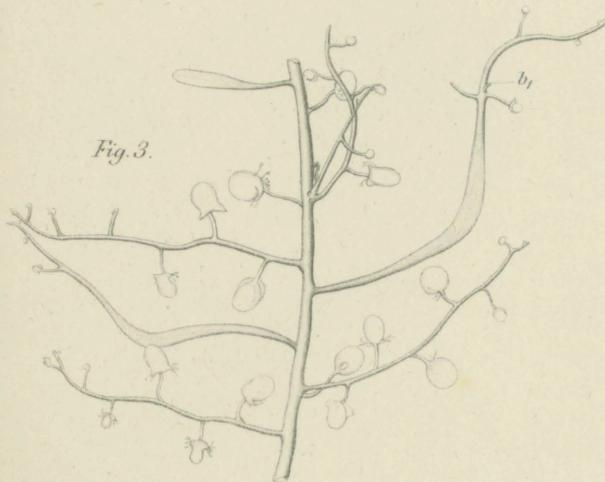
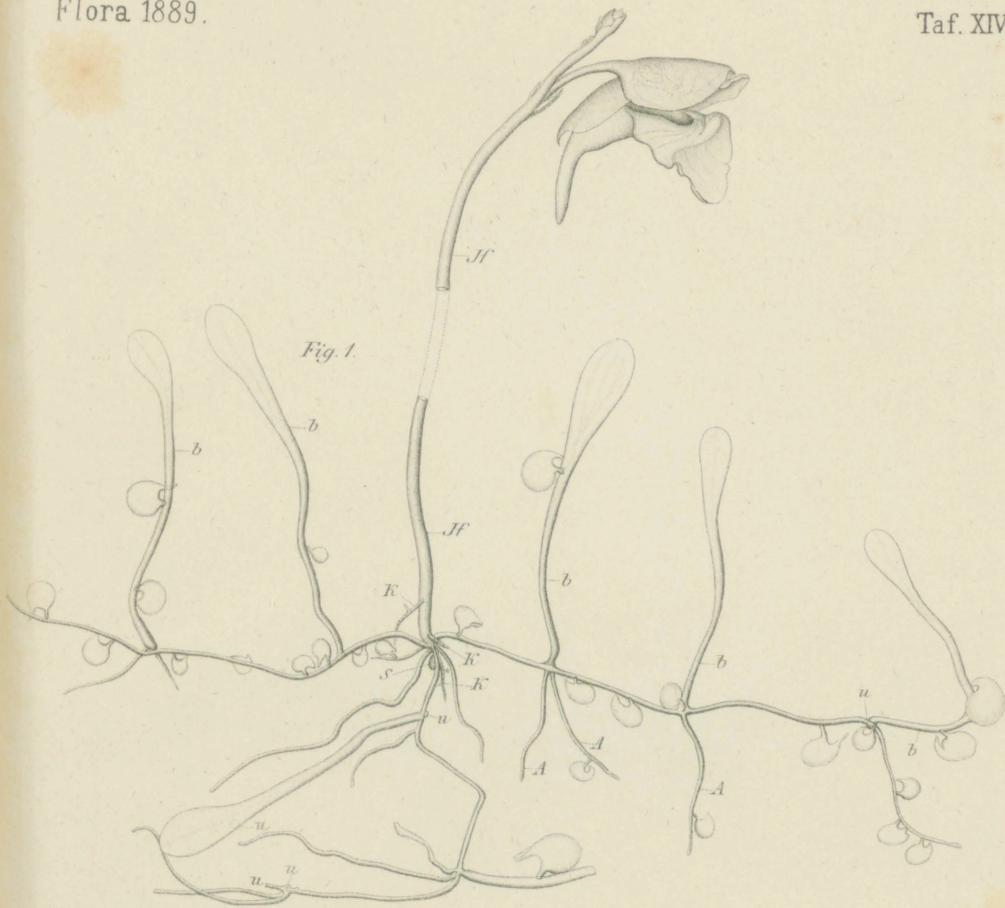
1) Bezüglich des Verhaltens der Keimlinge von *Utr. bifida* verweise ich auf die »Annales«.

achsen, die Seitensprosse haben auch bei *Utr. flexuosa* z. B. die früher für die von *Utr. vulgaris* von mir angegebene Stellung. Die Infloreszenzen sind radiär und tragen an ihrer Basis »Ausläufer«, welche bei unseren einheimischen Arten vielfach unentwickelt bleiben, bei *Utr. inflata* und *Utr. stellaris* offenbar zu schwammig angeschwollenen Schwimmorganen umgebildet sind, mittelst deren die Infloreszenzen sich aufrecht im Wasser schwimmend erhalten. — Bei *Utr. exoleta* (und ganz Entsprechendes beobachtete ich auch bei *Utr. vulgaris*) finden sich an der Basis der Inflorescenz oberhalb der gewöhnlichen Ausläufer andere, bei welcher die Blätter zu blasenlosen, dicht mit Drüsen besetzten krallenförmig eingebogenen Gebilden geworden sind, was den eigenartigen Drüsen sprossen der oben erwähnten Landformen entspricht, vielleicht dienen diese Krallen dazu, die Inflorescenz an andere im Wasser befindliche Gegenstände festzuheften. Uebrigens können die mit Krallen besetzten Sprosse an ihrer Spitze wieder in gewöhnliche übergehen.

Indem ich bezüglich morphologischer Einzelheiten auf die Abhandlung in den »Annales« verweise, möchte ich hier nur noch hervorheben, dass der Aufbau der scheinbar so sehr verschiedenen *Utricularia*-Arten doch bei allen im Wesentlichen dieselbe ist, und dass diese Gattung auch abgesehen von der Eigenthümlichkeit in Form und Funktion der Blasen durch merkwürdige, von dem gewöhnlichen Schema abweichende Wuchsverhältnisse sich auszeichnet. Die Verschiedenheit in der Ausstattung der Land- und der Wasser-Arten lässt sich grösstentheils wenigstens auf die Verschiedenheit des Standortes zurückführen. So, wie oben bemerkt, die Zertheilung der Blätter bei den wasserbewohnenden Formen, die Bildung von Ueberwinterungsknospen, wie sie bei manchen andern Wasserpflanzen auch vorkommen, der Besitz von wasserspeichernden Geweben bei Landformen, sowie die derbe Textur der Blätter bei manchen Arten derselben. Bei anderen, rein morphologischen Differenzen wie z. B. das Vorkommen der »Rankensprosse« bei manchen Wasserbewohnern u. a. ist eine solche Beziehung bis jetzt nicht einzusehen, sie finden sich ebenso bei der indischen *Utricularia flexuosa* u. a. wie bei unserer einheimischen *Utr. vulgaris* fehlen dagegen, wie erwähnt, dünnstengeligen Wasserbewohnern wie *Utr. exoleta*.

Erklärung der Tafel XIV.

- Fig. 1. Habitusbild von *Utricularia affinis* vergrössert. Der Blütenstiel nicht ganz gezeichnet. Die Blüthe war an der Unterlippe durch Druck (sie hatte längere Zeit in Alkohol gelegen) etwas eingeknickt. Unten noch die Samenschale ansitzend.
- Fig. 2. *Utric. longifolia*, Sprosstück, an welchem zwei Blätter in Ausläufer weitergewachsen sind.
- Fig. 3. *Utr. bryophila*, Pflänzchen mit basaler Knolle, (welche wie bei *Utr. montana* als Wasserspeicher funktionirt) ein Blatt als Ausläufer weiter gewachsen



C. Lame lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [72](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: [Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Marburg, 291-297](#)