

# Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren.

Von C. A. Fenner.

Hierzu Tafel VI—XXI.

Die Untersuchungen, zu denen ich angeregt worden bin durch eine auf die Anatomie der Drosera-Tentakeln beschränkte unveröffentlicht gebliebene Diplomarbeit des ehemaligen Lehramtskandidaten Fr. Höhn, wurden unter der sehr anregenden Leitung von Herrn Prof. Dr. Hs. Schinz im botanischen Museum der Universität Zürich ausgeführt. Das verwendete Pflanzenmaterial, soweit es sich um schweizerische Insektivoren handelte, habe ich jeweilen an Ort und Stelle selbst gesammelt, die übrigen Untersuchungsobjekte sind mir jedoch in liebenswürdiger Zuvorkommenheit nebst einer reichhaltigen Literatur durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Hs. Schinz, zur Verfügung gestellt worden. Ihm verdanke ich ferner zahlreiche wertvolle Ratschläge und Winke. Es ist mir daher eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Schinz an dieser Stelle für die Förderung, die er dadurch meiner Arbeit hat angedeihen lassen, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Auch dem I. Assistenten im bot. Garten, Herrn Dr. A. Pestalozzi, sei herzlich gedankt für die freundschaftliche, liebenswürdige Art, mit der er mir mit seinen reichen Erfahrungen auf dem Gebiete des Pflanzenstudiums stets hilfreich an die Hand gegangen ist.

---

Ich begann meine Untersuchungen im Juli 1901. Da mir jedoch — infolge Ungunst der Verhältnisse — neben meiner Berufstätigkeit nur wenig Zeit zum Studium übrig blieb, konnte ich meine Arbeit erst Ende Dezember 1903 zum Abschluss bringen.

Dabei gewann ich die Überzeugung, daß noch viele Untersuchungen notwendig sein werden, um die vielen Fragen, welche das Leben der Insektivoren an den Botaniker stellt, befriedigend zu beantworten. Zudem harrt noch eine große Zahl von Vertretern dieser interessanten Lebewesen ihrer Forscher, trotzdem die Literatur über die insektenfressenden Pflanzen bereits eine sehr umfangreiche ist.

Ich habe folgende Vertreter von Insektivoren einer genaueren Untersuchung unterzogen:

1. *Pinguicula vulgaris* L.
2. *Sarracenia flava* L.
3. *Nepenthes Rafflesiana* Jack.
4. *Aldrovandia vesiculosa* Monti
5. *Byblis gigantea* Lindl.
6. *Roridula gorgonias* Planch.
7. *Drosera rotundifolia* L.
8. *Drosophyllum lusitanicum* Lk.

### ***Pinguicula vulgaris* L.**

(Taf. VI, VII, VIII.)

Als erste Arbeit nahm ich die Untersuchung der Drüsen von *Pinguicula vulgaris* an die Hand. Die dabei gemachten Erfahrungen und Beobachtungen legten mir nun die absolute Notwendigkeit einer genauen Untersuchung der Blätter in ihrer Gesamtheit sowie das Studium der Entwicklung der Drüsen nahe. Die daraus hervorgegangenen Resultate drängten mich sodann weiter zur Beobachtung der biologischen Erscheinungen, wodurch mir erst ein befriedigender Aufschluss über die verschiedenen, mir anfänglich unklaren anatomischen Verhältnisse zuteil wurde. Mit einem Worte: ich fand, dass meine die vergleichende Anatomie der Drüsen behandelnde Arbeit sich nur in befriedigender Weise zu Ende führen lasse, wenn ich, soweit möglich und notwendig, das Blatt in seiner Gesamtheit einer Untersuchung unterziehe, nicht aber, wenn ich nur die anatomischen Verhältnisse der Drüsen getrennt von den übrigen Erscheinungen und Verhältnissen meinen Beobachtungen zugrunde lege.

Die Epidermis des Pinguiculablattes besteht aus einer einzigen Zellage, deren einzelne Zellen miteinander in lückenlosem Zusammenhang stehen. Im allgemeinen sind sie von plattenförmiger Gestalt, weisen jedoch auch Formverschiedenheiten auf, je nach dem Alter und der Blattzone, in welcher sie vorkommen (Taf. VIII). In den Winterknospen sind alle Zellen gleich gestaltet und zeigen Übereinstimmung in allen drei Dimensionen. Das Gleiche ist zu konstatieren von den 2—3 Zellreihen des Blattrandes der ausgewachsenen, sowie der noch im Wachstum begriffenen Blätter; bei letzteren ist nämlich der ganze Rand Vegetationszone. Eine um so grössere Differenz zwischen der Flächen- und Tiefenausdehnung der Zellen zeigt sich, je mehr diese vom Blattrand entfernt und der Mittelrippe angenähert liegen. Gegen die Blattmitte hin weisen die Zellen nämlich die typische Platten- oder Tafelform auf. Ferner besteht ein Unterschied in der Form bei den

Zellen der Blattoberseite und der Unterseite. Taf. VIII Fig. 1, 2, 3 und 4 stellen Epidermiszellen der Unterseite dar. Die weder von Drüsen noch von Spaltöffnungen unterbrochenen, längs des ganzen Blattrandes gleichartigen Zellen der Blattrandzone bilden 22—28 Zellreihen. In Fig. 2 ist bei gleicher Vergrößerung eine Partie aus der zweiten Zone dargestellt, woraus ersichtlich ist, daß die Epidermiszellen hier an Gröfse resp. an Flächenausdehnung zugenommen haben; die Tiefenausdehnung dieser Zellen hat sich dagegen entweder gar nicht oder nur ganz wenig verändert. Wir haben es also hier mit plattenförmigen Zellen zu tun. Diese Zone ist durchwirkt mit Spaltöffnungen und kleinen rudimentären Drüsen, umfaßt 60—75 Zellreihen und ist 4—6mal so breit als die Randzone. Während in diesen zwei Zonen die beiden Flächenausdehnungen der Zellen annähernd gleich sind, zeigt sich nun ein diesbezüglicher Unterschied in der weiter blattwärts gelegenen Zone. Die Zellen sind hier länger als breit und mehr oder weniger in Bändern parallel zur Mittelrippe geordnet. Die Drüsen treten seltener auf und erscheinen inmitten dieser verhältnismäßig großen Zellen verkümmert; auch die Spaltöffnungen sind seltener geworden. Diese Zone besteht aus 12—16 Zellreihen und ist zweidrittelmal so breit als die Randzone. Es folgen nun Zellen, bei denen uns die Änderung in ihrer Umrissform auffällt, indem die Vertikalwände gegen die Blattmitte hin gerade verlaufen, während sie bis dahin mehr oder weniger stark gewellt waren.

Anders sind die Verhältnisse auf der Blattoberseite (Taf. VIII Fig. 5—8). Die zwei Zellreihen des Blattrandes besitzen nur schwach oder gar nicht gewellte Seitenwände; dann folgt eine Zone von nur 2—3 Zellreihen ohne Drüsen, nachher eine solche von 8—12 Zellreihen mit Drüsen zu vier Köpfchenzellen, aber ohne Spaltöffnungen, und endlich reiht sich die größte, 50—60 Zellreihen umfassende Zone an, welche mit gestielten und sitzenden Drüsen, sowie mit Spaltöffnungen dicht besetzt ist. Gegen die Mittelrippe hin werden jedoch die Spaltöffnungen seltener und auch kleiner. Der Übergang zur Mittelzone zeichnet sich, wie auf der Unterseite, ebenfalls durch längliche Zellen mit beinahe gerade verlaufenden Seitenwänden aus, während die Zellen der äußeren Zonen stark gewellte Seitenwände aufweisen.

Die Außenwände der Epidermiszellen, ausgenommen diejenigen der Mittellinienzone, sind nur ganz unwesentlich dicker als die Seitenwände, obschon sie mit einem allerdings sehr dünnen Cuticularhäutchen, welches der Zellulosemembran unmittelbar aufliegt, überzogen

sind. Dafs namentlich die Aufsenwände der Zellen der Einbiegungszone nicht verdickt sein dürfen, findet seine Begründung in der Fähigkeit der Blattränder, sich einzurollen und wieder auszubreiten. Das Cuticularhäutchen, welches die Transpirationsgröfse herabsetzen mufs, überzieht nicht blofs die Aufsenwand der Epidermiszellen, sondern auch die Drüsen, letztere in der Weise, dafs der das Drüsenköpfchen bedeckende Cuticularüberzug von vielen Poren siebartig durchbrochen ist, was sich als absolute Notwendigkeit herausstellt, wenn man sich der Drüsentätigkeit erinnert. Ferner machen die Randzellreihe und die folgende, mitunter auch noch die zweitfolgende Zellreihe der Blattoberseite insofern eine auffallende Ausnahme, als auch sie mit einem siebartig durchbrochenen Cuticularüberzug versehen sind. Die Cuticula, welche hier wie über den Drüsen äufserst dünn ist, wird also nicht als ununterbrochene, sondern als eine von Poren durchlöchernte Schicht ausgebildet. Die genannten Zellen, und besonders diejenigen des Randes, verhalten sich nämlich wie die Zellen der Drüsenköpfchen, sie sezernieren.

Der Blattrand (3—6 Zellreihen) ist selbst bei der Maximalausbreitung des Blattes immer noch etwas eingebogen und zudem bei lebenskräftigen Pflanzen, analog den in Funktion stehenden gestielten und sitzenden Drüsen, mit einem schleimigen Sekret überzogen. Bei der Einbiegung der Blätter wölben sich die Aufsenwände der Epidermiszellen nach oben und senken und strecken sich wieder bei deren Ausbreitung. Umgekehrt verhalten sich die Zellen der Blattunterseite. Während die mit sehr dünnen, wellenförmig gebogenen Seitenwänden versehenen Randzonenzellen der Blattunterseite tief ineinandergreifen, nimmt diese typische Zellverkeilung gegen die Mittelrippe hin entsprechend der geringeren Inanspruchnahme der Zellen bei den Blattrandbewegungen ab. Die in der Längsausdehnung verlaufenden Seitenwände aller Zellen der Blattunterseite, besonders auch diejenigen über und längs der Mittelrippe, legen sich beim Entrollen der Blätter mehr oder weniger in Falten und strecken sich wieder, wenn der Blattrand die entgegengesetzte Bewegung ausführt (Taf. VIII Fig. 9).

Die Epidermis funktioniert ferner als Wassergewebsmantel. Die dünnen Seitenwände der Epidermiszellen collabieren bei Wasserabgabe und dehnen sich bei Wasseraufnahme wieder aus. Sie besitzen die Fähigkeit abwechslungsweise Wasser aufzuspeichern und wieder abzugeben. Da die seitlichen und die mit den Tracheiden zusammenstossenden inneren Wände sehr dünn sind, ist eine Flüssigkeitsver-

schiebung zwischen Tracheiden und Epidermiszellen einerseits, und anderseits zwischen den Epidermiszellen unter sich, sowie zwischen Epidermis- und Parenchymzellen leicht möglich. Bei eingerolltem Blattrande collabieren die Epidermiszellen der Einbiegungszone der Blattoberseite, während beim Strecken des Blattes die gleiche Erscheinung auf der Unterseite des Blattes eintritt.

Der Notwendigkeit, daß ein epidermales Wasserreservoir zu den das Wasser vom Boden her leitenden Organen in direkter Verbindung stehe, ist besonders in der Randzone in weitgehendem Maße Genüge geleistet, indem ja alle Randzellen unmittelbar an Tracheidenzellen bzw. Tracheidenzweige stoßen, und zudem verlaufen ja sehr viele Äste des stark verzweigten Gefäßnetzes ebenfalls direkt unter der Epidermis (Taf. VI Fig. 1—5, Taf. VII Fig. 7—9, Taf. VIII Fig. 11—16).

Der aus beiden Epidermiszellschichten und den von ihnen eingeschlossenen Tracheidenzellen bestehende äußerste Blattrand ist nicht chlorophyllgrün, sondern mattgrau und in starkem Sonnenlicht etwas durchschimmernd. Die Randzellen und die erste, mitunter auch die zwei folgenden Zellreihen der Blattoberseite zeichnen sich durch große, kräftige Kerne aus, welche von Strängen körnigen Plasmas getragen werden. Diese sehr plasmareichen Gebilde enthalten nur kleine Vakuolen, stimmen mit den Drüsenköpfchen vollständig überein und zeigen ebenfalls jene typischen Veränderungen ihres Inhaltes, wie wir sie dort nach der Absorption von organischen Substanzen wahrnehmen; ich bezeichne sie deshalb als Drüsenzellen (Taf. VIII Fig. 11 und Taf. VII Fig. 7). Die vierte und fünfte, bei jungen Blättern event. auch die sechste Zellreihe enthalten einzelne, die Blattfläche papillenförmig überragende Zellen, es sind die, bei event. weiterem Wachstum des Blattes, zu Drüsen prädestinierten Gebilde, welche ebenfalls in bezug auf Inhalt mit den Drüsenzellen übereinstimmen (Taf. VI Fig. 5). Die weiter blatteinwärts folgenden Epidermiszellen hingegen zeichnen sich durch einen dünnwandigen Plasmaschlauch aus, welcher mit klarem, farblosem Zellsaft gefüllt ist. Während nun die Epidermiszellen des Blattrandes keine Chlorophyllkörper enthalten, finden sich solche gegen die Mittelrippe hin sowohl auf der Unter- als auch auf der Oberseite des Blattes. In den Epidermiszellen der Oberseite lassen sich ferner zarte Plasmastränge nachweisen, welche von Zelle zu Zelle gehen und so nicht nur alle Epidermiszellen in kontinuierliche Verbindung setzen, sondern auch die Drüsen der Blattoberseite miteinander verbinden, indem sie sich direkt in die Basalzellen fortsetzen und von dort bis in die Drüsenköpfchen zu verfolgen sind (Taf. VII Fig. 3).

Diese Plasmafäden lassen sich in der Epidermis der Unterseite des Blattes nicht nachweisen, wie auch ein Kontakt solcher mit den Basalzellen der hier vorkommenden rudimentären Drüsen nicht gefunden werden kann und sehr wahrscheinlich überhaupt nicht vorhanden ist, zumal diesen Drüsen jene sezernierende und absorbierende Funktion der entsprechenden Gebilde der Blattoberseite nicht zukommt. Dieser Unterschied ist zugleich ein Fingerzeig dafür, daß die in den Epidermiszellen vorkommenden Plasmafäden in einem bestimmten Zusammenhang mit der Funktion der Drüsen stehen.

Bei *Ping. vulg.* kann man beobachten, daß im Frühjahr die äußerste Spitze der Knospe resp. der ganz jungen aus ihr hervorbrechenden Blättchen etwas rot gefärbt ist, welche Färbung jedoch verschwindet, sobald sich die einzelnen Blättchen zurückzubiegen beginnen und sich gewissermaßen von der Knospe loslösen. Im Sommer ist jedoch diese Rotfärbung nicht mehr wahrzunehmen. Dagegen findet man im Herbst Exemplare, deren äußerste Knospenblättchen nur auf der äußeren Seite ihrer Spitze mattrot gefärbt sind, sowie auch die mehr entwickelten Blätter nur an den Stellen Rotfärbung aufweisen, welche der Sonne resp. dem Lichte zugekehrt sind. Diese Erscheinung beruht auf der Rotfärbung des Zellinhaltes der Epidermiszellen und ist nur auf die Stellen beschränkt, welche dem Sonnenlichte direkt ausgesetzt und bei *Ping. vulg.* nur im Frühjahr und Herbst zu beobachten sind, d. h. in der Periode, in welcher die niedere Temperatur ihr Gedeihen ungünstig beeinflussen kann. Es scheint also die Rotfärbung eine Schutz Einrichtung gegen Kälte zu sein; jedenfalls dient sie nicht als Abwehr gegen zu grelle Beleuchtung des subepidermalen Gewebes, sonst müßte die Rotfärbung im Sommer am intensivsten auftreten, was durchaus nicht der Fall ist. Es handelt sich offenbar eher um die von A. Kerner 1888 geäußerte Vermutung und die von Kny 1892 experimentell nachgewiesene Tatsache, daß die in das Blatt eindringenden Lichtstrahlen durch Anthokyan absorbiert, in Wärme umgewandelt und so der Pflanze dienstbar gemacht werden.<sup>1)</sup>

Diese Ansicht findet in dem Verhalten der *Ping. alpina* eine weitere Unterstützung. Diese Pflanze weist nämlich vom ersten Entfalten der Blätter im Frühjahr an bis zum Welken des letzten Blattes im Herbst die typische Rotfärbung der dem Licht ausgesetzten Teile der Epidermis der Blattober- und Unterseite auf, und zwar ist die

1) Vide auch: Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII Heft 2.

Färbung um so intensiver, je höher ihr Standort. So weisen z. B. die Exemplare von *Ping. alp.*, welche ich im Wytikoner Sumpf (620 m) gesammelt habe, im Juli und August nur eine ganz blaßrote bis violette Färbung auf, während solche aus dem Murgseegebiet und Engelberg (1500—1800 m) ganz intensiv rot gefärbt sind. Wenn es sich lediglich um Schutz gegen zu starke Beleuchtung handeln würde, so könnte die Höhe des Standortes keinen so großen Unterschied in der Rotfärbung hervorrufen, dagegen erscheint es sehr naheliegend, daß die Wärmegewinnung resp. die Rotfärbung für die Pflanze um so notwendiger, je höher ihr Standort gelegen ist.

Etwas eigentümlich mag es auf den ersten Blick erscheinen, daß alle *Ping. alp.*-Exemplare sich während der Sommermonate in den Niederungen durch ihre blaßrote oder violette Farbe erkennen lassen, während in der gleichen Jahreszeit und bei gleichem Standort *Ping. vulg.* absolut keine Färbung aufweist, obgleich ja beide Spezies ganz analogen Licht- und Temperaturverhältnissen ausgesetzt sind. Diese Eigentümlichkeit läßt sich indes sehr wohl begreifen, wenn man sich vergegenwärtigt, daß die Rotfärbung eine erblich fixierte Eigenschaft der betreffenden Spezies ist, die sich teilweise noch erhalten hat, nachdem sie in niederere Standorte mit entsprechend höheren Temperaturen verpflanzt worden war.

Auf dem Blattstiele sowie an der Basis der Blattspreite finden sich eigentliche Trichome, welchen die Sekretionsfähigkeit fehlt (Taf. VI Fig. 10—15). Auf ersterem bestehen sie meistens aus einer Zellreihe von 3—6 Zellen. Am Grunde der Blattspreite finden sich vorwiegend Formen mit geteilter Endzelle, während über der Blattrippe neben diesen Formen noch solche mit flaschenförmig aufgetriebener großer Stielzelle auftreten, welche letztere ein kleines Köpfchen zu 3—4 Zellen trägt. Alle diese wasserhellen Gebilde lassen in ihrem ebenfalls farblosen Zellinhalt mehrere dicht beisammenliegende, kleine, eckige Körperchen mit mattglänzendem Aussehen erkennen, die von einer gemeinsamen Kontur umgeben sind. Es sind dies die Zellkerne mit den in ihrem Innern auftretenden Kristalloiden.

Die Spaltöffnungen kommen auf beiden Blattseiten, auf der oberen aber häufiger als auf der unteren, vor. Ihre Verteilung auf der Blattfläche ist jedoch keine gleichmäßige, indem auf der Randzone der Blattober- und Unterseite keine zu finden sind. Der auf diese Zone folgende Spreitenabschnitt der Oberseite enthält am meisten lebenskräftige Drüsen und fast ebenso viele Spaltöffnungen; das ist die Blattpartie, welche bei jüngeren Blättern

noch in den durch das Einrollen des Blattrandes gebildeten Randkanal zu liegen kommt. Die Zahl beider Organe, der Drüsen und der Spaltöffnungen, nimmt dagegen gegen die Mittelrippe hin ab und sie kommen dort nur noch vereinzelt vor (Taf. VIII Fig. 5—8).

Bei normal ausgebreitetem Blatte erheben sich die Spaltöffnungen der Unterseite etwas über das Niveau der Blattfläche; in der Zone der stärksten Biegung finden sich nicht selten Spaltöffnungsapparate, welche um die Länge der angrenzenden Epidermiszellen in die Höhe gehoben sind (Taf. VII Fig. 6), sie kehren aber auf das Blattniveau zurück, sobald infolge Einrollung des Blattrandes der seitliche Druck aufhört. Die gleiche Erscheinung ist auf der Blattoberseite zu konstatieren, nur mit dem Unterschied, daß hier das Herauspressen der Spaltöffnungsapparate beim Biegen des Blattrandes stattfindet und nicht beim Strecken (Taf. VII Fig. 5). Es sei indes ausdrücklich betont, daß diese Erscheinungen nur auf die Einbiegungszone, also den Blattrand, beschränkt sind und nur hier die Spaltöffnungsapparate bei den Blattbewegungen dem seitlichen Drucke ausweichen.

Während der Auflösung von organischen Stoffen (Insekten) im Innern des Randcylinders (Taf. VII Fig. 2) sind infolge des reichlich ausgeschiedenen Sekretes Atmung und Assimilation der Oberseite dieser Blattpartie unterbrochen. Sollte man daraus auf eine unzuweckmäßige Anordnung der Spaltöffnungen schließen wollen, so ist darauf zu erwidern, daß die Atmungsorgane der Blattunterseite für die außer Funktion gesetzte Oberseite in die Lücke treten. Die Ausschaltung der Funktion von so zahlreichen Spaltöffnungsapparaten bedeutet zudem eine Herabsetzung der Transpiration, welcher Umstand für die Pflanze von Vorteil ist, wenn man in Betracht zieht, daß durch die Sezernierung dem Blatte ohnehin eine bedeutende Menge von Flüssigkeit entzogen wird. Der hauptsächlichste Grund des so häufigen Vorkommens von Spaltöffnungen an Orten, wo die Drüsen am dichtesten stehen, liegt offenbar in einem für die betreffende Zone nach erfolgter Absorption gesteigerten Atmungs- und Assimilationsbedürfnis.

Das Pinguiculablatt zeigt für den Fang und die Auflösung von Insekten von allen Insektivoren die einfachsten Einrichtungen; sie bestehen lediglich aus einer großen Zahl von Sekretions- bzw. Absorptionsdrüsen und der Fähigkeit, den Blattrand einzurollen. Die Blattoberseite trägt zwei verschiedene Arten von Drüsen, nämlich gestielte und sitzende. Die ersteren bestehen aus einer Basal-, einer Stiel- und einer Gelenkzelle, welche letztere das aus 16 radial geordneten Zellen bestehende Köpfchen trägt (Taf. VI). Bei älteren

gestielten Drüsen finden sich neben der Gelenkzelle zwei und in sehr seltenen Fällen drei Stielzellen. Die gestielten Drüsen sind die eigentlichen Fangorgane, denn ihre Köpfchen tragen je einen Tropfen klebrigen Sekretes, mit welchem die Insekten festgehalten werden.

Die noch zahlreicheren sitzenden Drüsen, welche aus einer Basal-, einer Gelenkzelle und einem achtzelligen mit dem Rande auf der Epidermis aufliegenden Köpfchen bestehen, sind gewöhnlich trocken oder weisen blofs eine Spur von Sekret auf. Es sind das die eigentlichen Verdauungs- resp. Absorptionsdrüsen.

Zu diesen Organen gehören ferner die schon erwähnten, aus vier Köpfchenzellen bestehenden, dem Blattrande genäherten Drüsen, sowie die stets mit Sekret befeuchteten 1—4 Zellreihen der Oberseite des äufsersten Blattrandes. Diese verhalten sich vollständig analog den Köpfchenzellen der Drüsen (Taf. VI Fig. 5).

Die kleinen rudimentären Drüsen der Blattunterseite sind als epidermale Hydathoden zu betrachten. Bei eingerolltem, in Funktion stehendem Blattrande sind nämlich an denselben kleine Wassertropfen zu bemerken, was bei ausgebreitetem Blatte nicht der Fall ist.

Die Köpfchenzellen der Drüsen, welche mit einer siebartig durchbrochenen, dünnen Cuticula überzogen sind, zeichnen sich ferner durch auffallend grofse Zellkerne aus, welche meistens der Gelenkzelle angenähert liegen. Stränge von körnigem Plasma, welche den Kern umziehen, verlaufen direkt nach den seitlichen und inneren Membranen und scheinen dort plötzlich aufzuhören. Es läfst sich aber an lebendem sowohl als an totem Material nachweisen, dafs dem nicht so ist, sondern dafs die einzelnen Drüsenzellen sowie diese selbst mit der Gelenkzelle durch feine Plasmafäden im Zusammenhang stehen (Taf. VI Fig. 8).

An Quer- und Längsschnitten durch Winter-, Frühjahr- und Sommerknospen ist leicht ersichtlich, dafs die Drüsen auf der Ober- und Unterseite der jungen Blätter annähernd gleich zahlreich gebildet werden. Betrachten wir im folgenden die Entwicklung dieser Drüsen (Taf. VI Fig. 16—31).

Diese gehen aus einer einzigen epidermalen Zelle hervor. Die für Drüsen prädestinierten Zellen zeichnen sich im jungen Knospenblatte durch eine grofse Reichhaltigkeit an Plasma und einen etwas gröfsern Zellkern aus. Diese Epidermis- oder primären Drüsenzellen wölben sich anfänglich papillenförmig nach aufsen, dann erfolgt eine Teilung des Kernes und die Bildung einer neuen Membran senkrecht zur Längsachse der Mutterzelle. Die Stelle, wo die Membran sich zu

bilden beginnt, ist leicht erkenntlich, indem vor Beginn der Zellteilung sich dort körniges Plasma in größerer Menge ansammelt, in dessen Mitte sich der Zellkern befindet; durch seine Teilung wird nun die Zellteilung eingeleitet. In der oberen Tochterzelle tritt sodann eine weitere Membran parallel zur ersten auf, und diese neugebildete oberste Zelle (sekundäre Drüsenzelle) verwandelt sich durch zwei auf der obersten Membran senkrecht stehende Zellwände in vier Köpfchenzellen. Sehr selten tritt in der obersten Zelle nur eine Membran auf, wodurch dann ein nur zweizelliges Köpfchen gebildet wird. Das vereinzelte Auftreten dieser Form mag darauf hindeuten, daß in früheren Generationen nach der Bildung der Gelenk- und Scheitelzelle in der letzteren nicht sofort Vier-, sondern zunächst Zweiteilung stattfand. Solche zweiteilige Köpfchen finden sich als charakteristische Form bei *Utricularia*.

In diesem Stadium verbleiben nun die Drüsen auf der Unterseite des Blattes, während die Differenzierung derselben auf der Blattoberseite weiter schreitet. Die ersteren halten nicht mehr Schritt mit dem Wachstum der Nachbarzellen, daher bemerkt man in etwas älterem Stadium, daß eine vollständige Drüse der Blattunterseite kaum so hoch ist wie eine benachbarte Epidermiszelle (Taf. VI Fig. 34). Die Drüsenköpfchen ragen meistens nicht über das Niveau der Blattfläche hinaus, und die Drüsen erwecken darum den Eindruck des Versenktseins.

Anders verhalten sich die Drüsen auf der Blattoberseite. Die Tochterzellen der sekundären Drüsenzelle vergrößern sich, namentlich die obere wölbt sich stark empor und wird breiter. Unmittelbar nach dem Auftreten der zwei senkrecht auf der obersten Horizontalmembran stehenden Teilungsebenen dehnen sich die Köpfchenzellen aus und kommen mit ihren seitlichen und unteren Rändern auf die benachbarten Epidermiszellen zu liegen, wodurch das zarte Drüsenköpfchen weitere Stützpunkte erhält und darum weniger leicht abgebrochen werden kann. Alsdann findet noch einmal eine Zweiteilung der vier Köpfchenzellen statt, so daß das ausgewachsene Gebilde ein Köpfchen von acht Zellen erhält und sich nun so zu einer typischen sitzenden Drüse der Blattoberseite entwickelt hat.

Durch starke nachträgliche Streckung der Gelenkzelle einer sitzenden Drüse, darauffolgende Horizontalteilung dieser Zelle und abermalige Teilung der acht Köpfchenzellen kann es zur Bildung der gestielten Drüsen kommen. Häufiger aber gestaltet sich die Entwicklung etwas anders. Es bildet sich nämlich durch nacheinander

auftretende Horizontalmembranen eine aus mindestens vier Zellen bestehende Zellreihe. Die unterste Zelle wird zur Basal-, die zweite zur Stiel-, die dritte zur Gelenkzelle und die vierte wandelt sich in das Drüsenköpfchen um, indem zuerst durch zwei Membranen vier, durch weitere Teilung acht und endlich durch nochmalige Teilung 16 Zellen entstehen.

Die gleiche Entwicklung zeigen die Trichome des Blattgrundes und des Stieles, welche zum Teil mit kleinzelligen, rudimentären Köpfchen versehen sind und zum Teil ohne solche vorkommen.

Die sitzenden und gestielten Drüsen der Blattoberseite haben ihre vollständige Ausbildung erst dann erhalten, wenn mindestens eine der an die Basalzellen angrenzenden Parenchymzellen sich zur Netzfaserzelle umgewandelt hat, welcher Vorgang voraussetzt, daß sich vorher ein Gefäßzweig nach dieser Zelle hin gebildet habe oder daß ein solcher unmittelbar unter ihr dahinziehe. Die Bildung von besonderen Netzfaserzellen zwischen den Basalzellen der Drüsen und den Gefäßzweigen unterbleibt jedoch, wenn die letzteren in ihrem Verlauf die Basalzellen unmittelbar berühren. Alle Drüsen der Blattoberfläche, die sitzenden sowohl wie die gestielten, stehen nämlich beim ausgewachsenen Blatte vermittelt ihrer Basalzelle in direkter Verbindung mit dem äußerst fein und allseitig verzweigten Gefäßsystem (Taf. VI Fig. 1—3, Taf. VII Fig. 1—4). Bei den Drüsen der Blattunterseite und den Trichomen des Blattgrundes und des Stieles ist das jedoch nicht der Fall. Die äußersten Gefäßzweige verlaufen meistens unmittelbar unter der Epidermis oder zwischen den Zellen der obersten Parenchymlage, also ganz in der Nähe der Basalzellen der sezernierenden Drüsen.

Auf die biologischen Verhältnisse von *Ping. vulgaris* übergehend, ist zu sagen, daß diese Pflanze zu den Insektivoren mit verdauendem Enzym gehört, aber, wie *Goebel* bereits hervorhebt, nur auf kleine Portionen eingerichtet ist. Ihre Blätter führen Reizbewegungen aus, welchen ich jedoch, gestützt auf vielseitige Beobachtungen und Experimente, eine größere Bedeutung beilegen muß, als es *Goebel* getan, obgleich auch er nicht bestreitet, daß durch diese Bewegungen einerseits mehr Drüsen mit den festgeklebten Insekten in Berührung kommen, und andererseits das Abgewaschenwerden derselben durch Regen verhindert wird. Den eminenten Wert der Reizbewegungen der Blattränder begreift man erst recht, wenn man mit vielen Exemplaren und zwar solchen jeden Alters experimentiert und vor allem, wenn die Beobachtungen und Experimente in freier Natur

am natürlichen Standort der Pflanze vorgenommen werden. Das habe ich nun im Wytikoner Sumpf, wo diese Spezies neben *Ping. alpina* sehr häufig vorkommt, getan und werde im folgenden darüber berichten. Einer weiteren Richtigstellung bedarf ferner die von Darwin erwähnte und von Goebel zitierte Angabe, daß die Einbiegung des Blattes sowohl durch Druck von Gegenständen, welche keine Substanz abgeben (Glassplitter) als auch durch Fütterung mit stickstoffhaltigen Substanzen bewirkt werde.

Allerdings erfolgt bei sehr lebenskräftigen jungen Blättern beim Belegen mit Glassplittern, Sandkörnchen etc. eine Reaktion des Blattrandes, aber nur eine äußerst geringe, welche bald wieder sistiert wird. Die in diesem Falle zwecklose Randbewegung wird rückgängig gemacht, indem sich das Blatt in kurzer Zeit wieder ausbreitet. Die Fremdkörper bewirken nämlich bei ihrer Berührung mit den Drüsen für einige Zeit eine reichliche Sekretion der gestielten Drüsen, und zwar wohl zum Zwecke des Festhaltens dieser Körperchen. Dadurch wird eine Spannung im Blatte ausgelöst. Wenn aber dem mechanischen Reiz kein chemischer nachfolgt, wird die Biegebewegung eingestellt und wieder rückgängig gemacht. Ein auf den Blattrand gelangtes Insekt bewirkt durch seine Bewegungen zuerst einen mechanischen Reiz, welchem reichlichere Sekretion folgt, bis das Tier in der ausgeschiedenen Flüssigkeit durch Ersticken den Tod gefunden hat. Durch diese Sekretion, welche eine teilweise Entleerung des Zellinhaltes bedeutet, wird die Spannung, welche sehr wahrscheinlich neben event. noch anderen Ursachen die jungen kräftigen Blätter ausgebreitet erhält, aufgehoben — bei älteren Blättern trifft das allerdings nicht mehr zu — und der Blattrand rollt sich ein. Wenn nun das getötete Insekt mit seinem Körper in Berührung mit den sitzenden Drüsen kommt, beginnt der chemische Reiz. Das Sekret, das nun von diesen ausgeschieden wird, ist sauer und etwas dickflüssiger als die zuerst ausgeschiedene Flüssigkeit und enthält ein verdauendes Ferment. Mit der innigen Berührung des Insektenleibes verstärkt sich allmählich der ursprünglich schwächere chemische Reiz und vervollständigt die Einrollung des Blattes derart, daß annähernd eine geschlossene Röhre entsteht, in welcher das aufzulösende Insekt allseitig in Angriff genommen werden kann. Diese Einrollungsfähigkeit nimmt mit dem Alter der Blätter ab und kann sich im günstigsten Falle nur 2—3mal kurz nacheinander einstellen.

Wenn ein Insekt auf das vordere Fünftel der Mittelrippe, d. h. gegen die Blattspitze hin, gelegt wird, erfolgt eine gleichmäßige Ein-

krümmung der beiden Ränder, bis es zu einer gegenseitigen Berührung kommt. Kleine Insekten, welche auf den Rand der Blätter gelangen und nach erfolgtem Einrollen des Randes gleichsam von einer mit Sekret gefüllten Röhre umschlossen sind, werden 2—4mal rascher aufgelöst als solche, welche auf dem weiter einwärts gelegenen Spreitenabschnitt kleben bleiben. Insekten, welche so weit vom Rande weg einwärts zu liegen kommen, daß sie bei der Einrollung vom Blattrande nicht mehr erreicht werden können, bewirken nur eine geringe Einbiegung, ungefähr gleich derjenigen, welche infolge eines mechanischen Reizes durch Auflegen eines Glassplitters auf den Blattrand erfolgt. In diesen beiden Fällen erscheint eben die Einbiegung zwecklos; sie wird von der Pflanze nur eingeleitet, aber nicht durchgeführt. Eine verhältnismäßig rasche Reaktion zeigt sich, wenn Saft von rohem Fleisch auf den Blattrand geträufelt wird; denn dieser beginnt sich schon nach einigen Minuten, wenn auch sehr langsam, zu einer geschlossenen Röhre (Hohlzylinder) einzurollen. Der Rand bleibt jedoch bedeutend weniger lang eingerollt als wenn er feste Stoffe (Insekten) aufzulösen hat, woraus ersichtlich ist, daß flüssige, stickstoffhaltige Substanzen rascher absorbiert werden als feste, welche eben zuerst durch das Verdauungsferment in flüssige Form umgewandelt werden müssen, was mehr Zeit, Sekret und Kraft erfordert.

Bringt man auf den sich wieder öffnenden, vorher mit Fleischsaft gefütterten Rand abermals einen Tropfen solchen Saftes, so beginnt die Einrollung bald wieder. Dieser Versuch kann an ein und demselben Blatt zwei- bis höchstens dreimal mit Erfolg ausgeführt werden, gelingt aber nie, wenn der sich öffnende Blattrand vorher Insekten aufzulösen hatte und nach der Öffnung sofort wieder mit solchen belegt wird. Erst nach einigen Tagen ist ein solches Blatt wieder reaktionsfähig. Es scheint also, daß das Blatt durch die Auflösung von Insekten so erschöpft werde, daß es zu seiner Erholung mehrere Tage Ruhe notwendig habe.

Die gestielten Drüsen, auf welche die Insekten zuerst zu liegen kommen, dienen in erster Linie als Fangapparate. Ihr Köpfchen ist in normalen Verhältnissen immer von einem Tropfen Sekret eingehüllt und die Stielzelle zeigt sich straff gespannt und meistens etwas bauchig aufgetrieben. Die nach erfolgter Berührung mit einem Insekt notwendige weitere Sekretabgabe bewirkt eine Erschlaffung der Stielzelle, wodurch sich die gestielte Drüse zu neigen beginnt und das ihr anhaftende Tier auch mit den sitzenden Drüsen in Berührung kommt. Dieser Kontakt bewirkt nun bei diesen meist trok-

kenen oder nur mit einer Spur von Sekret überzogenen Drüsen eine intensive Sekretion, wodurch die organischen Substanzen aufgelöst und nachher absorbiert werden können. An der Absorption beteiligen sich aber neben den eigentlichen Absorptions-, d. h. den sitzenden Drüsen, auch die gestielten Drüsen, was aus den typischen Zellinhaltsveränderungen, Trübung, Ballung etc., zu schliessen ist.

Bringt man grosse Insekten, z. B. Fliegen, auf den Blattrand, so findet wohl eine Einwölbung desselben statt, aber nach einiger Zeit breitet sich das Blatt wieder aus, ohne dass diese Lebewesen aufgelöst worden wären. Untersucht man nun diese, so zeigt sich, dass die Auflösung nur oberflächlich stattfand und nicht in die Tiefe ging. Daraus scheint hervorzugehen, dass das Verdauungsvermögen von *Ping. vulgaris* ein sehr beschränktes ist, sowie dass der Einrollungszustand der Blätter nicht allzu lange andauern kann; ist es doch wahrscheinlich, dass dieser ein Spannungszustand ist infolge von Turgorwirkung in den unteren Epidermiszellen.

Die für den Insektenfang am vorteilhaftesten eingerichtete Blattpartie ist der Rand. In denselben gelangen ja alle Insekten, welche kriechend auf die dem Boden angenäherten oder aufliegenden Blätter gelangen. Hier müssen auch vorwiegend die Experimente ausgeführt werden, wenn man zu einem richtigen, natürlichen Resultat gelangen will.

Der Blattrand, d. h. die 3—4 Zellreihen seiner Oberseite ist, wie bereits erwähnt, immer mit einem schleimigen Sekret überzogen, gerade wie die gestielten Drüsen. Insekten, welche darüber hinkriechen, werden durch den klebrigen Schleim in ihren Bewegungen gehemmt, und langen dann ermüdet weiter blatteinwärts bei den gestielten Drüsen an, wo die Tiere durch die Sekretröpfchen der Drüsenköpfchen vollends festgehalten werden.

Der Wert der Einbiegung des Blattrandes ist ein mehrfacher. Sie bewirkt erstens, dass möglichst viele Drüsen mit dem zu verdauenden Insekt in Berührung kommen, sowie dass die Auflösung von allen Seiten in Angriff genommen werden kann; ferner verhindert sie die Verdunstung des Sekretes und bedeutet dadurch ein Ersparnis an solchem, dann schützt sie die Verdauungstätigkeit vor Störungen (z. B. vor Verdünnung und Wegspülung des Sekrets durch Regen) und ermöglicht endlich eine rasche Absorption, da sich nach der Auflösung des Insektes die Verdauungsflüssigkeit im Randkanal ausbreiten und somit eine grössere Zahl von Drüsen an der Aufnahme de

Verdauungsflüssigkeit mitwirken kann. Da durch die Einrollung des Blattrandes ein verhältnismässig sehr grosser Teil der Blattspreite in Mitleidenschaft gezogen wird, so ist die erforderliche Arbeitsleistung ebenfalls eine entsprechend grosse und darum sehr begreiflich, dass das Pinguiculablatt die Einbiegung nicht so oft und leicht ausführen kann wie z. B. ein randständiges Tentakel von *Dros. rotundifolia*. Die Blätter werden durch ihre Tätigkeit bald erschöpft und müssen während eines Sommers 4—7mal durch neue ersetzt werden, indem die untersten, nicht mehr reaktionsfähigen Blätter successive, entsprechend der Neubildung von funktionsfähigen Blättern, zerfallen. Es ist daher leicht einzusehen, dass man für die Experimente nicht die breitesten, dem Boden anliegenden, sondern etwas jüngere, lebenskräftigere Blätter auszuwählen hat.

Insekten, welche über den Blattrand kriechen und dort hängen bleiben, werden von jungen Blättern vollständig bis auf das Chitinskelett aufgelöst, während diejenigen, welche auf die innere Partie der Blattspreite gelangen, nur zum kleineren Teile zersetzt werden und zwar nur an den Berührungstellen mit den Drüsen. Die Möglichkeit einer vollständigen Auflösung solcher Tiere tritt nur dann ein, wenn sie durch Regenfall nach der löffelförmig aufwärts gebogenen Blattspitze geschwemmt werden und in dem dort befindlichen Sekret hängen bleiben.

Die Absorption der Verdauungsflüssigkeit im eingebogenen Blatte wird von allen Drüsen besorgt. Die gestielten Drüsen stellen allerdings diese Tätigkeit zuerst ein, worauf dann das Entrollen des Blattrandes beginnt, währenddessen der Rest der Nährflüssigkeit von den sitzenden Drüsen noch vollends aufgenommen wird und diese nachher wie die gestielten Drüsen wieder trocken erscheinen. Nach diesem Vorgange setzt die Sezernierung bei den gestielten Drüsen wieder ein, aber verschieden rasch, mitunter schon in einigen Stunden nach dem Entrollen, oft aber auch erst nach einigen Tagen, je nach der vorausgegangenen Arbeitsleistung und dem Alter bzw. der Funktionsfähigkeit des Blattes. Die Sekretion und die Einrollung des Blattes tritt am raschesten wieder ein, wenn der Blattrand mit Fleischsaft gefüttert wird. Es rührt dies auch beim vorliegenden Versuche daher, dass fast gleichzeitig eine grosse Menge von Drüsen durch den zerfliessenden Tropfen sowohl mechanisch als auch vorwiegend chemisch gereizt wird und dadurch rasch, infolge der Tätigkeit einer Mehrzahl von sitzenden Drüsen, ein verhältnismässig grosses Quantum Verdauungsferment auf die organische Substanz einwirken kann. Dem-

entsprechend tritt dann ebenfalls bald Absorption und darauffolgende Ausbreitung des Blattes ein.

Die sitzenden Drüsen bedürfen zu ihrer Betätigung, wie aus obigem hervorgeht, eines chemischen Reizes, während die gestielten schon auf Druck reagieren. Die vollständige Einrollung des Blattrandes wird gewöhnlich durch einen Druckreiz eingeleitet, aber nur mit Hilfe eines nachfolgenden chemischen Reizes vollständig durchgeführt.

Als auffallende, experimentell nachweisbare Erscheinung sei noch erwähnt, daß nicht nur die unmittelbar mit dem Insekt in Kontakt stehenden sitzenden Drüsen zur Sekretion angeregt werden, sondern successive, in konzentrischen Kreisen fortschreitend, auch diejenigen der umliegenden Blattpartie. Schneidet man mit einem Messer seitwärts von der die Sekretion veranlassenden Insektenleiche schwach in das Blatt ein, so findet jenseits des Schnittes keine Reaktion mehr statt. Daraus ist ersichtlich, daß der die Sekretion verursachende Impuls sich in dieser Richtung nicht mehr fortpflanzen kann. Die Sekretionsauslösung in den umliegenden Drüsen ist von besonderem Vorteil für den eingerollten Blattrand; denn würden bloß die mit dem aufzulösenden Insekt in unmittelbarem Kontakt stehenden sitzenden Drüsen in Tätigkeit gesetzt, so reichte die geringe Menge ausgeschiedenen Ferments zu einer etwas raschen Zersetzung nicht aus.

In Zusammenfassung der bisherigen Erörterungen ergibt sich für *Pinguicula vulgaris* eine nicht sehr vorteilhafte Anpassung an den Insektenfang. Zunächst setzt die Einrollung der Blattränder für diese Pflanze einen unverhältnismäßig großen Kraftverbrauch voraus, und zudem ist die für die Einbiegung notwendige zarte Struktur des Blattrandes allzuleicht Beschädigungen durch Zerreißen ausgesetzt. Erinnerung man sich ferner, daß infolge der ungünstigen, allen Witterungseinflüssen ausgesetzten Stellung der Drüsen auf dem offen daliegenden Blatte eine große Menge Sekret nutzlos verloren geht, so wird man zu dem Schlusse kommen, daß der geringe Erfolg dieser Pflanze als Insektenfängerin in keinem Verhältnis zu dem darauf verwendeten Aufwand an Kraft und Stoff steht.

Eine Umwandlung des Blattes zu einem ständig geschlossenen Cylinder, der eine starke, mechanischen Einwirkungen widerstehende Wandung gestattete, die Kraft erfordernden Einbiegungsbewegungen entbehren könnte und das einmal ausgeschiedene Sekret nicht nutzlos verlieren müßte, ergäbe eine für den Insektenfang viel vorteilhaftere Einrichtung. Sie findet sich in der Tat bei *Sarracenia* und *Nepenthes*.

**Sarracenia flava L.**

(Taf. IX und XXI.)

Die Formverhältnisse der Blätter und deren Entwicklungsgeschichte sind durch Goebel 1889 bekannt geworden, und auch der allgemeine Bau der Blätter soll im folgenden nur soweit berücksichtigt werden, als es für die Schilderung der Epidermisanhangsgebilde der Innenseite der Blattschläuche, zu welcher auch die Unterseite des Deckels gehört, notwendig ist. Meine Untersuchungen beziehen sich erstens auf die Nektar absondernden Drüsen der Deckelunterseite und des Schlaucheinganges, zweitens auf die Entwicklung der Reusenhaare des Schlauchinnern und drittens auf das blinde Ende des Schlauches, d. h. desjenigen Blattabschnittes, in welchem die Insekten den Tod finden und angehäuft werden. Auffallenderweise wurde dieser Blattpartie, trotz ihrer Wichtigkeit, zum Nachteil einer richtigen Deutung des Insektenfanges, keine Aufmerksamkeit geschenkt.

An der Innenseite des Schlauchblattes lassen sich vier Zonen unterscheiden. Es sind dies die Unterseite des Deckels, welcher die Nektar absondernden Drüsen neben einer Anzahl langer, steifer, spitziger Borsten trägt (Taf. IX Fig. 33—36). Diese Zone setzt sich fort in die glatte, das obere Ende des Schlauches einnehmende Gleitzone (Goebel 1889), in deren oberen Abschnitt noch vereinzelt Nektardrüsen vorkommen, während sie sonst in ihrer Hauptausdehnung weder Drüsen noch Borsten trägt und aus stark verdickten, kleinen, dachziegelartig angeordneten Zellen besteht, welche eine so glatte Außenfläche besitzen, daß sie einem Insektenfuß absolut keinen Halt geben. Die an diese anschließende schlaucheinwärts gelegene Zone zeichnet sich durch dicht gedrängt stehende, abwärts gerichtete Stacheln aus; es ist die Reusenhaarzone, welche unten in das haarlose, verhältnismäßig kurze, unten blind endende Schlauchstück übergeht (Taf. IX Fig. 16). Dies ist der wichtigste Abschnitt, der eigentliche absorbierende Drüsenteil.

Untersucht man die Entwicklungsgeschichte der Nektardrüsen (Taf. IX Fig. 29—35) der Deckelunterseite, so erkennt man, daß diese aus einer einzigen Epidermiszellen hervorgegangen sind. Einzelne der ursprünglich polyedrischen primären Epidermiszellen wölben sich papillenartig auswärts und teilen sich bald durch eine zur Blattfläche parallele Membran in zwei Zellen. Die untere Tochterzelle wird zur Basalzelle der Drüse, während die obere sich durch Teilung zur eigentlichen Drüse modifiziert. Es tritt nämlich in ihr anfänglich eine senkrechte Membran auf, wodurch zwei Köpfcenzellen

gebildet werden. Diese teilen sich in der Folge durch je eine senkrechte Wand meistens wieder in zwei Zellen, so daß ein vierzelliges Köpfchen entsteht. Mit dem weiteren Wachstum der angrenzenden Epidermiszellen wachsen nun auch diese vier Drüsenzellen; aber es ist ein eigentlich lokalisiertes Wachsen, woran sich nur ihre äußeren Membranpartien in etwas stärkerem Maße beteiligen und welches zur Erzeugung eines Grübchens führt. Die Zellen dieses Drüsenbecherchens zerlegen sich nun häufig durch horizontale Membranen wieder in je zwei Zellen, wodurch ein Gebilde hervorgeht, das aus einer Basal-, vier mittleren und vier Randzellen besteht. Nachher geht das Wachstum derart von statten, daß entweder bloß die oberen vier Zellen den Becherrand bilden, oder so, daß sich auch die vier mittleren Zellen daran beteiligen, in welchem letzterem Falle die Becherhöhlung tiefer wird (Taf. IX Fig. 35). Es können sich aber auch einzelne Randzellen durch Vertikalmembranen in je zwei Teile zerlegen, wodurch ein Randkranz von 5—8 Zellen entsteht. Es finden sich indes auch Formen, welche aus nur vier Randzellen, zwei Mittelzellen und einer Basalzelle zusammengesetzt sind. Bei älteren Blättern findet man die Membranen zwischen der Mittelschicht und Basalzelle häufig verdickt. Auffallend ist sodann ferner, daß mit zunehmendem Alter das junge Drüsengebilde durch cutinisierte Lamellen allmählich gegen das umgebende Gewebe abgegrenzt wird. Die Drüsenzellen zeichnen sich durch reichliches Cytoplasma und vor allem durch große Zellkerne aus, wovon bei älteren Drüsen einzig die Basalzelle eine Ausnahme macht, indem mit dem Auftreten der Wandverdickungen sowohl der Cytoplasmagehalt, als auch der Kern quantitativ zurückgehen.

In dem Grübchen befindet sich normalerweise immer ein Tropfen Flüssigkeit, welcher süß schmeckt; es ist Nektar zum Zwecke der Anlockung von Insekten. Durch die beschriebene eigentümliche becherartige Drüsenform wird das Nektartröpfchen wie durch einen Stechheber festgehalten, obgleich diese Organe auf der Unterseite des Deckels eingefügt sind und darum das Sekret das Bestreben zeigt, infolge seiner Schwere zu Boden zu fallen, bevor es der Pflanze gedient hat, und das umsomehr, da es sich hier nicht um eine zähflüssige Masse handelt, wie z. B. bei den Tentakeln von *Drosophyllum* und *Drosera rotundifolia*.

Die Haare der Deckelunterseite bestehen aus einer einzigen Zelle, deren Wand sehr stark verdickt ist. Der Querschnitt durch eine solche Borste ist rund oder oval und an der Basis annähernd so

grofs, wie das Lumen der Epidermiszelle, aus welcher diese durch lokalisiertes Flächenwachstum hervorgegangen ist. Zell- und Borstenlumen sind nicht getrennt. Auffallend ist die starke Membranverdickung der Innenseite dieser Epidermiszelle (Taf. IX Fig. 36 c), d. h. der Basis der Borste. Diese Zellhaut ist nämlich 3—4mal so mächtig wie diejenige der sie umschliessenden und aller übrigen Epidermiszellen der Deckelunterseite, und deren spaltförmige Tüpfel kommunizieren mit solchen der 6—8 angrenzenden Epidermiszellen.

Die scharf zugespitzten, abwärts gerichteten Stacheln stehen höchst wahrscheinlich in Beziehung zum Insektenfang. Vielleicht verhindern sie das Insekt, nachdem es den Nektar gekostet und im Begriffe steht, seine Flügel auszubreiten und davon zu fliegen, an der freien Entfaltung derselben, und der Näscher stürzt infolge irgend einer ungeschickten Bewegung in den Schlund des Blattes, um dort den Tod zu finden. Kriechende Insekten, die am Blatte heraufsteigen, naschen zunächst aus den Drüsen im oberen Teil der Gleitzzone den Nektar und wagen sich gar leicht etwas zu weit hinein, gleiten aus und fallen in die Tiefe. Diesen letzteren Fall konnte ich bei Ameisen einige Male beobachten und experimentell durchführen, während ich leider nie wahrnehmen konnte, wie fliegende Insekten durch diese Pflanze ihren Tod finden, obschon vorwiegend solche als Leichen im Schlauche angetroffen werden.

Eine wirklich raffinierte Einrichtung des Blattinnern ist die Reusenzone (Taf. IX Fig. 16, 27 und 28). Ihre Haare sind alle abwärts gerichtet und schmiegen sich aneinander an, wenn ein animalisches Lebewesen, z. B. ein Käferchen oder eine Mücke, durch diese Zone herunterrutscht; sie sind zudem sehr glatt und erleichtern dadurch das Heruntergleiten. Sobald jedoch ein gefangenes Insekt den Versuch macht, nach oben zu entfliehen, richten sich ihm die Haare mechanisch entgegen und bilden ein undurchdringliches Stachelbündel, das jedes Entweichen verunmöglicht.

Die Träger dieser Haare besitzen wellige, seitliche Umrisse. Auf der Aufsenseite der jungen Epidermiszellen diese Abschnittes tritt lokalisiertes Flächenwachstum ein, wodurch stumpfe, abwärtsgerichtete Vorsprünge entstehen (Taf. IX Fig. 23—26). Diese strecken sich bald in die Länge und ziehen sich zu einer mehr oder weniger feinen Spitze aus. Während sich ihre Wandung gegen die Spitze hin und besonders im Bereiche derselben stark verdickt und sich damit versteift, behält das Fussstück die dünnere und somit elastischere Wandung bei, wodurch das Aufrichten der Haare ermöglicht wird. Alle

Epidermiszellen des mittleren Abschnittes der Reusenhaarzone sind in solche Stachelzellen umgewandelt und zudem noch verfestigt durch die unter ihr liegende Zellschicht, deren Zellen sich durch verhältnismäßig dicke Wandungen auszeichnen. Diese grenzen nach innen teilweise an die dünnwandigen, lamellenartig angeordneten Parenchymzellen oder an die zwischen den letzteren gelegenen Interzellularräume (Taf. IX Fig. 27). Gegen die untere Zone hin nehmen die Reusenhaare an Länge ab, so daß die den Übergang bildenden Zellen nur noch ganz kurze Stacheln besitzen. Der Abschluß der untersten Zone gegen die Reusenhaarzone hin wird dadurch noch vollständiger, daß eine ganze Menge von Reusenhaaren, lange und kurze, mit ihren Spitzen auf der gleichen Höhe endigen. Ein Entkommen von hier weilenden Insekten ist daher ganz unmöglich und ihre Bewegungsfreiheit ist ausschließlich auf das blinde Ende des Schlauches beschränkt. Gelangen nun mehrere Insekten nacheinander in diesen Kanal, so werden die vorderen bzw. deren Leichen abwärts gedrängt, und das verhältnismäßig kurze, wenig Raum bietende Schlauchende wird in kurzer Zeit von Insekten derart vollgepfropft, daß die Leiber der gefangenen Opfer mit der Schlauchwandung in enge Berührung kommen. Es liegt dies im Interesse der Pflanze, was aus der genauen anatomischen Beschreibung und der Entwicklungsgeschichte dieser Zone ersichtlich werden wird.

Ein Querschnitt durch die unterste Zone (Taf. IX Fig. 22, Taf. XXI Fig. 7—9), ich nenne sie Absorptionszone, zeigt uns auf den radiärgestellten Parenchymlamellen, diesen gleichsam als Decke aufliegend und von ihnen gestützt, drei Zellagen als einheitlicher Abschnitt der Schlauchwandung. Die einzelnen Zellen dieser drei Schichten enthalten namentlich bei jüngeren Blättern, aber auch bei älteren, welche keine Insekten gefangen halten, einen rötlichen Farbstoff, analog den Sekretionsscheiben der Drüsen der Droseraceen. Daß dieser Farbstoff hier in diesen Zellen mit der Anlockung der Insekten nichts zu tun haben kann, liegt auf der Hand. Untersucht man Blätter, welche mit frischen Insektenleichen gefüllt sind, so findet man in den besprochenen Zellen jene typische Ballung und Trübung des Inhaltes, wie sie z. B. in den Absorptionsdrüsen von *Drosophyllum* oder bei den Tentakeldrüsen von *Drosera rotundifolia* etc. vorkommen und eben auch hier wie dort von der Aufnahme organischer Substanzen herrühren. Diese Tatsache wird noch mehr erhärtet, wenn man die innerste Schicht der Schlauchwand genau untersucht. Bei schwacher Vergrößerung scheint es, als handle es sich hier um eine Schicht

kleiner Epidermiszellen. Bei Betrachtung mit Immersion aber läßt sich die Struktur dieser Schicht auch in ihren Details genau erkennen. Die Volumen der ziemlich großen Epidermiszellen sind durch kräftig entwickelte Zellulosenleisten in kleinere Abschnitte zerlegt (Taf. IX Fig. 21, 22). Da bei ausgewachsenen Blättern diese Membranleisten sich von der äußeren bis zur inneren Wand erstrecken, wenn auch nicht als vollständige, undurchbrochene Wände, sondern mehr als Leistennetz mit allerdings nur kleinen, membranlosen Partien, so ist nicht mehr genug Platz vorhanden für den großen Kern, der diesen Zellen im Jugendzustand eigen war. Dieser wird genötigt sich in Partialkerne so zu teilen, daß jede Nische einen solchen Teilkern erhält. Es hat sich hier in erhöhtem Maße jenes Verhalten ausgebildet, das bei älteren sitzenden Drüsen von *Drosophyllum* als Ausnahmeerscheinung zutage getreten ist. Es zeigt sich also hier die eigentümliche Erscheinung, daß eine Epidermiszelle, welche in einzelne Nischen zerlegt wird, mehrere Zellkerne enthält.

Allerdings kann man hier nicht von Epidermiszellen sprechen; es handelt sich eben um typische Drüsenzellen.

Während in diesen sekundären, unregelmäßigen und unvollkommenen Membranen (Zellmembranleisten) keine Tüpfel vorhanden sind, lassen sich solche in den primären Membranen dieser Zellen nachweisen. Auch stehen die Zellen dieser äußersten Schicht durch Tüpfel mit denjenigen der zweiten und diese ebenso mit den Zellen der dritten Schicht in Verbindung. Ein weiteres Charakteristikum dieser drei Schichten ist ferner die allen Zellen eigene starke Membranverdickung. Die Membranleisten der Absorptionsschicht bezwecken neben einer Vergrößerung der Oberfläche des Plasmaschlauches eine Zellenverstärkung durch Versperrung, indem sie gleichsam die Aufgabe von Strebepfeilern übernehmen. Die Nischen der Zellen dieser Schicht enthalten reichliches, grobkörniges Plasma, analog den Sekretionszellen von *Drosophyllum* etc. Eine weitere Analogie dieser Partie mit den Drüsen von *Drosophyllum* etc. ergibt sich durch den Nachweis, daß die Absorptionszone ebenfalls mit einer von feinen Poren durchsetzten Cutinschicht überzogen ist, unter welcher die ziemlich mächtige Zellulosenmembran liegt. In der zweiten Zellschicht dieses Abschnittes, welche, wie überdies auch die dritte, keine Membranleisten aufweist, finden sich nicht selten eine ganze Anzahl dunkler Knollen, wie sie z. B. in der zweiten Drüsen-schicht der Tentakeln von *Drosera rot.* sehr oft nach der Absorption organischer Substanzen vorkommen.

Bringt man in ein junges Blatt eine so große Anzahl Fliegen, daß sich die unterste Blattpartie damit anfüllt und diese Insekten derart zusammengedrängt werden, daß eine innige Berührung mit der Wandung des Schlauchendes eintritt, so kann man nach Verfluß von 2—3 Stunden wahrnehmen, daß eine geringe Menge schleimigen Sekretes ausgeschieden wurde, sowie daß in der Folgezeit die der Wandung anliegenden Insektenkörper aufgelöst und absorbiert werden, was sich übrigens schon aus der oben erwähnten Veränderung des Zellinhaltes ergibt. Jedes weitere in das Blatt gelangende Insekt schiebt die schon vorhandenen Insekten bzw. deren Überreste aufs neue zusammen und bringt dadurch fortwährend organische Substanzen in direkten, kontinuierlichen Kontakt mit der Wandung und dem ausgeschiedenen Sekret; der durch die zusammengedrängten Insektenleichen entstandene Pfropf erweist sich darum bei der Untersuchung stark angefeuchtet und mit Sekretflüssigkeit durchtränkt. Wenn die Schläuche nur in der Absorptionszone Insekten einschließen, so nimmt man absolut keinen Fäulnisgeruch wahr; enthält dagegen, wegen Überfüllung des Schlauchendes, auch die Reusenzone solche in größerer Zahl, so entströmt dieser Gegend ein sehr deutlicher Verwesungsgeruch. Diese Erscheinung tritt vorwiegend bei älteren Blättern zutage und bedeutet hier ein Nachlassen ihrer Funktionen und damit die Einleitung zum Absterben.

Die Schläuche enthalten im normalen Zustande keine Flüssigkeit, daher ist der Schutz gegen eindringendes Wasser erklärlich, welcher bei *Sarracenia flava* durch einen Deckel, bei *Darlingtonia californica* durch den vollständig über die Öffnung weggebogenen oberen Blattabschnitt und bei den liegenden Blättern von *Sarracenia purpurea* dadurch bewerkstelligt wird, daß die Absorptionszone höher liegt als der mittlere Teil des Schlauches, in welchem sich Regenwasser ansammelt.

Bringt man nun eine ganz geringe Menge von Wasser in einen Schlauch, so daß es nicht über die Absorptionszone hinausragt, so wird es innerhalb von 2—3 Tagen absorbiert. Ist das Wasserquantum aber größer, so findet zwar auch dann durch Absorption ein geringes Sinken desselben statt, das aber bald aufhört. Werden nun in so behandelte Blätter Insektenleichen gebracht, so entwickelt sich innerhalb 4—6 Tagen ein Fäulnisgeruch. Aus diesen Versuchen und Beobachtungen geht gewiß klar hervor, daß der Schutz gegen Regen für diese Pflanze von Wichtigkeit ist, weil in die Schläuche gelangendes Wasser die geringen Mengen des ausgeschiedenen Sekretes derart

verdünnt, daß die verdauende Funktion der Absorptionszone ungünstig beeinflusst, ja ganz aufgehoben wird.

Bringt man in einen jüngeren Schlauch einige Tropfen Fleischsaft, so kann ferner beobachtet werden, daß diese, auch wenn der Blatteingang durch einen, die Verdunstung hindernden Baumwollpfropf verschlossen wird, verschwinden, also absorbiert werden; füllt man aber das Blatt bis zur Hälfte, also weit über die Absorptionszone hinauf mit Fleischsaft, so zeigt sich auch hier nach ca. 10 Tagen ein Fäulnisgeruch. Daraus geht wohl hervor, daß das Absorptionsvermögen der Pflanze ein beschränktes ist.

Die Entwicklungsgeschichte (Taf. IX Fig. 17—22) dieser Sekretions-, bzw. Absorptionsschicht gibt noch weitere interessante Aufklärungen über Wesen und Zweck derselben. Bei jungen Blättern findet man in der besprochenen Zone gleichgestaltete, geradlinig begrenzte, polyedrische, mit großen Zellkernen versehene Zellen. Ihre Radialwände nehmen nun eine wellige Form an und dann findet durch centripetale lokale Verdickung der Membran die Anlage von Membranleisten statt, welche aber nicht nur von der peripheren Wand dieser Zellen, sondern auch von der gegenüberliegenden ausgelegt werden, wobei die der äußeren Wand entspringenden Membranleisten mit den meist kürzeren der Innenwand stellenweise zusammen treffen. Oft bilden sich aber auch einzelne Leisten, welche von der Außenwand bis zur Innenwand vordringen, um stellenweise mit dieser zu verschmelzen.

Die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, sowie die physiologischen Versuche ergeben das Resultat, daß wir *Sarracenia flava* mit Recht zu den Insekten verdauenden Pflanzen zählen dürfen und der Insektenfang für sie durchaus kein bloß nutzloses Spiel bedeutet, sondern für ihre Ernährung notwendig und nützlich ist; und darum ist sie durch einen bestimmten, wenn auch kleinen Blattabschnitt befähigt, animalische Substanzen aufzunehmen. Diese Nahrungsaufnahme ist aber bei unserer Pflanze eine weit gleichmäßiger und kontinuierlicher als bei den übrigen Vertretern der fleischfressenden Pflanzen. *Sarracenia flava* ist als Insektivor mit verdauendem Enzym zu betrachten. Die jetzt noch geltende gegenteilige Ansicht erklärt sich aus einer mangelhaften Kenntnis des untern Schlauchabschnittes, ferner aus einer flüchtigen Beobachtung dieser Pflanze in der freien Natur und aus zu wenig sorgfältig angestellten Versuchen.

## Nepenthes Rafflesiana Jack.

(Taf. X und IX.)

Die an dieser Pflanze vorgenommenen Untersuchungen beschränkten sich in der Hauptsache auf die Drüsenzzone, bzw. auf die Drüsen des hier in Frage kommenden Kannenabschnittes, daneben wurden dann allerdings noch, der Vollständigkeit halber, die Nektar absondernden Drüsen des Deckels untersucht, sowie deren Entwicklungsgeschichte festgestellt.

Der Ausdruck *Drüsenzzone* für die untere Hälfte der Kanne ist sehr gerechtfertigt; denn hier finden sich breite, kuchenförmige, eigenartig überdachte Drüsen in so dichter Menge, als es sich nur denken läßt. (Taf. X Fig. 19.) Die Drüsen liegen in nach unten offenen Nischen und werden zur Hälfte, ja oft bis zu zwei Drittel von einem epidermalen, vordachförmigen Gebilde überdacht. Diese eigentümliche Lage der verhältnismäßig großen Drüsen hat ganz sicher einen bestimmten Zweck, worin dieser aber besteht, darüber lassen sich vorläufig nur Vermutungen anstellen. Dafs es z. B. dem Insektenfuß unmöglich gemacht wird, an der Drüse einen Stützpunkt zu finden (Haberland 1889 pag. 109) ist allerdings klar, sowie auch die Annahme, dafs beim Austrocknen des flüssigen Inhaltes des Bechers kleine Wassermengen hier kapillar festgehalten werden.

Wenn Insekten, welche in die Kannenflüssigkeit gelangt sind, sich zu retten suchen, indem sie an der Wand hinaufklettern, gelangen sie immer unter die Drüsenüberdachung und zudem in Berührung mit den Drüsen selbst, wo sie kleben bleiben. Diese nassen Tiere veranlassen nun die Drüsen zur Ausscheidung einer geringen Menge klebrigen Schleimes, welcher dickflüssiger ist, als die in der Kanne sich vorfindende, ebenfalls von ihnen ausgeschiedene Flüssigkeit, die sich übrigens schon bei noch geschlossenen, jungen Blättern dort vorfindet. Dieses ausgeschiedene Drüsensekret löst nun den verwendbaren Teil des Tierkörpers auf und der unaufgelöste Rest fällt von der Drüse ab, wenn diese durch Absorption an der Oberfläche trocken wird. Meistens aber werden die Überreste durch die in der Kanne befindliche Flüssigkeit herabgespült.

Die Ausspülung kann auf verschiedene Weise stattfinden, entweder durch das Steigen der Flüssigkeit oder durch schaukelnde Bewegung derselben, welche durch mechanische Bewegung der Kannen, bzw. der Kannenblätter hervorgerufen wird. Das frische Material der nicht aufgelösten Tierkörper findet sich immer an der Oberfläche der Flüssigkeit, während alte, zum gröfsern Teil chitinige Überreste als

Bodensatz zu finden sind. Diese Tatsache läßt die Vermutung aussprechen, daß besonders die im Bereiche des Flüssigkeitsniveaus liegenden Drüsen absorbierende Funktionen ausführen; denn sie sind es hauptsächlich, die in Berührung mit animalischen Substanzen kommen, sei es, daß lebende Insekten sich an die Wandung retten wollen, oder sei es, daß tote Insekten, welche von der Flüssigkeit noch nicht zersetzt sind, ihnen angeschmiegt, vielleicht durch Kapillarkwirkung unter die Drüsenbedachung gezogen werden. Indem der Stand des Flüssigkeitsniveaus ein verschiedener ist, gelangen beim Abnehmen der Flüssigkeitsmenge immer andere Drüsenreihen in den Bereich des Niveaus, bzw. des frischen Insektenmaterials, was ebenfalls der Fall ist, wenn ein successives Steigen des Flüssigkeitsspiegels eintritt, wodurch dann die unteren Drüsen wieder abgespült, d. h. der chitinigen Überreste entledigt werden. Obige Annahme findet Unterstützung durch die Beobachtung, daß hauptsächlich in den Zellen jener Drüsen, welche im Bereiche des Flüssigkeitsniveaus mit Insekten in Berührung kommen, Aggregationserscheinungen infolge Absorption organischer Substanzen eintreten, während die Drüsen, welche nur von Flüssigkeit umspült oder ganz über dem Niveau derselben liegen, meistens ungetrübten Zellinhalt zeigen. Dies läßt sich leicht konstatieren, wenn man in sich soeben öffnende Kannen eine Menge Mücken bringt, welche auf der Oberfläche der Flüssigkeit schwimmen und am Rande mit den Drüsen in Berührung kommen. Leert man die Kannen, trocknet eine Partie der Drüsenwandung, legt alsdann einige Mücken auf die getrocknete Stelle, so kann man wahrnehmen, daß erst nach Verfluß von 4—6 Stunden eine geringe Sekretion eintritt. Diese genügt aber nicht, um den Körper des Insektes aufzulösen; derselbe trocknet darum ein. Bringt man aber ein mit Kanneninhalte benetztes Insekt auf die trocken gemachten Drüsen, so tritt sehr bald eine Sekretion ein, welcher dann eine Absorption folgt, so daß nach 5—8 Stunden bloß noch Chitinreste vorhanden sind. Das zum Benetzen verwendete Sekret darf aber nicht etwa durch Wasser, das beim Begießen der Pflanze gelegentlich in die Kannen kommt, verdünnt sein; man entnimmt die Verdauungsflüssigkeit darum am besten einer Kanne, welche durch einen Baumwollpfropf gegen eindringendes Wasser geschützt worden war. Die in den Gewächshäusern gehaltenen Pflanzen zeigen insofern ein anormales Verhalten, als sie gewöhnlich in ihren Kannen nur eine geringe Menge Drüsensekret enthalten und darum der größte Teil der Drüsenzone unbenetzt bleibt.

Bringt man diese meine Beobachtungen mit den von Goebel 1889 zusammengestellten, und von mir durch Kontrollversuche nachgeprüften Erscheinungen in Zusammenhang, so ergeben sich für die Nepentheskanne verschiedenartige Absorptionen:

1. Normale Kannen, in welchen sich Insekten befinden, enthalten eine schwach saure Flüssigkeit. (Ameisensäure, Goebel 1889.) Diese Flüssigkeit wirkt als chemischer Reiz auf die Drüsen, wenn mit ihr benetzte Insekten mit denselben in Berührung kommen.

2. Sie leitet die Verdauung ein, so dass von ihr durchtränkte Insektenleiber, wenn sie von der Kannenwandung unter den Drüsendächern auf die Drüsen gelangen, rascher aufgelöst und absorbiert werden können.

3. Die in die Kannenflüssigkeit gelangenden Insekten können von dieser vollständig aufgelöst werden mit Ausnahme der Chitinpanzer, welche sich als Bodensatz vorfinden. Ob die aufgelösten organischen Substanzen durch die Drüsen der Flüssigkeit entzogen, oder ob die Lösung immer als solche absorbiert wird, ist noch zu untersuchen.

Die Frage nach den die Ausscheidung von Flüssigkeit bedingenden äusseren Faktoren bleibt vorläufig noch eine offene. Sicher ist blofs die Tatsache, dass nicht etwa die Epidermiszellen, sondern die Drüsen die Flüssigkeit ausscheiden. Dass man es aber wirklich mit ausgesprochenen typischen Sekretions- bzw. Absorptionsdrüsen zu tun hat, ergibt sich als unumstößliche Tatsache aus deren anatomischen Bau. Sie stimmen nämlich im Prinzip mit den sitzenden Drüsen von *Drosophyllum* überein. Die im allgemeinen sehr flache, meistens ovale, kuchenförmige Drüse besteht aus einer zwei- bis dreischichtigen Sekretions- bzw. Absorptionsscheibe, unter welcher eine Lage von Zellen folgt, deren Aufsen- und Radialwände allerdings nur schwach cutinisiert sind. Diese bildet die Zwischenschicht zwischen der Sekretionsscheibe und den unter ihr liegenden Tracheidenzellen, welche durch Tracheidenstränge mit den Gefäfsbündeln direkt zusammenhängen (Taf. X Fig. 20 und 21). Die epidermale Schicht der Drüse ist mit einer siebartigen Cuticula überzogen, deren Poren bedeutend gröfser und darum leichter wahrnehmbar sind, als z. B. diejenigen der sitzenden Drüsen von *Drosophyllum*. Die äufserste Zellage der Drüse zeichnet sich durch grofse, tiefe Zellen aus, welche meistens bedeutend gröfser sind als die der zweiten Schicht, was besonders bei jenen nicht seltenen Formen zutrifft, wo sich die zweite Schicht oder doch einzelne ihrer Zellen sekundär durch hori-

zontale Membranen nochmals teilen, wodurch dann dreischichtige Sekretionsscheiben entstehen. Die äußerste Schicht zeichnet sich ferner dadurch aus, daß sich in ihr auch Membranleisten vorfinden (Taf. X Fig. 22 und 23), die aber lange nicht so stark entwickelt sind wie die von *Drosophyllum*. Daraus ist erklärlich, daß der den Zellen eigene große Zellkern leicht zu beobachten ist, indem er nicht etwa wegen Platzmangel zur Teilung veranlaßt wird.

Die Entwicklungsgeschichte der Drüsen (Taf. X Fig. 1—11) von *Nepenthes* zeigt darin eine Übereinstimmung mit der der sitzenden Drüsen von *Drosophyllum*, als es sich auch hier um Emergenzen handelt, indem subepidermale Zellen an deren Bildung teilnehmen; die zweite Sekretions- sowie die Zwischenschicht entspringen nämlich denselben.

Ein Querschnitt durch eine ganz junge Kanne, deren äußere Epidermis mit einem dichten Balg der wunderlichsten Trichome besetzt ist (Taf. X Fig. 12—14), zeigt als innere Epidermis eine aus gleich großen, polyedrischen Zellen bestehende, undifferenzierte protodermale Schicht. Die einzelnen Zellen zeichnen sich durch große Zellkerne aus. Die unter ihnen gelegenen grundmeristematischen Zellen sind bedeutend größer und in lückenlose, gleichmäßige Reihen geordnet. Auf der ursprünglich glatten, ebenen inneren Epidermis beginnen sich nun kleine Hügelchen zu bilden und zwar verursacht durch die Vergrößerung einzelner kleiner Zellgruppen der äußersten Grundmeristemlage. Die Erhöhungen sind die primären Anlagen der Überdachungen, die Zellgruppen der Vertiefungen stellen dagegen die Drüsenanlagen dar (Taf. X Fig. 3). Nun tritt eine Volumenzunahme der epidermalen Zellen der Grübchen, d. h. der Anlage für die Drüsen ein, indem sich diese zugleich papillenartig auswärts wölben. Die so in den Vertiefungen entstehenden Hügelchen bestehen aus 3—7 Zellen, wobei bei mehr als drei Zellen eine derselben als Scheitel in die Mitte sich lagern kann und dann von den übrigen umgeben wird (Fig. 5 a—f). Nach diesem Vorgange vergrößern sich ganz bestimmte Reihen dieser bereits erwähnten subepidermalen Zellen, so daß ein nach unten offener Ringwulst entsteht, welcher die primäre Drüse einschließt.

Die Entwicklung dieses Wulstes hält immer genau Schritt mit der der Drüse, namentlich in seiner mittleren Ausdehnung, wodurch die Überdachung der Drüse herangebildet wird. Die Art und Weise, wie diese Bildung vonstatten geht, habe ich in einer Serie von Skizzen, die sich auf die mediane Partie des Wulstes beziehen, erläutert (Taf. IX Fig. 1—15).

Die Zellen des mittleren Abschnittes des Wulstgrates strecken sich zunächst und teilen sich dann durch eine Membran. Die vorderen Tochterzellen tun dasselbe ein oder mehrere Male durch zur ersten parallele Membranen. Nun können sich die den primären Gratzellen vorgelagerten Zellen längsteilen, worauf dann die Zellen, welche die Gratzellen umgeben, sich derart vergrößern, daß die letztern dadurch zu Zentralzellen des Wulstes werden. Die Entwicklung der genannten Gebilde kann sich aber auch so vollziehen, daß die primären Gratzellen sich durch eine Längswand in zwei Räume zerlegen und die ihnen vorgelagerten Zellen ebenfalls Längsteilung vornehmen (Taf. IX Fig. 11—14). Wenn die Überdachung fertig erstellt ist, findet eine starke Verdickung der Membranen aller Zellen dieses Gebildes statt, besonders aber in den Kanten und der einschichtigen Partie dieses Drüsendaches.

Während seiner Entwicklung findet jedoch auch die der Drüsen selbst statt. Durch subepidermale Zellen, welche infolge Zellwucherung die primären Drüsen emporwölben, entsteht ein Gebilde, das anfänglich, meistens aber dauernd aus einer Sekretionsscheibe, die sich aus einer epidermalen und einer subepidermalen Schicht zusammensetzt, und einer Grenz- oder Zwischenschicht besteht. Diese wird unten durch eine Gruppe von Tracheidenzellen begrenzt, welche bereits schon vorhanden sind, wenn sich die Kannen öffnen, um in Funktion zu treten. Die Bildung einer eventuell dritten Schicht der Sekretionsscheibe vollzieht sich durch Teilung einzelner oder aller Zellen der zweiten, d. h. der subepidermalen Schicht.

Die Membranleisten, welche schon in den Drüsen der noch geschlossenen Kannen in ihren Anfängen angelegt werden, verstärken und vergrößern sich nach Eröffnung der Kanne. Vergleicht man die Drüsen im Kanneninnern miteinander, so macht man die Entdeckung, daß namentlich bei jungen Kannen die größten und am besten ausgebildeten Drüsen gegen den Fuß hin zu treffen sind, die kleinern und weniger vollkommenen aber mehr nach oben hin. Bei alten Kannen ist jedoch die Differenzierung der Drüsen viel geringer als bei jungen.

Die Honigdrüsen des Deckels (Taf. X Fig. 24) zeigen fast vollständig die gleiche Entwicklung wie die oben beschriebenen. Der einzige Unterschied besteht namentlich beim Deckel in einer sich etwas anders vollziehenden Entwicklung des die Drüsen überdachenden Gebildes. Die Nektardrüsen der Unterseite des Deckels liegen nämlich in einem conceptaculumähnlichen Grübchen, welches durch

eine kleine Öffnung mit der Außenwelt kommuniziert und durch welche die mittlere Partie der Drüse sichtbar ist. Der von der Drüse ausgeschiedene Nektartropfen kann so nicht abfallen, wohl aber von den Insekten genascht werden. Auch diese Drüsen besitzen in ihrer Basis mehrere Drüsenzellen.

### **Aldrovandia vesiculosa Monti.<sup>1)</sup>**

(Taf. XI, XII, XIII.)

Durch sorgfältige Untersuchungen an lebendem und totem Material, besonders aber an Querschnittserien von in Paraffin eingebetteten Objekten, war es mir möglich, die in den bereits vorhandenen Arbeiten niedergelegten Resultate teils durch neue Momente zu stützen und zu bestätigen, teils zu erweitern und zu vervollständigen. Ich richtete mein Augenmerk hauptsächlich auf die Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Drüsen und auf die Träger derselben.

An dem fast drehrunden Stamme (Taf. XI Fig. 3) sitzen 8—9-zählige Quirle von Blättern (Taf. XIII Fig. 42, Taf. XXI Fig. 5). Diese sind an ihrer Basis rings um den Stengel herum verwachsen. Jedes Blatt zerfällt in einen Stiel und eine zweiteilige Blattscheibe. An der Übergangsstelle vom Stiel zum Blatt finden sich 5—6 Borsten (Taf. XI Fig. 1, Taf. XII Fig. 1).

Der Stiel ist keilförmig und platt; er besteht aus einer einschichtigen oberen und einer einschichtigen unteren Wand, welche durch Parenchymlamellen versperrt werden (Taf. XI Fig. 4). Diese letzteren sind auch in ihren mittleren Abschnitten nur eine Zelle mächtig, an den Verwachsungsstellen mit den Stielwandungen sind sie jedoch verstärkt. Auch die Ränder des Blattstieles zeigen meistens die gleiche Erscheinung. Die Parenchymlamellen schliessen große Hohlräume ein, welche mit Luft erfüllt sind, wodurch das spezifische Gewicht geringer wird und die Pflanze infolgedessen im Wasser schwimmt. Sticht man mit einer feinen Nadel alle diese Hohlräume auf, so daß sie sich mit Wasser füllen, so sinken die so mißhandelten Blattquirle zu Boden. Das zeigt deutlich, daß die Struktur der Blattstiele mit dem Schwimmen zusammenhängt, nicht die bei geschlossenen Blattscheiben in denselben vorhandenen Luftblasen. Die Parenchymlamellen sind auf der Ober- und Unterseite des Stieles als ein Maschenwerk erkennbar; die verdickten Basen derselben schimmern nämlich durch die einschichtige Wandung des Stieles (Taf. XI Fig. 1f).

1) Dieses Untersuchungsmaterial wurde mir von Herrn Dr. Hegi, Kustos am botanischen Garten in München, zur Verfügung gestellt.

Ein dunkler, durchschimmernder Streifen bildet ferner die Mittellinie des Stieles. Aus dem Querschnitt geht hervor, daß dieser Strang nichts anderes als das aus dem Stamm abzweigende Leitzellenbündel ist, welches mitten durch den Blattstiel nach der Gelenkstelle der Blattscheibe zieht. Es ist eingeschlossen durch eine Scheide von Parenchymzellen, welche letztere, da das Ganze gut geschützt und versperrt ist, wiederum im Zusammenhang mit zwei Parenchymlamellen steht. Meistens findet sich über und unter dem Leitzellenbündel noch ein in bestimmten Abschnitten wieder unterbrochener kleiner Hohlraum, der ebenfalls mit Luft gefüllt ist. Dieses Leitzellenbündel besitzt nur an der Basis des Blattstieles, soweit als die Verwachsung mit den Nebenblättern reicht, 1—3 centrale Ringgefäße; im weiteren Verlaufe sind solche nicht mehr vorhanden, wie Caspary ganz richtig nachgewiesen. Die Hohlräume des Blattstieles setzen sich als lange, schmale Räume in die Borsten hinein fort, was äußerlich leicht wahrnehmbar ist. Die einzelnen Zellen des Blattstieles sind 4—7mal so lang als breit und annähernd gleich tief wie breit. Alle Zellen des Blattstieles, die Leitzellen ausgenommen, besitzen Chlorophyllkörner. Diese sind besonders häufig in den Wandungen, weniger zahlreich jedoch in den Zellen der Parenchymleisten und der Parenchym-scheide des Leitbündels. Die Außenseite des Blattstieles trägt eine beträchtliche Anzahl von zweiarmigen „Drüsen“, welche aber nur bei jungen Pflanzen vollständig erhalten, bei älteren Blättern hingegen meistens bis auf wenige Exemplare abgebrochen und nur noch durch deren zweizellige Spuren erkennbar sind. Die Zahl dieser Drüsen bzw. ihrer Überreste beträgt per Blattstiel 700—900. Die große Hinfälligkeit dieser Gebilde ist offenbar ein Beweis dafür, daß sie für das ausgewachsene Blatt keinen Wert mehr besitzen. Ihre Häufigkeit hingegen deutet darauf hin, daß die Epidermis des gesamten Blattes auf ihrer ganzen Ausdehnung jene Organe anlegt, welche im vorderen Abschnitte des Blattes, d. h. in der Blattscheibe, einen ganz bestimmten Zweck haben und diesem entsprechend noch weiter modifiziert werden. Der Blattstiel ist eben ein Teilstück des ganzen Blattes. Ein und dasselbe Organ, in diesem Falle das Blatt, scheint im Jugendzustand auf seiner ganzen Ausdehnung diejenigen Gebilde zu entwickeln, welche es für sein späteres Leben bedarf und zwar auch dann, wenn durch nachträgliche Modifikation des ganzen Organs nur ein bestimmter Teil desselben dem im embryonalen Zustand angestrebten bestimmten Zweck zu dienen hat, worauf dann eben ein Stillstand in der Entwicklung der hier in

Frage stehenden Gebilde oder ein Rückbilden und Wegfall als Folge von sich nachträglich einstellender Nutzlosigkeit eintritt.

Die Borsten (Taf. XI Fig. 1, 5—11; Taf. 21 Fig. 5 und 6), in der 5- oder 6-Zahl vorhanden, entspringen am breiten Ende des Blattstieles und bilden seine direkte Fortsetzung, indem sich die Hohlräume und Parenchymlamellen des Blattstieles in dasselbe hinein fortsetzen. Sie sind mindestens so lang wie der Blattstiel, dem sie entspringen, und im ausgewachsenen Zustand immer beinahe doppelt so lang wie die Blattscheibe. Sie enden fast ohne Ausnahme in drei spitz ausgezogene, starre, wasserhell durchsichtige Stacheln, welche eine verstärkte massive, ziemlich scharfe Spitze besitzen. Die Fufsstücke dieser drei Spitzenzellen sind ineinander verkeilt und miteinander verwachsen (Taf. XI Fig. 5 *ez*), was dem Zwecke erhöhter Widerstandsfähigkeit gegen Anprall dienlich ist. Der unmittelbar hinter den Spitzenzellen gelegene Abschnitt ist auf die Ausdehnung von 1—3 Zellen massiv (Fig. 6), während sich weiter unten, im Innern der Borsten, ebenfalls Hohlräume vorfinden. Die Wandung der Borsten besteht aus sehr langen Zellen und ist meistens dadurch verstärkt, dafs sich die Fufsstücke der versperrenden Parenchymlamellen durch Zellteilung verbreiten, wodurch sie Form von T-Balken erhalten und somit die Wandung der Borsten an vielen Stellen zweischichtig wird, was als unbedingte Notwendigkeit erscheint, wenn man die Längenausdehnung dieser Gebilde mit der Querschnittfläche vergleicht und zudem die Funktion derselben in Betracht zieht. Zahlreiche Epidermiszellen ragen einzeln mit ihren vordern Enden aus dem Niveau der Epidermis hervor und sind in spitze Stacheln ausgezogen. Diese so umgeformten Epidermiszellen — Stachelzellen — enthalten, soweit sie im Niveau der Epidermis verlaufen, Chlorophyllkörner wie die andern Epidermiszellen; dagegen fehlen diese in den, Sägezähnen ähnlichen, abstehenden vorderen Enden, welche letztere ebenfalls hell durchscheinend sind wie die drei Endzellen. Gegen die Basis der Borsten hin werden diese Stachelzellen immer undeutlicher und verschwinden schliesslich ganz. Diese Borstenstacheln erhöhen den Zweck der Borsten, als Schutzeinrichtung für die zarte Blattscheibe.

Der interessanteste Teil des Blattes ist die aus zwei Teilen bestehende Blattscheibe. (Taf. XI und XII.) Jede Spreitenhälfte hat die Form eines Kreissegmentes, welches ca. zwei Drittel der Kreisfläche beträgt. Die begrenzende Sehne ist das Gelenk, welches die beiden gegeneinander beweglichen Scheibenhälften verbindet. Jede

der beiden Blatthälften besteht wiederum aus einem kreissegmentförmigen Innenstück und einem breiten, sichelförmigen, an den Bogen des Innenstückes ansetzenden Saum. Dieser Teil der Blattscheibe ist an der Peripherie einwärts umgebogen, so daß ein Randsaum entsteht, welcher gegen das Gelenk hin sich verschmälert und unmittelbar bei demselben ganz verschwindet. Dieser trägt an seinem Rande in der ganzen Ausdehnung 60—80 einzellige Stacheln (Taf. XII Fig. 9). Gewöhnlich wechselt je ein größerer mit einem kleineren ab. Immerhin kommen auch einzelne Exemplare vor, bei denen alle Stacheln annähernd gleich lang sind. Bei ausgewachsenen und etwas älteren Blättern sind diese Stacheln hell durchsichtig und besitzen nur wenig Plasma und einen kleinen, kaum wahrnehmbaren Kern; weitaus der größte Teil des Volumens ist mit wasserhellem, klarem Zellsaft gefüllt. Der Randsaum zeigt weder auf der Innen- noch auf der Außenseite Epidermisgebilde. Was für einen Vorteil dies bietet, wird bei der Besprechung der Schließbewegung erörtert werden. Die einzelnen Zellen sind aber ganz eigentümlich ineinander gefügt, so daß sie auf der einen Seite mit einer größeren Fläche sichtbar sind als auf der andern. Wenn wir z. B. die Außenseite des Randsaumes untersuchen, so finden wir scheinbar kleine und große Zellen. Die kleinen in Taf. XII Fig. 9 dunkel gehaltenen Zellen sind eben auf der andern Seite mit großer Fläche zu finden, und die großen zeigen sich umgekehrt auf der Innenseite als kleine Zellen; die einzelnen Zellen sind also durchgehend (Taf. XIII Fig. 43). Die trennenden Membranen sind wellig, so daß die Zellen wie Zahnräder ineinander greifen, auch verlaufen sie schwach gewellt und schief von einer Seite zur andern. Durch diese eigenartige Zellverbindung wird, wie leicht ersichtlich, eine verhältnismäßig große Festigkeit erzielt, ohne daß das Organ deshalb massiger wird. An der Umbiegungsstelle des Randsaumes ist die, für diese Stelle notwendige vermehrte Festigkeit dadurch erreicht, daß durch die sehr starke wellenförmige Biegung der Zellwände ein Ineinandergreifen stattfindet, ähnlich der von den Holzarbeitern häufig für solide Verbindung angewendeten schwalbenschwanzförmigen Überblattung; ein Lösen der Zellverbindung ist daher nur durch Zerreißen der Zellen möglich. Ein weiterer Vorzug dieses Gefüges ist die durch dessen Eigenart erzielte erhöhte Elastizität, welche an dieser Stelle von Vorteil ist. Der Randsaum ist an seinem Rande so gespannt, daß er, ohne zu zerreißen, nicht nach außen umgestülpt werden kann.

Wenn wir diese soeben besprochene Partie der Blattscheibe als Randzone bezeichnen, so schließt sich an dieselbe die Zone der vierarmigen Drüsen. Dieser entspricht auf der Außenseite die äußere Zone der zweiarmigen Drüsen (Taf. XII Fig. 2). Sie umfaßt  $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$  des äußeren Abschnittes der Spreitenhälfte und verläuft sichelförmig gegen das Gelenk hin. Dieser Abschnitt besteht ebenfalls aus einer Zellschicht mit ähnlicher Beschaffenheit wie der Randsaum. Weiter gelenkwärts folgt nun eine dritte Zone, welche ich kurzweg „Drüsenlose Zone“ benenne, obschon ausnahmsweise, und zwar auf der Außenseite, noch einzelne wenige Drüsen vorkommen. Den innern Rand der Innenseite nenne ich „Verschlußgrenze“ (Taf. XII Fig. 1 *vg*, Fig. 13 *vg*), welcher Ausdruck bei der Besprechung der Funktion der Blattscheibe seine Erklärung finden wird. Die äußere Partie dieser Zone, als die direkte Fortsetzung der II. Zone, besteht noch aus einer weiteren Zellschicht, welche letztere jedoch gelenkwärts in zwei Schichten übergeht (Taf. XIII Fig. 41 *Mz*). Die Zellen dieses Abschnittes sind von länglicher Form und ihre Längsachsen verlaufen radial. Bei der untern Spreitenhälfte wird von der Verschlußgrenze an die konkave Wölbung plötzlich durch einen kleinen Absatz etwas größer, während der oberen Hälfte dieser Wölbungsbruch fehlt, wenn die Blatthälften geöffnet sind. Im geschlossenen Zustand verhält sich die Sache allerdings ganz anders, indem dann der äußere Abschnitt innen nicht mehr konkav, sondern konvex geworden ist und sich an die konkave Innenseite des äußeren Abschnittes der untern Hälfte anschmiegt. Von der Verschlußgrenze an geht aber die konvexe Innenwölbung der oberen Spreitenhälfte plötzlich in eine stark konkave über, wodurch ein blasenförmiger Hohlraum entsteht (Taf. XII Fig. 5).

Dafs die Verschlußgrenze des oberen Blattes bei den Schließbewegungen stark in Mitleidenschaft gezogen wird, liegt auf der Hand. Dieser Tatsache ist aber dadurch Genüge geleistet, dafs die auf der Außenseite im Bereiche der Verschlußgrenze liegenden einzelnen Zellen wieder, analog der Umbiegungsstelle des Randsaumes, stärker gewellt und dadurch besser miteinander verbunden sind, zudem scheinen die Membranen etwas dünner und darum elastischer zu sein. Dieses Verhalten läfst sich bei der untern Blatthälfte nicht nachweisen, was verständlich wird, wenn man die Schließ- und Öffnungsbewegungen beobachten und verfolgen kann. Der wichtigste Abschnitt ist aber das kreissegmentförmige Innenstück, welches nach außen durch die Verschlußgrenze und innen durch das Gelenk um-

grenzt wird. Dieser Teil des Blattes trägt die runden, köpfchenförmigen Digestionsdrüsen, welche längs der Verschlussgrenze und längs des Gelenkes sehr dicht gedrängt stehen, dagegen in der Gegend der stärksten Wölbung nur spärlich vorkommen. Dieser innere Abschnitt trägt ferner eine Anzahl sensibler, mit einem Gelenk versehener Trichome, welche bei offener Blattspreite alle gestreckt gegen die Öffnung hin gerichtet sind. Er besteht aus drei Schichten.

Die innere Epidermis trägt die Digestionsdrüsen und setzt sich aus langgestreckten Zellen zusammen, welche gegen die Verschlussgrenze hin noch schwach wellige, gegen das Gelenk hin gerade verlaufende Membranen besitzen und senkrecht zu den Zellen des letzteren stehen.

Untersuchen wir die Außenseite des Innenstückes der Blattscheibenhälfte, so finden wir dort wiederum zweiarmige Drüsen, welche längs der Verschlussgrenze sehr zahlreich vorhanden sind, entsprechend der Zone der dicht gedrängten Digestionsdrüsen; es ist dies die innere Zone der zweiarmigen Drüsen (Taf. XII Fig. 2 *id*). Diese stehen aber sehr locker in den Abschnitten der stärksten Wölbung, finden sich jedoch zahlreicher auf dem Gelenk und längs desselben.

Die Zellen der äußeren Epidermis sind bis an die zwei längs des Gelenkes verlaufenden Reihen, wie auf dem äußeren Abschnitt der Blattscheibe, wellig, zeigen aber immerhin einen radiären Verlauf.

Die Mittelschicht (Taf. XII Fig. 15) besteht aus radial verlaufenden, langgestreckten, flachen Zellen und endigt an der Verschlussgrenze. Die einzelnen Zellen sind 3—6mal so lang als die sie begrenzenden und einschließenden Zellen der inneren und äußeren Epidermis dieses Blatteiles. Sie zeichnen sich ferner noch dadurch aus, daß sie sehr wenige Chlorophyllkörper enthalten und plasmaarm, jedoch reichlich mit Zellsaft gefüllt sind. Diese saftreichen Mittelschichtzellen spannen die kreissegmentförmigen Innenstücke und besonders dasjenige der oberen Spreitenhälfte stark aus, was sich leicht nachweisen läßt, wenn man bei geschlossenem Blatte tangential in die äußere Epidermis einschneidet oder -sticht und durch Verletzen der Mittelschichtzellen den Turgor in denselben aufhebt. Die vorher straff angespannte Wandung wird alsdann schlaff und fällt zusammen.

Das Zentrum des Gelenkes wird eingenommen durch das Leitzellenbündel, welches weder Gefäße noch Tracheiden, sondern nur langgestreckte Zellen aufweist. Das Leitzellenbündel endigt mit 1—3 Zellen in der Blattspitze, der Fortsetzung des Gelenkes; es ist seitlich und nach außen von einer Scheide von Zellen umgeben, welche

gleiche charakteristische Merkmale haben wie diejenigen der Mittelschicht. Auf der Innenseite hingegen stehen die Zellen des Leitbündels durch plasmareiche Zellen mit den Epidermis- bzw. mit den Basalzellen der Digestionsdrüsen der inneren Gelenkzone in Verbindung, was von Caspary (Taf. IV Fig. 22) falsch dargestellt wurde, wie überhaupt eine Anzahl seiner Abbildungen etwas zu schematisch ausgeführt sind.

Die Membranen dieser Scheidenzellen sind sehr dünn und elastisch und erleichtern dadurch die Bewegung, was bei den äußeren Epidermiszellen, welche parallel zum Leitbündel verlaufen und 7mal so lang als breit sind, ebenfalls der Fall ist. Wenn die Blattspreiten offen sind, zeigen sich diese langen Zellen konvex auswärts gewölbt, im geschlossenen Zustand aber sind sie flach. Die Zellen der inneren Epidermis sind höchstens 2mal so lang als breit und tragen eine dichtgedrängte Menge von Digestionsdrüsen.

#### Entwicklung der Blattscheibe und ihrer Epidermisgebilde. (Taf. XIII.)

Caspary hat die Entwicklung des Blattes so trefflich dargestellt, daß mir nach meiner genauen Kontrolluntersuchung nur noch übrig bleibt, mit einigen Querschnitten (Fig. 34—41) durch die sich bildenden Blattscheiben seine Untersuchung in einigen wenigen Punkten zu ergänzen und zu präzisieren, sowie dann speziell die Entwicklung der Drüsen bzw. der Trichome zu schildern, da über diese in keiner der vorhandenen Arbeiten gründliche Untersuchungen vorliegen.

Die Lamina, als Spitze des embryonalen Blattes angelegt, ist zur Zeit, da sich die äußeren zwei Borsten als kleine Erhöhungen bemerkbar machen, ein noch beinahe regelmässiger, an der Spitze abgerundeter Konus, der im Querschnitt eine Epidermis erkennen läßt, welche die primären Mittelschicht- und Leitzellen umgibt (Taf. XIII Fig. 34). Einige Zeit später findet an den beiden äußeren oberen Kanten stärkeres, von Zellteilungen begleitetes Wachstum statt, wodurch die Lamina gondelförmig wird. Indem nicht nur die Rand-, sondern auch die übrigen Zellen in fortwährender Teilung begriffen sind, schieben sich die aus zwei Zellschichten bestehenden Seiten immer mehr in die Höhe. Die Lamina ist eben, wie sich Caspary sehr treffend ausdrückt, überall Vegetationspunkt. Die beiden Ränder rollen sich dann gegeneinander, bis sie sich an einzelnen Stellen berühren, worauf ein ungleiches Wachstum eintritt. Durch die lebhaftere Zellteilung und entsprechendes Wachstum auf der Außenseite wird sodann bewirkt, daß sich die Ränder einwärts umbiegen

und so ein Randsaum entsteht. In diesem Entwicklungsstadium beginnt nun bereits die Modifikation einzelner Epidermiszellen. Zuerst beobachtet man auf der Innenseite, gegen den Grund der Wölbung, eine Anzahl papillenförmig hervorgewölbter Zellen, und bald nachher treten auch solche gegen den Randsaum hin sowie auf der Außenseite auf. Frühe schon läßt sich erkennen, zu was für Gebilden diese Zellen bestimmt sind. Es erfolgt ein sehr intensives Strecken dieser Zäpfchen, verursacht durch Wachstum und Zellteilung. Auffallend, aber nach oben angeführter Tatsache leicht erklärlich, ist der Umstand, daß alle Zellen der Seitenwände sich durch einen großen Plasmareichtum und große Zellkerne auszeichnen; es sind eben alles embryonale Zellen. Im Gegensatz zu diesen haben die Mittelschichtzellen verhältnismäßig kleine Zellkerne, sind plasmaarm und größer als die sie einschließenden Epidermiszellen. Im Gelenk ist ferner eine Gruppe plasmareicher Zellen erkennbar; es ist dies das primäre Leitzellenbündel, welches unten und zu beiden Seiten von Mittelschichtzellen umgeben ist. Die äußeren Epidermiszellen des Gelenkes haben sich ausgeweitet und etwas auswärts gewölbt, wodurch wiederum den Mittelschichtzellen Raum zu ihrer Vergrößerung geschaffen worden ist, alles das im Interesse einer leichteren Beweglichkeit der ausgewachsenen Blattscheibenhälften.

Ein interessantes Wachstum zeigt während der Entwicklung die äußere Partie der Blattspreite. Sie besteht nämlich im Anfang aus zwei Zellagen, welche sich in der Folge durch ungleiches Wachstum so auseinander schieben, daß jene bereits weiter vorn beschriebene einschichtige Zellverbindung entsteht (Fig. 43). In dieser Zeit kommt es dann auch zur definitiven Ausbildung der Randsaumstacheln, welche im Stadium des zweischichtigen Randes (Fig. 32) nur andeutungsweise vorhanden waren. Erst jetzt hat das Blatt die Funktionsreife erlangt.

Wie schon oben erwähnt, trägt das Blatt verschiedene Gebilde; Caspary spricht von fünf Arten von Haaren. Der Blattstiel, die Borsten und die Außenseite der Blattscheibe tragen Gebilde, welche aus zwei armförmigen Köpfchen-, aus 2—4 Stiel- und aus zwei Basalzellen bestehen; ich habe sie zweiarmige Drüsen genannt. Am Randsaum finden sich einzellige Stacheln mit breitem Fußstück.

Der einschichtige Teil der Blattspreitenhälfte trägt auf der Innenseite die sogenannten Kreuzdrüsen. Sie bestehen aus vier kreuzweise gestellten, armförmigen Köpfchenzellen, welche auf einem 2—4 zelligen Stiele ruhen, der seinerseits auf einer zweizelligen Basis

steht (Taf. XII Fig. 6 und 7). Seltene Formen sind die in der gleichen Zone vorkommenden Drüsen mit drei armförmigen Köpfchenzellen.

Die für unsere Untersuchung wichtigsten Gebilde sind aber diejenigen, welche sich auf der Innenseite des dreischichtigen Abschnittes vorfinden; es sind die Verdauungsdrüsen, welche von oben betrachtet rund erscheinen. Auf zwei nebeneinander liegenden Basalzellen erhebt sich der meist aus zwei ziemlich hohen Zellen bestehende Stiel, welcher oben durch Ausweitung dieser Zellen kolbenförmig anschwillt. Dieser Stiel trägt das Drüsenköpfchen, welches seinerseits aus zwei Kreisen von Zellen besteht: aus vier zentralen und acht Randzellen (Taf. XIII Fig. 23—25). Nicht gerade selten sind jedoch die Fälle, wo durch weiter erfolgte Teilung ein solches Drüsenköpfchen 5—8 Zentral- und 9—14 Randzellen aufweist. Auf der gleichen Zone der Blattspreite erheben sich spitze Haare, welche auf einer zweizelligen Basis stehen, die in der Fläche der obersten Zellschicht liegt. Diese Haare bestehen aus 4—7 Stockwerken, deren jedes gewöhnlich aus zwei Zellen zusammengesetzt ist. Das erste niedrige Stockwerk weist mitunter 3—4 Zellen auf, welche etwas dünnwandiger sind als die Zellen der andern Etagen, dagegen mit Zellsaft so prall gefüllt sind, daß die peripheren Zellwände bei nicht gereizten Haaren etwas auswärts gewölbt erscheinen. Nach dem zweizelligen zweiten Stockwerk folgt eine dritte aus zwei, mitunter aber auch aus 3—4 Zellen bestehende Abteilung, welche als Gelenk funktioniert (Fig. 30 *g*, 31 *a* und 31 *b*). Die Zellen dieser Etage sind dunkler als die anderen Trichomzellen, was daher rührt, daß dieselben plasmareicher und infolge praller Füllung mit Zellsaft etwas vorgewölbt sind. Die äußeren Membranen sind dünn und elastisch und falten sich wellenförmig, wenn das Trichom nach erfolgter Berührung abbiegt (Fig. 31 *a* und *b*, Taf. XIII). Diese Abbiegung wird jeweilen wieder aufgehoben, wenn durch Turgorwirkung das Blatt sich wieder öffnet. Wie schon gesagt, tritt das Gelenk meistens als drittes Stockwerk auf, es kann aber auch die Stelle des vierten einnehmen. Ja, ich habe einmal ein allerdings ausnahmsweise langes Haar gefunden, bei welchem sogar zwei Gelenkstellen eingeschaltet waren. Die beiden obersten Zellen sind die längsten und laufen in eine schwach gebogene, sehr wenig biegsame, dünne Spitze aus, was zur Folge hat, daß ein Stofs, welcher diese trifft, seine Wirkung auf das Gelenk durch Abbiegen desselben ausübt.

Nachdem ich nun diese Epidermisgebilde, und als solche müssen sie ihres Ursprungs wegen aufgefaßt werden, im vorigen beschrieben

habe, will ich im folgenden die Entwicklung derselben genauer verfolgen (Taf. XIII Fig. 1—30).

Die primären Drüsen- bzw. Trichomzellen sind den übrigen Epidermiszellen vollständig gleich. Durch papillenförmige Wölbung nach außen differenzieren sie sich später von der Umgebung. Der Zellkern befindet sich gewöhnlich am oberen Rande der Zelle, d. h. in der Zone des größten Wachstums; er teilt sich in der Folge in zwei Teile, worauf sich eine trennende Membran bildet, welche senkrecht zur Epidermis steht. Aus der primären Epidermiszelle haben sich so zwei Tochterzellen gebildet. Indem sich nun jede dieser beiden Zellen wiederum verdoppelt und zwar in der Weise, daß sich neuerdings in jeder, etwas schief zu der zuerst gebildeten Membran, eine Scheidewand bildet, entsteht ein vierzelliges Gebilde. Die untern Einzelzellen sind die primären Basalzellen, die oberen hingegen die Köpfchenzellen. Nun tritt aber eine weitere Modifikation ein, die zwei verschiedene Wege einschlagen kann. Die primären Basalzellen strecken sich zunächst und teilen sich dann in zwei Hälften, und zwar durch eine zur zweiten parallele Membran; häufiger aber strecken und teilen sich die primären Köpfchenzellen, wodurch ebenfalls ein Organ entsteht, das sich aus zwei Basal-, zwei Stiel- und zwei Köpfchenzellen zusammensetzt. Bis dahin zeigt sich nun eine vollständige Übereinstimmung zwischen den zwei-, drei- und vierarmigen Gebilden sowie mit den Trichomen und Digestionsdrüsen. Nun tritt aber eine Differenzierung ein, je nach der Bestimmung des oben erwähnten primären Gebildes. Durch fortgesetztes Strecken und Teilen (Fig. 28 und 29) bildet sich das sensible Trichom, bei welchem anfänglich alle Stockwerke annähernd gleich hoch und die einzelnen Zellen nur wenig länger als breit sind. Später strecken und versteifen sich diese Teile mit Ausnahme des ersten Stockwerkes und desjenigen, das für das Gelenk prädestiniert ist, und in welchen durch Längsteilung die Zahl der Zellen von 2 auf 3 bis 4 erhöht werden kann. Diese Vermehrung der Zellen trifft in den meisten Fällen für die erste Etage zu, namentlich bei langen, das Mittelmaß überschreitenden Trichomen.

Soll es zur Bildung von zweiarmigen Drüsen kommen, so wachsen die Köpfchenzellen des dreistufigen primären Epidermisgebildes seitlich in entgegengesetzter Richtung armförmig aus. Mitunter kommt es noch zu einer weiteren Teilung der zwei Stielzellen, so daß dann vier Stielzellen, auf zwei Stockwerke verteilt, vorhanden sind (Fig. 11). Diese auf allen Teilen der Pflanze vorkommenden

Gebilde sind anfänglich sehr plasmareich und besitzen grofse Zellkerne; die Köpfchenzellen jedoch hellen sich bald auf, namentlich auf dem Blattstiel, indem der flüssige Inhalt durch Luft ersetzt wird, worauf sie abzufallen beginnen und nur noch Spuren (Fig. 13) zurücklassen. Noch ziemlich plasmareich sind hingegen die Drüsenzellen auf der Rückseite der Blattspreitenhälfte. Weil ihre Anordnung genau derjenigen der Drüsen der Innenseite entspricht, darf wohl gefolgert werden, dafs sie noch eine bestimmte Funktion zu leisten haben.

Tritt bei den primären Drüsen je eine Zweiteilung der zwei Köpfzellen ein und wachsen dann diese Zellen armförmig aus, so entstehen die vierarmigen Gebilde, die sogenannten Kreuzdrüsen der Innenseite des äufseren Sames der Blattspreite. Wenn sich nur eine der beiden Köpfzellen teilt, bildet sich die nur ausnahmsweise vorkommende dreiteilige Form.

Die weitgehendste Differenzierung findet man aber bei den Digestionsdrüsen. Sie entstehen dadurch, dafs sich die zwei Köpfchenzellen je durch eine radiale Wand in zwei weitere Zellen teilen, wodurch sich das vierteilige Köpfchen bildet. Durch weitere Teilung dieser Zellen wird sodann das achtzellige Köpfchen geschaffen. Es geschieht das in der Weise, dafs die zweiten Teilungsebenen nicht radial, sondern parallel zur peripheren Membran auftreten (Fig. 18) und dadurch vier zentrale und vier äufseren Zellen entstehen. Die trennende Membran zwischen zwei innern Zellen setzt sich direkt fort in diejenige von zwei äufseren; handelt es sich hier ja doch ursprünglich um eine und dieselbe Membran. In der Folge teilen sich die vier äufseren Zellen durch radial verlaufende Membranen wieder je in zwei Zellen, so dafs dann der äufseren Zellring aus acht Zellen besteht. Die Teilung kann in angedeuteter Weise noch weiter fortschreiten und es finden sich in der Tat Köpfchen, welche 5—8 zentrale und 9—14 Randzellen besitzen. Diese Köpfchenzellen sind nun typische Digestionsdrüsenzellen. Sie enthalten viel Plasma, haben einen grofsen Zellkern, sowie kleine, leistenförmige Verdickungen der Zellwände, welche letztere die Festigkeit dieser Zellen erhöhen und die Oberfläche der Plasmahaut vergröfsern. Die innern, untern Zellwände der Köpfchenzellen grenzen in ihrer ganzen Ausdehnung an die oben sehr weitleumigen, kolbenförmig angeschwollenen und ebenfalls plasmareichen Stielzellen (Fig. 25 *st z*), was für die Ableitung der durch die Köpfchenzellen aufgenommenen Nährlösungen insofern ein Vorteil ist, als die Zahl der die Ableitung

hemmenden Stellen dadurch sehr reduziert wird. Die einzelnen Köpfchenzellen stehen sowohl unter sich als auch mit den zwei Stielzellen durch Plasmafäden in Verbindung. Die Zellkerne dieser letztern befinden sich meistens in deren obern erweiterten Abschnitten. Dafs wir es hier unzweifelhaft mit Digestionsdrüsen zu tun haben, soll in dem folgenden Abschnitte nachgewiesen werden.

#### Funktion der Blattspreite und deren Epidermisgebilde.

Beobachtet man an lebenkräftigen Pflanzen, deren ich eine grofse Zahl zur Verfügung hatte, die frischen jungen, aber vollständig ausgewachsenen Blätter — es handelt sich um jene 3—4 grünen Quirle unmittelbar hinter der Spitzenknospe —, so findet man, dafs die Blattspreiten geöffnet sind und längere Zeit geöffnet bleiben, falls sich die Pflanzen in 24—26° warmem, reinen Brunnenwasser befinden. Die beiden Hälften der Blattscheibe bilden einen Winkel von 64—68°. Die obere Blatthälfte ist gleichmäfsig muschelförmig gewölbt, die sensiblen Trichome sind dagegen gestreckt und stehen von der Blattfläche ab. Greift man nun mit einem feinen Pinsel sorgfältig zwischen die Spreitenhälften, so dafs dabei die Spitzen der sensiblen Haare berührt werden, so setzt sofort eine Schliefsbewegung ein (Taf. XII Fig. 2—5), welche, falls der Reiz nicht zu stark war, aufhört, wenn die Blätter einen Winkel von ca. 30° bilden. Wird jedoch der Reiz während des Schliefsens fortgesetzt, so nähern sich die Spreitenhälften noch mehr, bis sich schliesslich die Randsäume berühren, wobei letztere durch das beim Schliefsen nach aufsen gedrängte Wasser aufgerichtet werden, bis sie mit der Spreite einen Winkel von ca. 40° bilden. Ferner greifen dann die Stacheln ineinander, wodurch ein notdürftiger Verschluss stattfindet. Beobachtet man die Schliefsbewegung unter dem Mikroskop oder mit einer starken Lupe, so kann man sehen, dafs sie keine kontinuierliche ist, sondern sich zitternd und ruckweise vollzieht. Wird nun weiter kein Reiz mehr ausgeführt, so öffnet sich das Blatt nach Verflufs von 20—30 Stunden wieder, reagiert aber nachher nicht mehr so rasch und stark und öffnet sich, nachdem es zum zweiten Male zum Schliefsen gereizt worden war, erst nach 4—6 Tagen oder bleibt in manchen Fällen ganz oder doch teilweise geschlossen. Daraus ist ersichtlich, dafs das Schliefsvermögen ein beschränktes ist und bald erlahmt. Zieht man aber den reizenden Pinsel nach dem ersten notdürftigen Verschluss nicht heraus, sondern dreht ihn sorgfältig zwischen den Spreitenhälften, so dafs durch die Pinselhaare womöglich alle

sensiblen Trichome sowie die Epidermiszellen berührt werden, so setzt sich die Schließbewegung fort und die Randsäume legen sich derart flach aufeinander, daß ein sehr intensiver Verschluss entsteht. Einige Sekunden bis einige Minuten später erfolgt nun längs der sogenannten Verschlussgrenze ein plötzliches Durchbiegen der oberen Spreitenhälfte (Taf. XII Fig. 5), wodurch dann der Randsaumverschluss durch das herausgedrängte Wasser etwas gelockert und nun der eigentliche Verschluss nur durch die drüsenlosen Zonen bewerkstelligt wird. Es bilden nun die innern, kreissegmentförmigen Abschnitte der Spreitenhälfen eine Blase, in welchem Zustande alle ältern Blätter gefunden werden. Bald stellt sich dann im Innern der anfänglich mit Wasser gefüllten Höhlung eine Luftblase ein, das Produkt der aus den Epidermiszellen der inneren Blattfläche ausgeschiedenen Gase. Es handelt sich hier sehr wahrscheinlich um den bei der Assimilation ausgeschiedenen Sauerstoff. Die Frage nach Wert und Zweck dieser Blase liegt nun offenbar sehr nahe. Daß sie nicht die wesentliche Ursache des Flottierens der ganzen Pflanze ist, habe ich früher nachgewiesen; dagegen ist es doch möglich, daß sie das Schwimmen derselben unterstützt und eine ausgleichende Wirkung ausübt, wo dieses ungünstig beeinflusst wird durch die Belastung mit den in der Blase sich vorfindenden Crustaceen und durch den Umstand, daß bei geschlossenen Lamellen die Reibungsfläche auf die Hälfte ihrer vorherigen Ausdehnung reduziert ist und darum dem Untersinken geringeren Widerstand entgegengesetzt. Die Luftblasen leisten ferner beim Öffnen des Verschlusses gute Dienste. Ich konnte nämlich beobachten, daß in den durch Reizung mit einem Pinsel vollständig geschlossenen Blättern die Blase fortwährend größer wurde. Das hatte eine derartige Spannung der Wandung zur Folge, daß sich die obere Spreitenhälfte aufwärts durchbog und nun wieder eine gleichmäßige, muschelförmige Wölbung zeigte, worauf dann die sehr langsam erfolgende Öffnungsbewegung einsetzte. Während nun die erste Öffnungsbewegung in oben erwähneter Weise unterstützt wird, daneben aber auch mit Turgorwirkungen zusammenhängt, ist die weitere Öffnung der Blattspreiten nur der Steigerung des Turgors zuzuschreiben, wobei die Mittelschicht eine hervorragende Rolle spielt.

Der Versuch mit dem Pinsel hat also die Lösung der Frage über die Funktion der Blattspreite eingeleitet.

Gelangen kleine Crustaceen, möglicherweise angelockt durch ein Sekret der Kreuzdrüsen, zwischen die beiden Klappen, so stoßen diese Tierchen auf die sensiblen Haare, die im Gelenk einknicken und sehr wahrscheinlich eine Turgorschwankung hervorrufen, welche

letztere die direkte Auslösung der in den geöffneten Spreitenhälften vorhandenen Spannung bewirkt und damit die Schließbewegung einleitet; je größer nun die Zahl der gereizten Trichome ist, um so intensiver ist dieselbe. Das verdrängte Wasser bewirkt nun eine leichte Strömung, welche der Eindringungsrichtung der Crustaceen direkt entgegenläuft und diese offenbar zum weiteren Vordringen anspornt. Dadurch wird successive eine immer größere Zahl von Haaren der Berührung ausgesetzt und es erfolgt zunächst der lockere Verschluss durch den Randsaum und später der festere. Durch letztern werden die dem Rande entlang liegenden Hohlräume verengt und die gefangenen Eindringlinge veranlaßt, dem weitem Hohlraum, also der innern Partie zuzusteuern, wobei sie aber wieder in Kollision mit den weiter innen stehenden Trichomen kommen und dadurch den solidesten Verschluss durch die drüsenlose Zone verursachen.

Die gefangenen Crustaceen sind nunmehr vollständig im Bereiche der Verdauungsdrüsen. Mitunter kommt es vor, daß einzelne dieser animalischen Lebewesen erdrückt werden, wenn sie im Momente des eintretenden Verschlusses auswärts entfliehen wollen. Es ist nach meiner Ansicht fraglos, daß die vielen Drüsen ein Sekret ausscheiden, ähnlich dem der Digestionsdrüsen der übrigen insektenfressenden Pflanzen, welches die verdaulichen Partien der gefangenen Opfer auflöst, um nachher von ihnen wieder aufgesogen zu werden; zeigen doch die Köpfchenzellen derselben jene typische Veränderung ihres Inhaltes, wie sie z. B. bei *Drosera rotundifolia* zu beobachten ist. Daß für eine rasche, leicht sich vollziehende Ableitung der aufgenommenen Stoffe aus den Köpfchenzellen hinlänglich gesorgt ist, haben wir früher gezeigt. Öffnet man ein etwas älteres Blatt, so findet man in ihm nur die chitinigen Überreste. Es ist mir bei meinen Untersuchungen ferner zur Gewissheit geworden, daß die Luftblase in Beziehung zur Verdauung steht. Ein Teil des anfänglich in der Blase vorhandenen Wassers tritt durch Osmose in die umgebenden Zellen ein; denn ein anderer Ausweg ist nicht möglich, wenn für die an der Stelle der größten Blattwölbung sich bildende Luftblase Platz geschaffen werden soll. Durch dieses Luftgebilde wird die noch vorhandene Flüssigkeit nach den Seiten hinausgedrängt, also in die Zone der dicht stehenden Digestionsdrüsen längs der Verschlussgrenze (Taf. XII Fig. 1 *vg*, 13 *vg*) und gegen das Gelenk hin, wo die Verdauungsdrüsen ebenfalls in großer Zahl vorhanden sind. Die so reduzierte Flüssigkeit durchmischt mit Verdauungsssekret und aufgelösten Stoffen der eingeschlossenen Crustaceen wird nun von den

Köpfchenzellen aufgesogen, welche Tätigkeit zudem begünstigt und unterstützt wird durch die einen gewissen Druck ausübende Luftblase. Wenn die Nährflüssigkeit aufgesogen ist, öffnet sich das Blatt durch Lösung des Verschlusses längs der Verschlussgrenze. Beim Öffnen, welcher Vorgang übrigens ziemlich selten zu beobachten ist, wirkt die eingeschlossene Luftblase expansiv. Mit einer feinen Pinzette brachte ich einen kleinen Tropfen Fleischsaft zwischen die Spreitenhälften und reizte diese zugleich mit einem Pinsel zum schliessen. Nachdem der lockere, äufere Verschluss sich vollzogen hatte, liefs ich den Tropfen fallen und zog die Pinzette weg, setzte aber die Reizung fort bis der innere Verschluss ebenfalls zustande kam. Ein Teil des Tropfens befand sich nun im blasenförmigen Hohlraum, wo sich auch bald die Luftblase zu bilden begann. Nach vier Tagen fing das Blatt an sich wieder zu öffnen. Später brachte ich in ein anderes, ebenfalls gut geöffnetes Blatt eine Dosis geschabtes Fleisch, dem Quantum nach bedeutend mehr als bei meinem ersten Versuch, und verursachte wiederum künstlich den Verschluss. Dieses Blatt beobachtete ich nun während eines Monates und erkannte dabei, dafs bei reichlich im Innern vorhandenem Material ein Öffnen des Blattes nicht mehr eintritt. Nach Verflufs von etwa drei Wochen begann sich dasselbe zu entfärben und jene dunkeln Flecken aufzuweisen, wie sie bei älteren Quirlen beobachtet werden, bei welchen die Blattscheiben ebenfalls geschlossen sind, bis sie zerfallen. Wie von verschiedenen Seiten beobachtet wurde, findet man in den verschlossenen Spreiten der älteren Blätter eine gröfsere Menge von Überresten von Crustaceen, woraus zu schliessen ist, dafs ein einmaliges Eindringen einer Gruppe solcher Tierchen genügt, um das Blatt zu veranlassen, den Verschluss für so lange beizubehalten, als es überhaupt lebenskräftig ist. Da diese kleinen Crustaceen gewöhnlich scharenweise vorkommen, gelangen sie nicht blofs in einzelnen, wenigen Exemplaren, sondern gruppenweise in die Falle, aus der es für sie keine Rückkehr mehr gibt.

Zur Untersuchung der Funktionsverhältnisse eignen sich nur die 2—4 jüngsten, aber vollständig ausgebildeten Quirle. Die hier in Frage kommenden Pflänzchen sind zudem so empfindlich, dafs es sich sehr empfiehlt an einem und demselben Exemplar in der Regel nur einen Versuch auszuführen, denn die Reaktionsfähigkeit geht bei ihnen gewöhnlich bald verloren.

Der geöffnete Zustand ist der Moment grösster Lebenskraft. Er tritt nach meinen Beobachtungen für die gleiche Pflanze höchstens,

und zwar nur selten, dreimal ein. Die geöffnete Stellung der Blattspreitenhälften ist ferner ein Zustand höchster Spannung durch intensive Turgorwirkung. Dafs diese Spannung bei der Berührung und Abbiegung der Haare nachläfst, ist augenscheinlich. Ob das die Wirkung des Austretens von Flüssigkeit aus den geprefsten Gelenken der Trichome ist, bleibt eine vorläufig unbeantwortete Frage, sowie es noch fraglicher ist, ob die Drüsenzellen in diesem Momente durch Sekretabgabe die Spannung auslösen. Gegen diese Annahme spricht der Umstand, dafs die Drüsenabsonderung anfänglich noch nutzlos durch das ausgetriebene Wasser weggespült würde. Meines Erachtens setzt die Sezernierung erst ein, wenn der innere Verschluss sich vollzogen hat; die Herabsetzung der Spannung und die Schließbewegung würden demnach ausschliesslich von den sensiblen Trichomen verursacht.

Schneidet man eine ältere geschlossene Spreite auf, so findet man mit wenigen Ausnahmen alle Trichome an der Gelenkstelle geknickt. Beobachtet man ferner sich öffnende Spreiten, nachdem diese vorher durch künstliche Reizung zum Verschlusse veranlafst worden, so bemerkt man, dafs die Trichome sich erst zu strecken beginnen, wenn die Spreitenhälften bald am Ende ihrer Öffnungsbewegung angelangt sind. Im Öffnen begriffene Spreiten reagieren nur auf sehr intensiven Reiz; es mag das mit obigem Verhalten der Trichome zusammenhängen. Wenn man frische, aber geschlossene Blätter mit gefangen gehaltenen Tieren und entwickelter Luftblase aufschneidet, so findet man in den Köpfchenzellen der Verdauungsdrüsen trübe, kugelige Massen, welche den Beweis liefern, dafs organische Stoffe aufgenommen wurden; denn in geöffneten Blättern sind die betreffenden Zellen mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt.

Ich legte nach dieser Beobachtung eine ganze Anzahl von Blattquirlen aller Altersstufen in einen Aufgufs von rohem Fleisch. Nach 24 Stunden untersuchte ich nun, beim jüngsten beginnend und zu dem nächstfolgenden älteren successive fortschreitend, Quirl um Quirl. Beim jüngsten waren die Spreiten der Blättchen nur teilweise entwickelt, der mittlere dieser Reihe war vollständig ausgewachsen und beim ältesten zeigten sich die Lamellen geschlossen.

Bei meiner Untersuchung richtete ich nun mein Augenmerk hauptsächlich auf die verschiedenen Gebilde der Epidermis. Die ganz jungen Blätter zeigten bei vollständig entwickelten, plasmareichen zweiarmigen Drüsen der Oberfläche des Blattstieles und der Borsten sowie der Aufsenseite in den Köpfchenzellen eine Trübung,

während diese sonst hell sind, wie diejenigen der Digestionsdrüsen im Ruhezustand. Die große Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Köpfchenzellen der Verdauungsdrüsen nach aufgenommenen organischen Stoffen war in die Augen springend. Das gleiche Verhalten zeigte sich bei ganz ausgewachsenen, aber noch nie tätigen Blattspreiten in den Stacheln des Randsaumes und bei den Kreuzdrüsen. Auch bei etwas älteren Blättern war diese Tatsache an den Kreuzdrüsen noch nachweisbar, dagegen fanden sich die zweiarmigen Drüsen des Blattstieles und der Borsten und zum Teil auch diejenigen der Rückseite der Spreitenhälften unverändert vor. Bei den noch älteren Quirlen endlich zeigte sich diese typische Trübung nur in den Köpfchenzellen der Digestionsdrüsen, welche mit dem Aufgufs in direkte Berührung gekommen, also noch nicht ganz verschlossen waren. Dagegen liefs sich weder bei den zwei- und vierarmigen Drüsen, noch bei den Randstacheln irgendwelche Veränderung nachweisen. Aus diesem Verhalten scheint mir hervorzugehen, dafs in der primären Anlage alle Epidermisgebilde dieser Pflanze — die Trichome konnte ich allerdings nicht beobachten — die gleiche Fähigkeit besitzen, welche aber später nur noch von den eigentlichen Digestionsdrüsen beibehalten wird, bei den anderen Epidermisgebilden aber successive in dem Mafse verloren geht, als sich ein bestimmter Teil des Blattes speziell zum Zwecke des Fanges tierischer Lebewesen, und ein anderer ebenso für die Aufnahme von organischen Substanzen modifiziert. Wenn ich also mitunter die Ausdrücke zwei-, drei-, vierarmige oder Kreuzdrüsen neben der Bezeichnung Digestionsdrüsen verwendete, so wird nach dem oben Gesagten der Ausdruck Drüse einigermafsen gerechtfertigt erscheinen.

Die Ausführungen Cohns, dafs die vierarmigen Haare da plötzlich aufhören, wo der dickere, halbkreisförmige Teil beginne, sind also im obigen berichtet, und seine Beobachtungen über die Gebilde des inneren Abschnittes der köpfchenförmigen Organe und Haare erweitert. Seine Auffassung über die Luftblase in den geschlossenen Blättern ist richtig, indem er sagt, dafs sie durchaus nicht notwendig sei, um das Pflänzchen an der Oberfläche zu erhalten; dafs es sich aber nicht um ein nutzloses Nebenprodukt der Assimilationstätigkeit handelt, glaube ich genügend erklärt zu haben. Unrichtig ist ferner seine Darstellung über die ersten Entwicklungsstufen der Epidermisorgane. Dagegen haben meine Untersuchungen seine Vermutung, dafs eine Übereinstimmung in der Entwicklung der verschiedenen Gebilde vorhanden sei, als zutreffend erfunden.

Casparys Ausführungen, die in der Behauptung gipfeln, daß die kopfförmigen Haare der Innenseite nicht sezernieren und nicht drüsenartig seien, habe ich durch sorgfältige Nachuntersuchung widerlegt. Seine Bemerkung, daß im ausgebildeten Zustande der Inhalt der Köpfcenzellen der runden Epidermisgebilde auf der Innenseite der Blattspreiten, welche ich Digestionsdrüsen genannt habe, braun werde, ist zugleich eine Bestätigung meiner eigenen Beobachtung, allerdings mit dem Unterschied, daß dieses Braunwerden eben als Folge der Aufnahme organischer Substanzen eintritt und ein vorübergehender Zustand ist. Die Gelenke der sensiblen Haare als solche hat Caspary übersehen, obschon er in seiner Abbildung eine Etage kurzer Zellen eingezeichnet hat. Sie sind aber sehr richtig durch Goebel 1889 und Haberlandt 1901 dargestellt worden. Casparys Beobachtung über das Auftreten der vierarmigen Haare stimmt dagegen mit meinen Untersuchungsergebnissen überein, nur hat er nichts bemerkt über die innere Grenze dieser Zone, und es scheint ihm entgangen zu sein, daß der Stiel gar nicht immer bloß aus zwei Zellen besteht. Ebenso trifft seine Bemerkung über die Randsaumstacheln nur zu bei älteren Blättern, nicht aber bei jungen, welche letztere noch plasmahaltige Stacheln besitzen.

Die Anordnung der zweiarmigen Haare auf der Außenseite der Blattspreitenhälften ist ebenfalls mangelhaft beobachtet worden. Das Abfallen derselben findet nämlich nur bei älteren Blättern statt, und die Bemerkung, daß sie früh abfallen, ist daher in dieser allgemeinen Fassung unrichtig. Dagegen ist Casparys Mitteilung über die Entwicklung der zweiarmigen Haare richtig; schade, daß er die Entwicklung der anderen Epidermisgebilde nicht auch verfolgte.

Daß die Schließung der Blätter nicht so einfach ist, wie sie Cohn darstellt, geht aus meinen Erörterungen hinlänglich hervor. Die kurzen Knotenzellen zwischen den langen Internodialzellen der Haare der Innenseite hat er hier erkannt, aber nicht gedeutet, obschon er diese Gebilde als reizempfindlich bezeichnete. Die schon früher aufgestellte und von Cohn geteilte Vermutung jedoch, daß die als Tierfallen organisierten Blätter an Stelle der mangelnden Wurzeln bei der Ernährung der Pflanze beteiligt sind, scheint mir sehr richtig zu sein.

Darwins Beschreibung der Borste, nach welcher diese in einer steifen Spitze endigen soll, trifft nur selten zu, sie endigt meistens in drei Spitzen. Seine Beobachtung, daß die kreuzförmigen Gebilde mitunter kugelige Massen von hyaliner Substanz enthalten, ist nur bei jungen ausgewachsenen Blättern zutreffend, ebenso ist

seine Annahme, daß bei geschlossenen Blattspreiten faulendes Wasser leicht ausfließen könne, unrichtig, wie ja auch keine Luft entweichen kann, bis die aufsaugende Tätigkeit der Verdauungsdrüsen sistiert ist. Seine Bemerkung ferner, daß die verschiedenen Fortsätze und die randständigen Spitzen auch die Fähigkeit besitzen, Substanzen aufzusaugen, ist dahin zu berichtigen, daß das nur bei ganz jungen, nicht aber bei älteren Blättern der Fall ist. Die Auffassung Darwins, nach welcher die innern Drüsen zur eigentlichen Verdauung und die kreuzförmigen Gebilde zur Aufsaugung dienen, ist nach meinen Beobachtungen unrichtig und unmöglich. Es findet bei diesen Organen durchaus keine Funktionsteilung statt; die innern Drüsen besorgen sowohl das Verdauen als auch das Aufsaugen.

Drude's Angabe über den Verschluss des umgebogenen Randes ist unrichtig wie auch die Bemerkung, daß das ganze Blatt sensibel sei, der Wirklichkeit nicht entspricht. Die Schließbewegung tritt normalerweise nur ein, wenn die sensibeln Haare berührt werden, und zwar erfolgt dann eine rasche Reaktion, weshalb ich diese Gebilde als sensible bezeichne, nicht aber die ganzen Blattspreiten. Die Behauptung, daß es an charakteristischen Digestionsdrüsen mangle, ist ebenfalls widerlegt. Die Bemerkung, daß es zweifelhaft sei, ob die Papillen ein peptonisches Ferment sezernieren und dadurch die Verdauung der animalischen Nahrung ermöglichen, findet gleich in seiner weitem eigenen Ausführung eine Widerlegung, indem er sagt, es liege zwar nahe anzunehmen, daß die eigentümlich geformten Haare und Papillen wenigstens bei der Resorption der stickstoffhaltigen Nahrung eine Rolle spielen (dieser Gedanke ist übrigens auch von Duval Jouve im Bulletin de la société botanique de France F. XXIII 1876 ausgesprochen worden). Ferner erwähnt Drude, im Gegensatz zu seiner ersten Feststellung, das Zusammenballen des Protoplasmas als Analogon zu Drosera und gibt dann zu, daß es sich um die gleiche Erscheinung wie bei dieser handle, wenn auch in weniger deutlicher Form. Was hier mehr andeutungsweise zugestanden worden ist, erlaube ich mir nun auf Grund meiner Untersuchungen als wirkliche feststehende Tatsache hinzustellen.

Goebels Angabe, daß der Verschluss durch den äußeren Saum stattfinde, ist insofern nicht ganz richtig, als ich nachgewiesen habe, daß nach erfolgtem Schlusse die Ränder wieder etwas gelockert werden. Große Genugtuung bereitete mir aber seine Bemerkung, daß die Gebilde der innern Partie der Innenseite ganz den Digestionsdrüsen von Drosera entsprechen, sowie seine Beschreibung der sen-

siblen Haare, indem sich seine Befunde mit meinen Beobachtungen vollständig decken. Seine Vermutung über die Funktion der vierarmigen Gebilde teile ich ebenfalls.

Ich schliesse meine Betrachtung über *Aldrovandia* mit den gleichen Gedanken, wie Cohn in seiner Abhandlung über die Funktion der Blase von *Aldrovandia*: „Anzunehmen, dafs an einem Organismus eine Einrichtung bestehen und sich ohne Verkümmern durch die Reihe von Generationen forterben kann, die für denselben Zweck nutzlos ist, d. h. die demselben nicht im Kampfe um das Dasein einen Vorteil gewährt, verbietet uns die moderne, auf darwinistische Ideen gebaute Naturanschauung.“

### ***Byblis gigantea* Lindl.**

(Taf. XIV, XV.)

Zur Untersuchung standen mir lebende Exemplare zur Verfügung,<sup>1)</sup> an welchen ich in erster Linie Fütterungsversuche mit kleinen Insekten und Fleischsaft ausführte, um das Verhalten der Drüsen zu studieren. Ferner stellte ich, nachdem die zu untersuchenden Objekte in Paraffin eingebettet worden waren, Längs- und Querschnittserien her. An diesem Material untersuchte ich das drüsentragende Organ, das Blatt, wie die Drüsen selbst. Die Untersuchung einer gröfseren Anzahl junger Blätter lieferte mir das Material zu der Entwicklungsgeschichte der Drüsen.

Die Blätter sind 1—2 dm lang, linear, schwach dreikantig und zeigen bis unmittelbar zum kolbenförmig angeschwollenen Ende im Querschnitt drei Gefäfsbündel, welche je mit einer Scheide von 5—7 eckigen Parenchymzellen umgeben sind. Eine weitere Reihe solcher Zellen zieht sich bogenförmig von einer Scheide zur andern hinüber und bildet ein trennendes Glied zwischen dem nach aufsen folgenden, lockeren Schwammparenchym und dem grofsen, etwa doppelt so langen als breiten, aus polyedrischen Zellen bestehenden, zentralen Zellkomplex (Taf. XIV Fig. 5 und 6). In dem offenen Gefäfsbündel zeigt sich das Cambium als zentraler, länglicher Streifen, welcher aus englumigen Zellen zusammengesetzt ist. Das interessanteste Verhalten zeigt das Schwammparenchym, welches meistens aus radial angeordneten, an beiden Enden gelenkkopfförmig angeschwollenen, chlorophyllreichen Zellen besteht. Diese haben ihren Ursprung meistens bei den Basalzellen der Drüsen und den diese unmittelbar begren-

1) Dieselben wurden mir aus dem botanischen Garten in München in freundlicher Weise überlassen.

zenden Epidermiszellen. Die peripheren Köpfe der äußersten Gruppe dieser Zellen sind konkav ausgewölbt, so daß die Basalzellen der Drüsen durch eine möglichst große Fläche mit ihnen in Kontakt stehen. Das zeigt sich besonders deutlich im Längsschnitt durch das Blatt (Taf. XIV Fig. 4). Diejenigen Parenchymzellen, welche an den Basalzellen der Drüsen entspringen, sind im allgemeinen etwas länger und zeigen einen direkteren Verlauf als die übrigen. Gewöhnlich erstreckt sich die Verbindung zwischen Drüsenbasalzelle und Stärkescheide über drei solcher Zellen. Die innerste grenzt an eine plumpe Parenchymzelle, welche letztere die direkte Verbindung mit der Scheide vermittelt.

Ein eigentümliches Verhalten zeigt die Epidermis, welche aus langen, in der Längsausdehnung des Blattes verlaufenden Zellen besteht. Die Epidermis ist überall in ihrer ganzen Ausdehnung mit Drüsen bedeckt (Taf. XIV Fig. 1). Diese sind in rinnenförmig vertiefte Längsbahnen — Drüsenkanäle — eingeordnet. Bald stehen sie einzeln, meistens aber in Gruppen von 2—6 Drüsen. Diese rinnenförmige Vertiefung der Drüsenbahnen wird von Strecke zu Strecke durch nach außen vorgewölbte Spaltöffnungen unterbrochen. Das Hervortreten derselben ist für ihre Funktion von größter Wichtigkeit; denn die Rinnen werden vom Sekret der Drüsen angefüllt, und wenn die Spaltöffnungen auf gleichem Niveau mit diesen lägen, würde ihre Tätigkeit gehemmt, wenn nicht ganz verhindert. Bei den jungen Blättern wechselt ziemlich regelmäßig eine Drüsenbahn mit einer anfänglich noch schwach konvex nach außen gewölbten drüsenlosen Epidermiszellenreihe ab. Bei älteren Blättern, und zwar hauptsächlich in ihrem untern Abschnitt, finden sich je 2—3 Zellreihen als säulenförmiges, trennendes Glied zwischen je zwei Drüsenkanälen. Diese Zellen sind aus der ursprünglich nur aus einer Zellreihe bestehenden, drüsenlosen Bahn durch Längsteilung hervorgegangen, wodurch eine Vergrößerung der peripheren Oberfläche ermöglicht wurde, obschon beim Dickenwachstum des Blattes die Drüsenkanalzellen sich nur unwesentlich beteiligen und gegenüber den Zellen der trennenden Säulen im Wachstum zurückbleiben. Das Blatt weist durchschnittlich 32—42 Drüsenkanäle und ebenso viele drüsenlose säulenförmige, die Kanäle trennende Leisten auf. Die Drüsenbahnen enthalten, wie bereits erwähnt, neben den sitzenden und gestielten Drüsen noch die Spaltöffnungen.

Folgende Tabelle gibt Aufschluß über die Zahl dieser Epidermisgebilde.

|                            | Sitzende Drüsen   | Gestielte Drüsen | Spaltöffnungen  |
|----------------------------|-------------------|------------------|-----------------|
| 1 mm Drüsenkanal . . .     | 7—11              | 1 $\frac{1}{2}$  | 1 $\frac{1}{2}$ |
| 1 ganzer Kanal (2 dm) . .  | 1400—2200         | 300              | 200—300         |
| 1 Blatt à 36 Kanäle . . .  | 50.400—79.200     | 10.800           | 7200—10.800     |
| Ganze Pflanze à 30 Blätter | 1.212000—2.376000 | 324000           | 216000—324000   |

Die Spitze des Blattes ist keulenförmig angeschwollen (Taf. XV Fig. 1 und 2) und enthält in der oberen Hälfte nur ein Gefäßbündel. Die Zellen der Stärkescheide des Gefäßbündels und die nach außen folgenden Zellen sind dicht gedrängt und zeigen keine Interzellularräume, wohl aber netzartige Verdickungen der Membran. Es sind aus primären parenchymatischen Zellen hervorgegangene Netzfaserzellen, welche nach außen von ein bis zwei Schichten kleiner Schwammparenchymzellen umgeben sind. Diese stellen die Verbindung zwischen den Basalzellen der Drüsen, bzw. der Epidermiszellen mit den Netzfaserzellen her. Die obersten Spaltöffnungen funktionieren als Wasserspalten. Das kolbenförmige Blattende hat sich auf Kosten des parenchymatischen Gewebes zu einem Wasserspeicherungsorgan umgewandelt (Taf. XV Fig. 1, 2 und 3).

### Die Drüsen.

Die in Reihen angeordneten sitzenden Drüsen sind im lebenden frischen Zustand purpurn gefärbt. Sie sind flach, bald kugelig, bald länglich und berühren seitlich die sie begleitenden Zellen der drüsenlosen Bahnen, was für sie insofern von Vorteil ist, als sie dadurch gestützt und vor dem Abgedrücktwerden geschützt sind. Sie erheben sich zudem — der Endabschnitt der kolbenförmigen Blattspitze ausgenommen — nicht über das Niveau der die Drüsenkanäle begleitenden Leisten. Dieser vorzüglichen Anordnung ist es zuzuschreiben, daß selbst bei alten Blättern die Drüsen meistens unversehrt erhalten sind, und das trotz der auffallend dünnen Seitenwände ihrer kurzen Stielzellen. Die sitzenden Drüsen bestehen aus zwei Basalzellen, auf welchen sich eine kurze, aber weitleumige Stielzelle erhebt, die das aus einer Schicht strahlenförmig angeordneter Zellen bestehende Drüsenköpfchen trägt. Dieses setzt sich meistens aus 8—16 Zellen zusammen; auf dem Endabschnitt der jungen Blätter jedoch finden sich sehr oft sitzende Drüsen, deren Köpfchen nur 4—7 radiär angeordnete Zellen zählen. Es sind das Jugendstadien. Die Köpfchen-

zellen sowie die Stielzellen enthalten grofse Zellkerne, welche von grobkörnigem Polioplasma umspinnen sind. Von ihnen aus durchziehen zudem dichte Plasmastränge das Zellumen. Das Cytoplasma der einzelnen Köpfchenzellen steht durch feine Fäden miteinander in Verbindung; auch sind Plasmadesmen zwischen Stiel- und Köpfchenzellen einerseits und Stiel- und Basalzellen andererseits nachweisbar. Das Köpfchen ist mit einer äufserst dünnen, kaum nachweisbaren Cuticularschicht überzogen, welche aber von Poren durchbrochen ist.

Die gestielten Drüsen (Taf. XV Fig. 4—7) besitzen ein hutpilzförmiges Köpfchen, welches meistens aus 32 radial geordneten Zellen besteht. Nicht gerade selten sind aber Exemplare mit 33—40 und ältere, gestielte Drüsen mit sogar 50 Zellen. Das Zentrum des Köpfchens besteht aus einer runden, flachgedrückten Zelle, welche die Verbindung zwischen der langen Stielzelle und dem Köpfchen herstellt. Diese flachgedrückte Zelle steht ebenfalls durch Plasmodesmen mit dem Cytoplasma der Köpfchenzellen einerseits und dem der Stielzellen andererseits in Verbindung. Die keilförmigen Köpfchenzellen enthalten auffallend grofse Zellkerne und grobkörniges Polioplasma. Das Köpfchen selbst ist mit einer siebartigen, aber etwas dickeren Cuticularschicht überzogen, als dies bei den sitzenden Drüsen der Fall ist. Der im Verhältnis zur ganzen Drüse und zum Blattdurchmesser sehr lange, unten etwas bauchig aufgetriebene, nur aus einer Zelle bestehende Stiel zeigt, je nach dem Turgor, der in ihm vorhanden ist, eine verschiedene Zeichnung auf seiner Außenseite. Untersucht man ihn, wenn das Köpfchen stark sezerniert und in einen Sekrettropfen eingehüllt ist, so finden sich die Wandungen straff gespannt und gleichmäfsig durchschimmernd grau abgetönt. Entfernt man den Sekrettropfen und läfst die Drüse neues Sekret abgeben, so ergibt sich, dafs die sehr zarten, farblosen Wandungen mit feinen, schiefen Linien gezeichnet erscheinen, welche im oberen Abschnitt einfach verlaufen im untern Viertel aber gekreuzt sind. Läft man Plasmolyse eintreten, so wird die Zeichnung immer deutlicher, wobei es sich dann herausstellt, dafs sich die Wandung in kleine, schief verlaufende Falten legt, so dafs die ganze Zelle mit dem Balg einer Handharmonika zu vergleichen ist. Untersucht man Alkoholmaterial oder gar getrocknete Exemplare, so findet man meistens die Membran der untern Stielhälfte stark gefaltet, nie aber in der Art geknickt, wie dies bei einem steifen Gebilde der Fall ist. Es findet also kein Brechen und Zwängen statt, sondern es handelt sich auf

der Biegungsseite um ein verhältnismäßig leicht sich vollziehendes Zusammendrängen der Falten und auf der entgegengesetzten Seite um ein ebensolches Ausdehnen, wobei die Plasmahaut nicht gequetscht und darum auch nicht verletzt wird. Wenn man sezernierende Trichome mit einer Fliege belastet, so kann man wahrnehmen, daß sich die Stielzelle nach einiger Zeit neigt, ohne zu knicken, was nach dem oben Gesagten leicht erklärlich ist. Ob in der dünnen Membran der Stielzelle die sie bildenden Bauelemente in ganz bestimmter Weise angeordnet sind, um obiges Verhalten zu bedingen, bleibt eine offene Frage! Die Stielzelle ist auf dem Niveau der Epidermis zwischen 4—8 Basalzellen eingekeilt und grenzt nach unten meistens an eine, mitunter auch an zwei Zellen. Diese, den Stiel verankernden Zellen, sind alle aus zwei Basalzellen hervorgegangen, was im folgenden Abschnitt klargelegt werden soll. Daß die lange Stielstelle verankert sein muß (Taf. XIV Fig. 3 *gD*), liegt auf der Hand; an ältern Blättern findet man nicht selten Vertiefungen als Spuren von ausgefallenen Stielzellen (Taf. XIX Fig. 6).

Die Entwicklungsgeschichte der sitzenden und gestielten Drüsen zeigt in den ersten Entwicklungsphasen Übereinstimmung (Taf. XV Fig. 13—29). Die zur Drüse bestimmte Epidermiszelle wölbt sich papillenartig vor, teilt sich dann nach vorangegangener Kernteilung durch eine wagrechte Membran in zwei Tochterzellen, worauf die obere sich durch eine zur ersten parallele Membran weiter teilt. Von diesem Zeitpunkt an tritt in der Entwicklung der gestielten und der sitzenden Drüsen eine Differenzierung ein. Während sich einerseits die oberste Enkelzelle durch zwei senkrechte Membranen in ein vierzelliges Köpfchen umwandelt und die Basalzelle sich bald nachher durch eine mediane Membran in zwei Zellen zerlegt, streckt sich andererseits die oberste Köpfchenzelle sehr stark, wobei sie den Kern immer in der Nähe der Spitze behält. Nach diesem Vorgang schnürt sich oben eine Zelle ab, welche sich, analog der sitzenden Drüse, in ein Köpfchen mit vier Zellen umwandelt, und zu gleicher Zeit führt die primäre Basalstelle die Zweiteilung durch. Unmittelbar bevor das vierzellige Köpfchen der gestielten Drüse sich anschickt, durch weitere radiale Wände seine Umwandlung in ein 8-, 16—32 zelliges Köpfchen zu vollziehen, wird von der Stielzelle oben eine weitere Zelle abgeschnürt, die sich noch etwas verbreitert und die Köpfchenzellen stützt wie das Gestell des Schirmes den Überzug. Mit der fortschreitenden Entwicklung des Köpfchens findet aber auch eine Modifikation der zwei Basalzellen statt. Diese nehmen

nämlich an Gröfse weit mehr zu als diejenigen der sitzenden Drüsen. Sie teilen sich durch senkrechte Membranen, wobei die peripheren Zellen sich etwas nach aufsen wölben, um so die lange Stielzelle zu verkeilen, während die zentrale, bzw. die zwei zentralen Basalzellen die untere Begrenzung der Stielzelle bilden. Aus den zwei Basalzellen ist eine kleine Gruppe, ein System von Basalzellen hervorgegangen (Taf. XV Fig. 28 und 29).

#### Funktion der Drüsen.

Setzt man an sonnigen, warmen Tagen das Pflänzchen der Sonne aus, so bilden sich bald an den Enden der steif vom Blatt abstehenden gestielten Drüsen wie Perlen glänzende Tröpfchen. Bringt man nun Mücken oder andere Insekten mit diesem Sekret in Berührung, so bleiben diese an dem zähen, bis 3 cm lange Faden ziehenden Schleim hängen. Versuchen sie nun längs des Drüsenstieles die Blattfläche zu erreichen, so neigen sich die Drüsen herunter und die fliehenden Insekten kommen mit den sitzenden Drüsen in Kontakt, welche ihrerseits ebenfalls einen, wenn auch viel weniger konsistenten Schleim absondern als die gestielten Drüsen. Hilft man mit einem kleinen Tropfen Fleischsaft nach, so füllen sich die Drüsenkanäle des betreffenden Blattabschnittes, namentlich wo die Drüsen in Gruppen gedrängt stehen, derart mit Flüssigkeit, daß die sitzenden Drüsen von ihr rings umflossen werden.

Nach 4—6 Stunden ist die betreffende Partie des Blattes wieder trocken, aber der Zellinhalt erscheint getrübt und es zeigen sich nicht blofs in den Köpfchenzellen, sondern oft auch in den Stielzellen dunkle, kugelförmige Massen. Es liegt daher die Vermutung sehr nahe, daß nicht blofs die Köpfchenzellen, sondern auch die Stielzellen Nährflüssigkeit absorbieren; die gestielten Drüsen hingegen scheinen bei dieser Absorption nicht beteiligt zu sein.

Die intensive Sekretabsonderung der gestielten Drüsen veranlafste mich nach einer direkten Wasserzuleitung zu suchen, wie sie z. B. bei *Pinguicula* etc. vorkommt; aber von einer solchen fand sich absolut nichts vor. Ein Versuch zeigte mir aber, daß die direkt den Basalzellen zustrebenden Parenchymzellen (Taf. XIV Fig. 2) rascher leiten als die übrigen. Ich stellte nämlich frische Blätter von *Byblis* in Wasser, worauf ebenso energische Sezernierung bei den gestielten Drüsen eintrat, wie in normalen Verhältnissen. Nun färbte ich das Wasser mit einigen Tropfen Safranin; die Folge davon war, daß sich nach ungefähr einer halben Stunde einzelne sitzende Drüsen

gefärbt hatten, die Sezernierung der gestielten Drüsen aber unterbrochen war.

Durch Querschnitte stellte ich nun fest, daß in erster Linie die Gefäßbündel gefärbt waren und von diesen besonders der centrale des kolbenförmigen Blattendes eine intensive Färbung zeigte. Zu meiner Überraschung zeigte sich aber auch, daß ferner einzelne der Parenchymzellen ihre ursprüngliche Farbe geändert hatten und zwar die, welche gegen die Basalzellen der Drüsen hinstreben. Die Färbung zeigte sich besonders typisch in den Köpfchen- und Stielzellen, etwas weniger aber in den Basalzellen.

Meine Ansicht geht nun dahin, daß es sich hier ebenfalls um eine insektenfressende Pflanze handelt, deren Organe aber auf der Stufenleiter ihrer Entwicklung noch nicht den Grad von Vollkommenheit erreicht haben, wie andere Vertreter dieser seltsamen Pflanzen.

### **Roridula Gorgonias Planch.**

(Taf. XVI.)

Bei der Untersuchung dieser Pflanze stand mir leider nur Herbariummaterial zur Verfügung, was selbstverständlich meine Arbeit wesentlich erschwerte und viel zeitraubender gestaltete als wenn mir lebende Pflanzen zur Beobachtung vorgelegen hätten. Nach mancherlei Versuchen gelang es mir schliesslich doch, den richtigen Weg zu finden, um mindestens die organographischen und anatomischen Verhältnisse genau zu untersuchen und darzustellen.

Die zu untersuchenden Blätter wurden 10—12 Tage in destilliertes Wasser gebracht, also langsam aufgeweicht. Es ist dieses Verfahren dem Kochen vorzuziehen, welches zwar schneller zum Ziele führt, aber das Material nicht so sehr schont, wie es beim ruhigen, lang andauernden Aufweichen der Fall ist, wobei keine Drüsen abfallen und die zarten Drüsenstiele durch das in die Zellen eindringende Wasser wieder ihre normale Stellung zum Blatte einnehmen. Nach dem Aufweichen legte ich die zu untersuchenden Blätter zunächst in 50proz. Alkohol und färbte sie nachher mit Hämatoxylin. Die so vorbereiteten Präparate hatten sodann 75proz., 95proz., 100proz. Alkohol, Xylol-Alkohol, Xylol-Paraffin, Paraffin I und Paraffin II zu passieren, worauf das Gießen und endlich die Herstellung von Längs- und Querschnittserien erfolgen konnte. Mazerationen unterstützten ferner die Untersuchung.

Roridula ist durch ihren halbstrauchartigen Habitus von anderen

Droseraceen ausgezeichnet. Die Blätter, welche eine Länge von 7—10 cm erreichen, sind lanzettlich und besitzen auf der oberen Seite eine Rinne, welche sich gegen die Spitze hin verliert, so daß das obere Sechstel einen stielrunden Querschnitt zeigt. Die Spitze wird durch einen starken Tentakel gebildet, welcher am Ende ein kolbenförmiges Köpfchen trägt (Fig. 12). Gegen die Insertionsstelle hin werden die schmalen Spreitenhälften etwas breiter und lassen als trennende Mittellinie einen oberen schmäleren und unteren breiteren konvexen Wulst erkennen; es ist die, das Hauptgefäßsbündel einschließende, feste Mittelrippe (Fig. 11 und 13). Die Rinnen der Blätter leiten das niederfallende Regenwasser centripetal dem holzigen Stamme zu. Alle Blätter entspringen dichtgedrängt auf einer kurzen Strecke der Achse und bilden einen Büschel. Das Blatt ist in einzelnen Abschnitten mit vielen, mehr oder weniger dichtstehenden und mehr oder weniger langen Tentakeln besetzt, welche in der äußeren Form an die von *Drosera longifolia* erinnern, in anatomischer Beziehung jedoch verschieden sind.

Die beiden Spreitenhälften tragen an ihren Rändern die größten Tentakeln neben einer dichtgedrängt stehenden Menge von mittelgroßen, kleinern und kleinsten; es sind also alle Größen vertreten. Wir haben hier die eigentliche Drüsenzzone. Die Tentakeln stehen strahlenförmig auswärtstrebend vom Blattrande ab (Taf. XVI Fig. 3, 13 und 14). Zwischen dieser Randzone und der Mittelrippe des Blattes finden sich nur kurze, wenig entwickelte Tentakeln, welche alle annähernd gleich lang und auf der Unterseite zahlreich, auf der Oberseite aber sehr spärlich vertreten sind. Als weitere spezifische Tentakelzone ist sodann die Unterseite der centralen Längsleiste zu betrachten; denn auf ihr finden sich neben einer großen Anzahl kleiner, 2—5 Reihen kräftige, gut entwickelte Drüsen, welche zwar nur kurze Stiele, dagegen wohlentwickelte Köpfchen haben, die den gleichen anatomischen Bau zeigen, wie die der langgestielten Randdrüsen. Auf der Oberseite der Mittelrippe finden sich nur wenige und zudem kleine Tentakeln.

Aus obigem geht hervor, daß die Unterseite des Blattes als die eigentliche Drüsenseite zu betrachten ist, während der Oberseite diese Qualifikation abgeht. Der einer eigentlichen Blattspreite entbehrende Endabschnitt der Blätter zeigt eine gleichmäßige Anordnung der Tentakeln auf der ganzen Oberfläche. Neben sehr großen, gut entwickelten Exemplaren findet sich eine große Menge kurz gestielter, wenig entwickelter Drüsen, während die Mittel-

formen gegen die Spitze hin immer seltener werden (Taf. XVI Fig. 12).

Bei der genauern Durchsicht des Herbariummaterials zeigte es sich, daß die hier in Frage kommenden getrockneten Pflanzen mit einer Menge von kleinen Käfern, Mücken und Fliegen besetzt sind und zwar finden sich die fliegenden Insekten in den beiden Randzonen, während die Käfer meistens auf der Leiste der Blattunterseite zu finden sind. In der Rinne der Oberseite treffen wir nur ausnahmsweise auf Insekten. Bringt man diese Beobachtungstatsache in Beziehung mit der Verteilung und Form der Tentakeln, so erhält man den Eindruck, daß die Randdrüsen die auffliegenden Insekten gefangen nehmen, die rippenständigen Tentakeln auf der Rückseite der Blätter dagegen die hinaufsteigenden Käfer festhalten. Die rinnenförmige Oberseite kann wegen der sich gegenseitig berührenden oder gar kreuzenden gestielten Drüsen der beiden Blattränder (Fig. 14) von hinaufkriechenden Insekten nicht erreicht werden, und für heranfliegende Insekten ist dies höchstens im untern Abschnitt des Blattes möglich, wo die zum Teil auf- und zum Teil einwärts gerichteten Randtentakeln wegen der größeren Entfernung der beiden Blattränder einander nicht mehr berühren, geschweige denn kreuzen können. Der Zweck der Anordnung und Stellung dieser Tentakeln ist in die Augen springend: Die einmal festgehaltenen Insekten können nämlich bei heftigem Regen nicht weggespült werden, was der Fall wäre, wenn die Fangorgane mit den gefangenen Tieren statt auf der Unterseite und am Rande auf der Oberseite der Blätter sich befänden. Daß diese Tentakeln aber wirkliche, typische Insektenfänger sind, muß aus ihrem anatomischen Bau mit Sicherheit geschlossen werden.

Die Ober- und Unterseite des Blattes sind geschützt durch eine kleinzellige Epidermis, welche über und unter der Mittelrippe zweischichtig ist (Fig. 11 und 15). Der Umstand, daß Spaltöffnungen nur auf der Unterseite zahlreich vorkommen, aber auf der Oberseite fehlen, findet darin seine Erklärung, daß die Blätter als zentripetal leitende Wasserrinnen zu dienen haben. Die Spaltöffnungen sind klein, führen zu einer wenig voluminösen Atemhöhle und sind zwischen den Epidermiszellen in gleicher Höhe wie diese inseriert. Unter der oberen Epidermis liegt ein lockeres, kleinzelliges Schwammparenchym; zwischen der obern Epidermis und den Sclerenchymcheiden der Haupt- sowie der größeren Nebengefäßbündel ist es durch dichtgedrängtes, kleinzelliges Parenchymgewebe ohne

Intercellularräume ersetzt. An die untere Epidermis schließt sich ein großmaschiges Parenchym, welches im Bereich der Mittelrippe, wo sich ebenfalls keine Intercellularräume vorfinden, besonders deutlich ausgeprägt ist. Diese großen, dünnwandigen Zellen stehen wahrscheinlich im Dienste der Wasserspeicherung, wofür diese Pflanze außerordentlich besorgt sein muß.

Das Hauptgefäßbündel ist oben und unten durch eine mehrschichtige Sclerenchym Scheide begrenzt. Es hat die Form der Ziffer 8 (Fig. 15), bei welcher die untere Null von außen nach innen durch einen Streifen Sclerenchym, eine Lage Siebteil und einen außerordentlich entwickelten Gefäßteil ausgefüllt ist, während die obere Null, d. h. der centripetale Teil des Gefäßbündels aus sehr stark verholzten Sclerenchymzellen besteht, in welcher Zusammensetzung die Festigkeit des Roridulablattes ihre Begründung findet. Die großen Nebengefäßbündel besitzen ebenfalls eine innere, meistens 2—4schichtige, und eine äußere, 1—2schichtige Sclerenchym Scheide und zeigen einen runden Querschnitt. Abzweigungen des Gefäßbündels nach den Drüsenfußpunkten sind nicht vorhanden, hingegen endigt das Hauptgefäßbündel des Blattes unmittelbar am Fußstück des großen Endtentakels.

### Die Tentakeln.

(Taf. XVI Fig. 1, 2, 3 und 4.)

Alle Tentakeln, so verschieden sie auch an Größe sind, zeigen Übereinstimmung im Habitus und anatomischen Aufbau. Sie bestehen meistens aus einem etwas breiten Fußstück, einem sich nur ganz schwach verjüngenden Stiel, der bei den langen Vertretern 8—12 mal so lang ist, wie das ihn krönende, kolbenförmig angeschwollene Drüsenköpfchen. Aus Querschnittserien durch die langen, rundstieligen Tentakeln, ist ersichtlich, daß diese am Fußstück aus einer bis 32 Zellen enthaltenden Epidermis und aus 2—3 Kreisen centraler Parenchymzellen bestehen. Nicht selten zeigen die Epidermiszellen des Fußstückes Intercellularräume, welche dadurch gebildet werden, daß sich die radial verlaufenden Zellwänden spalteten (Fig. 7). Nach oben findet eine Reduktion der Epidermiszellen bis auf zwei Drittel der in der Basis vorhandenen Zahl statt, und das gleiche Verhältnis zeigt sich auch bei den centralen Zellen. Die Wände der Zellen der Epidermis sind ziemlich verdickt, die Parenchymzellen dagegen dünnwandig. Beide Zellformen zeichnen sich durch große Länge aus; das Verhältnis von Durchmesser zur Länge ist gleich 1:10—12. Ein centrales Gefäß, wie es M. G. Dutailly 1901 in seiner etwas

flüchtig gehaltenen Abbildung darstellt, fehlt bei *Roridula* vollständig. Ein einziges Mal fand ich bei einem Blattspitzententakel ein Gefäß etwas in die Basis desselben eintretend; es handelte sich dabei aber um das Ende des Gefäßbündels, das ausnahmsweise etwas weiter vorgeschoben war und somit in der Basis dieses Spitzententakels endigte. Zudem hält es schwer, den Grenzpunkt zwischen Blattende und Tentakelfuß genau zu bestimmen.

Der Mangel an Gefäßen in den Tentakeln ist indes an und für sich absolut kein Beweis dafür, daß es sich hier nicht um analoge Organe, wie z. B. bei den Tentakeln der *Drosera rotundifolia*, handle. Die durch dünne Wände getrennten, sehr langen cylindrischen Parenchymzellen der Stiele sind gewiß auch geeignet, leicht Flüssigkeiten zu leiten. Der interessanteste Abschnitt der Tentakeln ist aber das Köpfchen (Fig. 1 und 4).

Die kurzen polyedrischen Epidermiszellen, welche in meridianen Reihen stehen, besitzen einen eigentümlich zerklüfteten und zackigen Cutinüberzug, welcher über den Zellumen die größte Mächtigkeit erreicht, über den radialen Membranen dagegen etwas schmaler wird. Die Cutinschicht (Fig. 1 *E* und Fig. 10) ist von feinen, schief und gewunden verlaufenden Poren durchsetzt, welche bis zur Peripherie der äußeren Membran verlaufen. Am stärksten entwickelt zeigt sich die Cutinbildung in der Polgegend, so daß dort das Tentakelköpfchen runzelig erscheint, nimmt aber gegen die Insertionsstelle hin ab und verschwindet auf den Epidermiszellen des Stieles ganz.

Die Epidermiszellen des Köpfchens sind schmale, aber tiefe Zellen mit schwach geschweiften Seitenwänden, großen Zellkernen und grobkörnigem Cytoplasma. Sie grenzen nach innen an den kolbenförmigen Komplex von ziemlich festwandigen Parenchymzellen, welche aber der Eigenschaften der Tracheidenzellen durchaus entbehren. Es handelt sich hier aber dessenungeachtet doch um eine Einrichtung zur Speicherung von Flüssigkeiten. Der centrale Zellenkolben ist an der Basis etwas eingeschnürt, indem dort 2—3 Ringe von Epidermiszellen nach innen eine etwas stärkere Entfaltung aufweisen. Die Zellen dieses Kolbens bilden die direkte Fortsetzung der Stielparenchymzellen, zeigen aber im Gegensatz zu den Stielzellen die auch den Epidermiszellen eigene Verkürzung und besitzen etwas dickere Membranen als die Parenchymzellen des Stieles.

Die große Zahl der an den Drüsen hängenden Insekten läßt darauf schließen, daß die Köpfchen eine klebrige Substanz absondern, und die sehr zahlreichen, von allen Weichteilen entblößten Insekten-

skelette sprechen dafür, daß die Pflanze organische Substanzen aufnimmt. Wenn man bedenkt, daß ihre Tentakeln sich nicht über die gefangenen Insekten einbiegen können, so steht man vor der Tatsache, daß die in ihren Bereich kommenden Tiere einzig und allein durch das Sekret festgehalten werden müssen. Trotz eifrigen Suchens, war es mir nämlich nicht möglich, auch nur ein einziges eingebogenes Tentakel zu finden. Damit aber so zahlreiche und verhältnismäßig große Insekten durch das Sekret festgehalten werden können, ist es absolut notwendig, daß dieses von sehr zäher Beschaffenheit sei und in innigem, schwer zu trennenden Kontakt mit den Köpfchen stehe. Das ist nun in der Tat der Fall und zwar einerseits infolge der rauhen, zerklüfteten Oberfläche des Köpfchens und andererseits dadurch, daß der ganze Schleimtropfen durch Sekretfäden, welche die gewundenen Kanäle des Cutinüberzuges ausfüllen, verankert ist.

Von einer genauen Feststellung der Entwicklungsgeschichte der Drüsen mußte ich Umgang nehmen, da eine solche an Hand von Herbariummaterial überhaupt nicht möglich ist.

Nach den vorstehenden Erörterungen dürfte die Wahrscheinlichkeit schwerlich bestritten werden können, daß wir in *Roridula* ebenfalls eine Pflanze vor uns haben, deren ganze Struktur dem Insektenfang und der Verdauung organischer Stoffe angepaßt ist. Fütterungsversuche und nachherige Untersuchung des Zellinhaltes würden selbstverständlich die sicherste Aufklärung ergeben haben; ich bin aber überzeugt, daß sie sich mit meiner durch anatomische Untersuchungen gewonnenen Mutmaßung decken würde.

### ***Drosera rotundifolia* L.**

(Taf. XVII, XVIII, XIX.)

Meine Untersuchungen an dieser Pflanze beschränkten sich fast ausschließlich auf die anatomische Beschaffenheit der Blätter und ihrer Anhangsorgane.

Die ganze Oberseite der sich etwas mehr in die Breite als in die Länge ausdehnenden Blattspreite ist mit drüsentragenden Auswüchsen, sog. Tentakeln, besetzt. Jede Drüse ist von einem großen Tropfen klebrigen, schleimigen, sauren Sekretes umgeben, welcher selbst bei der größten Sonnenhitze erhalten bleibt (Taf. XVII Fig. 17). Die Blätter gehen, in ihrer Breite rasch abfallend, mit kurzem Übergang in den zweikantigen, 3—5 cm langen Stiel über. Dieser ist mit Trichomen verschiedenster Form bedeckt. Die meist intensiv rote

Blattspreite ist im innern Abschnitt konkav, gegen den Rand hin aber konvex. Die dicht gedrängt stehenden Tentakeln der Vertiefung des Blattes sind die kleinsten und stehen senkrecht von der Blattfläche ab. Gegen die Peripherie hin werden diese eigentümlichen Blattanhängsel immer länger und nehmen successive schiefe bis wagrechte Stellung an, ja die randständigen Drüsenträger sind nicht selten schräg abwärts gerichtet.

Die Tentakeln bestehen aus einem nach der Spitze hin dünner werdenden, haarförmigen Stiel und einer diesem aufsitzenden Sekretions- bzw. Absorptionsdrüse, welche letztere bei den Randtentakeln anders ausgebildet ist als bei den flächenständigen. Bei beiden Formen aber zeichnet sich schon bei nur flüchtiger, äußerlicher Betrachtung eine kleine Zone dicht unter der Drüse dadurch aus, daß sie farblos oder schwach grünlich ist, während sonst der Stiel intensiv rot und die eigentliche Drüse purpurrot gefärbt sind. Über diese Stelle werde ich mich ihrer Wichtigkeit halber weiter unten eingehender aussprechen. Als weitere, allerdings unscheinbare, aber sehr zahlreiche Anhangsgebilde der Blätter sind ferner die sitzenden Drüsen, — Trichome — zu erwähnen, welche ausnahmslos epidermalen Ursprungs sind, während bei der Tentakelbildung alle Elemente des Blattes, Epidermis, Parenchym und sogar ein Gefäßstrang Verwendung finden.

Das Droserablatt erhält Halt und Festigkeit durch ein Gefäßbündel (Taf. XVII Fig. 16), das sich von der Mitte des Blattstieles an in drei Äste teilt, von denen der mittlere beinahe doppelt so stark ist wie die beiden randläufigen, welche ihrerseits beim Übergang in die Blattspreite zur Versorgung der ersten 5—6 Randtentakeln einen Zweig nach außen abgeben und sich dann parallel zum Blattrand fortsetzen, bis sie mit den Ausläufern des mittleren Gefäßbündels zusammentreffen und so einen geschlossenen Bogen bilden. Das mittlere, stärkste Gefäßbündel sendet beim Eintritt in die Spreite unter spitzen Winkeln zwei Zweige ab, welche mehr gegen die Oberseite hin gerichtet sind und hauptsächlich die Flächententakeln mit Tracheiden versorgen, während der mittlere Strang sich in der Mittellinie, mehr auf die Unterseite verlagert, fortsetzt, um sich im vorderen Drittel der Spreite gabelig zu teilen. Diese Gabeläste senden Tracheiden in die vorderen, randständigen Tentakeln, nachdem sie unmittelbar vorher den Randbogen der seitlichen Hauptstränge geschlossen haben. Vom Medianstrange senkrecht aufsteigend, ziehen sich Tracheiden in die mediane Reihe der flächenständigen Tentakeln,

welche beim embryonalen Blatte zuerst zur vollen Reife gelangen. Die verhältnismäßig dünnen Gefäßbündel, welche im Blatte nicht als vorspringende Nervatur zum Ausdrucke kommen, sind von großlumigem, an Intercellularen reichem Blattparenchymgewebe umschlossen. Gefäß- und Siebteil sind ungefähr gleich mächtig, der erstere ist eher etwas weniger umfangreich, als der letztere. Im Siebteil liegen zerstreut die dünnwandigen Siebröhren, umgeben von ebenfalls außerordentlich dünnwandigen Geleit- und Parenchymzellen. Der Basalteil führt als wasserleitende Elemente teils ringförmig-, teils spiralig verdickte Tracheen und Tracheiden, während in den Tentakelstielen ausschließlich Spiraltracheiden mit ein oder zwei Spiralen vorkommen (Taf. XVIII Fig. 25).

Die kollateralen Gefäßbündel zeigen im Querschnitt Kreisflächenform. In den Abzweigungen, welche nach den Emergenzen hin verlaufen, tritt der Siebteil immer mehr zurück und verliert sich schließlich, so daß in den Tentakelstielen nur Gefäße zu finden sind, welche zuletzt mit stumpfer Spitze im Tracheidenkomplex der Drüsen enden (Taf. XVII Fig. 7 und 10).

Die Epidermis der Blattspreite besteht aus fest ineinandergefügten, regelmässigen, nicht gewellten Zellen, welche auf der Blattunterseite (Taf. XVII Fig. 15) 5—6 mal, auf der Oberseite (Taf. XVIII Fig. 20) aber nur 2—3 mal so lang als breit sind. Die Zellen sind jedoch auf der Unterseite des Blattes durchschnittlich etwas kleiner als auf der Oberseite.

Auf beiden Epidermen finden sich neben vielen sitzenden Drüsen zahlreiche Spaltöffnungen (400 — 500 per Quadratcentimeter), deren Spalten die Richtung des Längsdurchmessers der umliegenden Epidermiszellen haben.

Die sessilen (sitzenden) Drüsen, welche sich an allen chlorophyllführenden Teilen vorfinden, sind am zahlreichsten auf der Ober- und Unterseite des Blattes, zeigen aber verschiedene Ausbildung, je nach ihrem Standort. Grönland 1855 und Trécul 1855 haben diese Zellen nur flüchtig untersucht. Nitschkes Darstellung 1861 dagegen kommt den tatsächlichen Verhältnissen wesentlich näher, wenn sie auch nicht auf vollständige Richtigkeit Anspruch machen kann.

Die Entwicklungsgeschichte gibt uns genauen Aufschluß über diese epidermalen Gebilde (Taf. XIX Fig. 27—33). Aus einer papillenförmig nach außen vorgewölbten Epidermiszelle, in welcher zunächst eine Vertikal- und dann eine Horizontalteilung eintritt, ent-

steht ein Gebilde aus vier Zellen. In den oberen zwei Zellen findet sodann wiederum eine Zweiteilung durch je eine horizontale Wand statt und dadurch hat sich im Prinzip die sitzende Drüse fertig gebildet. Sie besteht aus 2 Basal-, 2 Stiel- und 2 Köpfchenzellen, welche letztere sich in der Folge allerdings noch stark vergrößern. Nicht selten entsteht aber durch Auftreten einer dritten horizontalen Membran ein zweistöckiger Stiel, welcher aber dessenungeachtet, infolge sehr flacher, niedriger Zellen nicht höher ist als ein einstöckiger; andernfalls kann aber durch Verlängerung der oberen zwei Stielzellen eine solche des Stieles selbst eintreten. Daraus erklärt sich das Vorkommen von Drüsenstielen sehr ungleicher Länge. Während im gewöhnlichen Falle die Köpfchenzellen kugelförmig anschwellen, können sie sich auch seitlich ausziehen, so daß ein Gabelhaar entsteht. Ferner kann sich durch eine weitere Teilung der zwei Köpfchenzellen ein vierzelliges Köpfchen bilden. Stiellänge und die Formation der Köpfchen zeigen eine große Mannigfaltigkeit, die aber keineswegs regellos ist, denn die verschiedenen Formen treten ihrerseits wieder nur auf ganz bestimmten Abschnitten des Blattes auf (Taf. XIX Fig. 27—39).

Beim ausgewachsenen Blatte sieht man auf der Blattunterseite zahlreiche kleine, niedere Gebilde, bestehend aus 2 Basal-, 2—4 ganz kurzen Stiel- und 2 kleinen Köpfchenzellen, welche letztere zusammen ungefähr so groß sind wie die zwei Schließzellen der Spaltöffnungen. Bei etwas älteren Blättern findet man viele dieser Köpfchen abgefallen, so daß die beiden Stielzellen sichtbar sind. Der Inhalt der Köpfchen dieser Gebilde ist von hellbrauner bis ganz heller Farbe. Das leichte Abfallen der Köpfchen deutet darauf hin, daß diese Drüsen für die Pflanze von geringem Nutzen sind und es sich hier sehr wahrscheinlich bloß um rudimentäre Gebilde handelt.

Anders sind die Verhältnisse bei den sitzenden Drüsen der konkaven Wölbung der Blattoberseite (Taf. XVIII Fig. 20), d. h. der Zone der senkrecht abstehenden, flächenständigen kurzen Tentakeln, obgleich sie in ihrem Bau so ziemlich mit denjenigen der Blattunterseite übereinstimmen und ebenfalls aus 2 Basal-, 2—4 Stiel- und 2 Köpfchenzellen bestehen, allerdings mit der Abweichung, daß letztere hier stark angeschwollen sind, nicht selten etwas über die Stielzellen herabhängen und sich so mit ihrem Rande der Epidermis nähern. Der Stiel ist ferner wegen der platten Form der ihn zusammensetzenden Zellen auffallend kurz, und die trennenden Membranen zwischen Basal- und Stielzellen sind merkwürdigerweise cutinisiert,

was mit Jod-Jodkalium und Chlorzinkjod leicht nachweisbar ist. Die Kopfzellen sind hier meistens, wie die Zellen der Sekretionsscheibe der gestielten Drüsen, blafs- bis tiefrot gefärbt. Wenn von dem mit gelösten animalischen Substanzen vermischten Sekret des Tentakels etwas auf die sitzenden Drüsen heruntertriefet, wird es von diesen absorbiert und es zeigt sich bei ihnen bald eine Trübung, Dunklung und Ballung des Inhalts. Wir haben hier also analoge Erscheinungen wie in der Sekretionsscheibe der Tentakeldrüsen. Vergegenwärtigt man sich, dafs die Epidermis der Blattoberseite neben diesen sitzenden Drüsen eine grofse Menge von Spaltöffnungen enthält, so sehen wir auch die Notwendigkeit einer Absorption des mitunter von den Tentakeln niedertriefenden Sekretes ein.

Gegen die Peripherie des Blattes und dessen Übergang in den Stiel werden die Drüsen meist länger und hier finden sich auch die oben erwähnten gabeligen Formen (Taf. XIX Fig. 39—42). Die Drüsenköpfchen sind ganz blafs und zeigen keine Reaktion ihres Inhaltes beim Benetzen mit Nährflüssigkeit, sie kommen aber auch nicht in den Fall wie die vorhin besprochenen sitzenden Drüsen, zum Zwecke der Trockenlegung der Epidermis Sekret absorbieren zu müssen, da sich die randständigen Tentakeln zum Festhalten und Auflösen von Insekten gegen das Centrum des Blattes hin einbiegen. Diese Gebilde stehen also nicht als Absorptionsdrüsen in Funktion und haben durch ihre Untätigkeit die Fähigkeit zum Absorbieren organischer Stoffe eingebüfst.

Die wunderlichsten und mannigfaltigsten Formen von Epidermisgebilden finden sich aber auf dem Blattstiel (Taf. XIX Fig. 41, 42). Trichome mit kurzen, längeren und langen Stielen, mit 1—3—5 Stockwerken von je zwei Zellen, gekrönt mit einem kleinen Köpfchen, das aus 2—4—6 Zellen besteht, sind hier in grofser Zahl zu treffen. Diese Köpfchenzellen sind meistens eng zusammengedrängt, mitunter aber auch etwas ausgezogen; es sind also verschiedene Modifikationen des primären dreiteiligen Gebildes, welches ursprünglich, wie bereits erwähnt, aus zwei Basal-, zwei Stiel- und zwei Köpfchenzellen bestand.

Bei jungen, noch nicht in Tätigkeit gesetzten Blättern zeigt sich in den Formen ihrer Epidermisgebilde eine grofse Einheitlichkeit, in ganz jungem Zustande sogar völlige Gleichheit. Wir treffen diese Gebilde gleichmäfsig auf der gesamten Blattoberfläche verteilt und ihre Köpfchenzellen zeigen alle eine Trübung ihres Inhaltes, wenn man die Blätter in, den Flächententakeln entnommene, Nährflüssigkeit legt. Die Absorptionsfähigkeit ist also im primären Zustande allen

Drüsen eigen, reduziert sich aber sekundär auf diejenigen Gebilde, welche allein in den Fall kommen, im Interesse der Pflanze eine Absorptionstätigkeit auszuüben. Es verdienen daher einzig und allein nur die Trichome des konkaven Teiles der Blattoberseite den Namen Drüsen, und ihres Aufbaues wegen ist das Prädikat sessil gerechtfertigt. Dafs diese Drüsen der Epidermis möglichst angeschmiegt sein müssen, ist eine durch ihre Funktion bestimmte Notwendigkeit. Die Cutinisierung der Horizontalmembran des Stieles dürfte vermutlich den gleichen Zweck haben wie diejenige der Zellwände der Parenchym- oder Zwischenschicht der eigentlichen Absorptionsdrüsen.

Die Tentakeln mit ihren Drüsenköpfen erschienen den sehr zahlreichen Droseraforschern als die wertvollsten Untersuchungsobjekte. Da sich aber die verschiedenen Darstellungen in einzelnen Partien nicht selten widersprechen und oft unklar sind, will ich im folgenden versuchen, durch Wort und Bild eine genaue Vorstellung zu ermöglichen. Meine Resultate bilden die Zusammenfassung der Beobachtungen an lebendem und totem Material, an jungen und alten Blättern und vor allem an Quer- und Längsschnittserien durch in Paraffin eingebettetes Material. Den eigenartigen Bau der Drüsenköpfe konnte ich mir erst erklären, nachdem ich mit grofser Mühe die Entwicklungsgeschichte der Tentakeln und deren Köpfe festgestellt hatte.

Es handelt sich um zwei differenzierte, charakteristische Formen, welche nach ihrem Standorte als Flächen- und Randtentakeln benannt werden können. Die einfachere Form, nämlich die Flächen tentakeln, sollen hier zuerst beschrieben werden (Taf. XVII, Fig. 5).

Sie unterscheiden sich voneinander nur durch die Länge des Stieles, der bei den innersten am kürzesten ist, so dafs eine die Tentakelköpfe verbindende Ebene uhrschalenförmig wäre. Der unter einem rechten Winkel vom Blatt abstehende, gerade, unbewegliche, auf etwas verbreitertem Fufsstück stehende Tentakelstiel ist nur 2—3mal so lang als die ihn krönende, achsensymmetrische kolbenförmiglängliche Drüse. Der platte, mit 12—16 Reihen länglicher Epidermiszellen ausgestattete Stiel trägt nur auf seinem Fufsstück einige wenige sitzende Drüsen, während bei den Randtentakeln sich diese auf deren ganzer Stielausdehnung vorfinden. Unter der Epidermis liegt ein Parenchymcylinder, welcher im Fufsstück zwei-, weiter oben aber nur einschichtig ist. Derselbe besteht aus langgestreckten, chlorophyllreichen Zellen. Im Stiele sind keine Interzellularräume vorhanden. Als centraler Kern findet sich im Stiel eine mit dichtgedrängter Spirale ausgesteifte Tracheide oder ein Gefäß als direkte

Fortsetzung eines Gefäßbündelzweiges. Dieses Gefäß bzw. die Tracheide setzt sich als centrale Achse noch in den Tracheidenkomplex der Drüse fort, während die übrigen Stielelemente an der Basis des Kopfes scharf abgegrenzt sind (Taf. XVII Fig. 10). Der oberste Kranz der Epidermiszellen des Stieles besteht aus kurzen, aber centralwärts vertieften Zellen; ich nenne ihn Halskranz (Taf. XVII Fig. 9 *HK*, 10 *HKZ*, 11). Die Zellen grenzen abwärts an die Epidermis- und Stielparenchymzellen, einwärts an den Tracheidenkomplex und aufwärts an die langen Parenchym- oder Zwischenschichtzellen. Die eigentümliche Verkeilung dieser Zellen ist noch von keinem Autor richtig beobachtet und dargestellt worden. Warming 1873 gibt zwar eine wenigstens annähernd richtige Abbildung, aber keine Deutung. Ich werde auf diesen meist farblosen oder nur schwach grünlich gefärbten Zellenkranz später zu sprechen kommen. Über diesem Kranz folgt nun ein Ring ganz schmaler Zellen; es sind die Enden der langen Parenchymzellen. Unmittelbar über diesen beginnt nun die prächtig rot gefärbte Sekretions-scheibe des Tentakelkopfes. Die epidermalen Zellen desselben zeigen alle nach außen annähernd gleiche Form; es sind meridian geordnete, meistens sechsseitige Gebilde. Ein Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Drüsenkopfes zeigt, daß der Sekretionsmantel zweischichtig ist, worauf nach innen die sogenannte Parenchymglocke folgt, welche den stark entwickelten, aus langgestreckten Zellen zusammengesetzten Tracheidenkomplex einschließt. Ein genau durch die Längsachse geführter Schnitt (Taf. XVII Fig. 6, 7, 8 u. 10) zeigt uns deutlich die Größen- und Formverhältnisse der verschiedenen Zellen. Durchwegs sind die Zellen der zweiten Schicht des Sekretionsmantels kleiner als die der ersten. Der Unterschied ist besonders am oberen Ende des Kolbens, gegen den Scheitel hin, groß, wo die innere Schicht so kleine Zellen besitzt, daß sie kaum wahrgenommen werden können und darum von einigen Forschern ganz übersehen wurden. Nach unten, gegen die Kolbenbasis hin, findet jedoch eine annähernde Ausgleichung in den Größenverhältnissen der Zellen beider Schichten statt. Der untere Abschluß des Sekretionsmantels wird durch einen einzigen Zellring gebildet, dessen Zellen keilförmig über dem Rande der Parenchymglocke auslaufen. Die Zellen dieses Mantels zeichnen sich ferner noch aus durch mehr oder weniger entwickelte, septenförmige Membranleisten, welche vom Drüsenscheitel an abwärts gegen den Stiel hin immer vollkommener entwickelt sind und sich in den untersten Zellen oft zu Membranleistenbogen vereinigen, während die großen, dem obersten Teil des

Mantels angehörigen Zellen die kleinsten, unentwickelsten, ja mitunter gar keine Membranleisten aufweisen. Letzteres trifft besonders bei denjenigen Drüsen zu, welche den Übergang zwischen den Rand- und Flächententakeln bilden, also bei jenen Tentakeln, welche sich, um an der Verdauung animalischer Stoffe partizipieren zu können, nach der inneren Blattfläche einbiegen müssen. Diese Membransepten verlaufen im mittleren und unteren Abschnitt des Mantels vorwiegend in der Richtung von Parallelkreisen (Taf. XVII Fig. 12), weiter oben aber mehr netzartig. Alle Zellen enthalten einen grossen, rundlichen Zellkern. Der ganze Sekretionsmantel ist ferner mit einer porösen, siebartigen Cuticula überzogen.

Denkt man sich den Sekretionsmantel weggehoben, so kommt die sogenannte Parenchymglocke zum Vorschein (Taf. XVII Fig. 6). Diese besteht in ihrer oberen Wölbung aus 12—16 mit wellenförmig verbogenen Seitenwänden versehenen Zellen, von welchen aus 12—16 langgestreckte, seitlich ebenfalls gewellte Zellen nach dem Glockenrande hinziehen, um an der Peripherie als schmaler Kranz zu enden. Diese langgestreckten Zellen sind mindestens halb so lang als die ganze Glocke und wie die übrigen Zellen dieses Gebildes flachgedrückt. Die Längswände sind ziemlich verdickt und cutinisiert. Ob es sich hier wirklich, wie Goebel vermutet, darum handelt, das Wasser vom Blattgewebe nur nach der Sekretionsfläche hindurchtreten zu lassen, nicht aber umgekehrt, bleibt noch zu untersuchen.

Wird nun diese Parenchymglocke ebenfalls weggehoben gedacht, so bleibt der aus länglichen, zum Teil sehr weitlumigen Tracheidenzellen bestehende kolbenförmige Kern gleichsam aufgestülpt an das Endstück des Tracheidenstranges (Taf. XVII Fig. 7 und 10), welcher vom Tentakelstiel umschlossen ist.

Die Zellen des Halskranzes sind durch dichtgedrängt stehende Tüpfel mit den sie oben begrenzenden Zellabschnitten der langen Parenchymzellen sowie mit den angrenzenden Tracheidenzellen in Verbindung gesetzt (Taf. XVII Fig. 11). Durch eine grosse Zahl von Tüpfeln ist ferner die Kommunikation zwischen den Halskranz- und den obersten Stielparenchymzellen einerseits und durch einige wenige solcher mit den angrenzenden Epidermiszellen des Stieles andererseits hergestellt; die obersten Halsparenchymzellen grenzen nämlich an die innersten und zugleich untersten Tracheidenzellen, sowie an die Zellen des Halskranzes. Die Cuticula dieser Zellen ist mit vielen Poren durchsetzt. Beobachtet man bei lebenden Pflanzen diese Stelle, so kann man, starke Beleuchtung vorausgesetzt, im Zellinnern lebhaft

Strömungen und tanzende Bewegungen kleiner, dunkler Körperchen wahrnehmen. Wenn man die Form des Sekrettropfens an zum Insektenfange bereiten Tentakeln genauer ins Auge faßt, so fällt auf, daß der spindelförmige Tropfen auf der Höhe des Halskranzes seinen größten Querdurchmesser aufweist. Das Sekretionswasser, welches zum größten Teil aus den Halskranzzellen austritt, stammt aus dem Tracheidenkomplex. Die langen unteren Zellen der Parenchymglocke dienen der Wasserzuleitung aus den obersten Tracheidenzellen; die unteren äußeren Tracheidenzellen geben Wasser direkt an die Halskranzzellen, und die inneren untersten Tracheiden, teilweise durch Vermittlung der obersten Stielparenchymzellen, an diese ab. Durch die äußere Wandung der Zellen des Halskranzes dringt zur Vermehrung des dickflüssigeren, von der Sekretionsscheibe abgesonderten Sekretes eine klare Flüssigkeit und bildet dadurch den großen, perlenartig glänzenden Tropfen. Infolge dieser Einrichtung kann durch Verdunstung verloren gegangenes Wasser leicht wieder ersetzt werden, und wir finden es daher begreiflich, wenn, selbst bei mehrstündiger intensiver Insolation, die Sekrettropfen an den Tentakeln ihre ursprüngliche Größe beibehalten.

Ich vermute, daß durch die Halskranzzellen auch Wasser, aber nur solches absorbiert werden kann, während die gelösten animalischen Substanzen durch die Zellen der Sekretionsscheibe eintreten müssen, wo sich nach der Absorption die bekannten Trübungen und Ballungen einstellen, welche Erscheinungen ich aber in den Halskranzzellen nie konstatieren konnte. Die Zellen der Sekretionsscheibe sind offenbar die ausschließlichen Laboratorien für die Umwandlung der aufgenommenen organischen Stoffe. Dazu sind sie wohl dadurch besonders befähigt, daß die Oberfläche der Plasmahaut durch zahlreiche Membranleisten stark vergrößert ist.

Die Entwicklungsgeschichte der flächenständigen Tentakeln (Taf. XVIII Fig. 1—10) ergibt neben anderen interessanten Tatsachen in erster Linie genauen Aufschluß über die Bildung der langen, an der Peripherie endenden Zellen. Die Tentakeln entwickeln sich im Schutze der Einwölbung des jungen Blattes zur vollen Reife. Auf der ursprünglich glatten, inneren Epidermis bilden sich kleine Hügelchen, hervorgerufen durch lokalisierte Wucherung des unter der Epidermis gelegenen Parenchyms. Ein aus meistens vier Zellreihen bestehender Parenchymcylinder drängt sich, infolge fortwährender Querteilung und Wachstum der Spitzenzellen, nach oben. Dadurch entsteht ein zapfenförmiges, aus Epidermis- und Parenchymzellen zusammenge-

setztes Gebilde. Nachher erfolgt ein Ausweiten der zweit- und drittobersten Etage des Parenchymzapfens, worauf sich dessen Zellen durch senkrechte Membranen teilen und die Tochterzellen wiederum an Volumen zunehmen. Auf diese Weise hat sich nun ein köpfchenförmiges Endstück gebildet, das durch weiteres Wachstum der Parenchymzellen zur eigentlichen Drüse wird. Die obersten vier Parenchymzellen und die äusseren seitlichen Tochterzellen der zweit- und drittobersten Parenchymetage vergrößern sich stark und bilden, parallel zur Oberfläche des Köpfchens, Membranen, wodurch der primäre, aus vier Zellreihen bestehende Parenchymzapfen mit zwei primären, glockenförmigen Parenchymhüllen umgeben wird, von denen die äussere doppelt so viele Zellen besitzt wie die innere, und zwar hervorgerufen durch nachträglich in der äusseren Zellhülle auftretende Meridianmembranen. Durch diese Zellwucherung wird das Köpfchen bedeutend grösser und der epidermale Mantel infolge Zellteilung und Wachstum erweitert. Ein auffälliges Verhalten zeigt der Zellenring an der Übergangsstelle des primären Tentakelstiels zum Drüsenkölbchen; die Zellen desselben strecken sich nämlich schief ein- und aufwärts. Die Zellen der unmittelbar unter der Epidermis gelegenen äusseren Parenchymglocke teilen sich weiter durch Horizontal- und Meridianmembranen. Diese Teilung wiederholt sich namentlich im unteren Abschnitt der Glocke ein oder mehrere Male, wodurch die kleinzellige zweite Schicht der Sekretionsscheibe geschaffen wird, welche also parenchymatischen und nicht epidermalen Ursprungs ist. Die Zellen der inneren Glocke teilen sich unterdessen noch einmal und zwar nur meridional; dadurch entstehen die ziemlich langen und breiten Zellen des oberen Abschnittes der eigentlichen Parenchymglocke. Inzwischen haben sich aber die einzelnen Glieder des oben erwähnten Zellenrings noch weiter ein- und aufwärts verlängert, was nur durch das im unteren Gürtel des primären Drüsenkolbens von Zellteilung begleitete Wachstum ermöglicht werden konnte, indem dadurch der obere Kugelabschnitt emporgehoben, die anfängliche rundliche Form des Drüsenkopfes oval ausgezogen und Raum für die Verlängerung der genannten epidermalen Zellen geschaffen wurde. Der obere Teil der Parenchymglocke ist somit parenchymatischen, der untere, aus vorwiegend langen Zellen bestehende, aber epidermalen Ursprungs.

Das letzte Strecken der Zellen des Tentakelstieles findet in dem Momente statt, wo sich die jungen Blätter auszubreiten beginnen und damit genügend Raum zur Ausdehnung geschaffen wird. Gleichzeitig findet auch die Umwandlung des centralen Parenchymzapfens in

Tracheidenzellen und die der bereits vorgedrungenen, centralen Zellreihe in einen Tracheidenstrang statt. Als letzte Bildung treten die Membranleisten auf.

Die randständigen Tentakeln (Taf. XVII Fig. 1, 2, 3 und 4) zeichnen sich durch sehr lange Stiele aus. Bei den äußersten verhält sich die Länge des Stieles zur Drüsenkopflänge wie 8—12:1. Die Stiellängen nehmen mit der Entfernung ihres Standortes von der Blattmitte zu, und gegen die Blattmitte hin ab. Der Fuß der Stiele ist hier breiter, als bei den mittelständigen Tentakeln und gewöhnlich zweigt nicht nur ein einzelnes Gefäß in den Drüsenträger ab, sondern ein Strang von 3—4 Gefäßen, der sich aber bald auf zwei reduziert. Gewöhnlich enthält das eine Gefäß nur eine, das andere zwei Spiralen; beide aber enden erst im Tracheidenkomplex der Drüse. Wegen der breiten Basis dieser Tentakeln finden am Blattrande gewöhnlich nur 12—16 solcher Platz; hingegen findet sich unmittelbar innerhalb dieser äußersten Tentakelreihe ein zweiter Drüsenkreis, dessen einzelne Tentakeln so geordnet und inseriert sind, daß sie gewissermaßen die von den erstern offen gelassene Lücken ausfüllen und mit ihnen darum einen dichteren Randkranz von gestielten Drüsen bilden (Taf. XVII Fig. 16). Diese beiden Kreise haben gleiche Drüsen und werden auch gleichartig, nämlich in einwärts gerollter Spirale, angelegt und ausgebildet, um sich bei der Ausbreitung des seinem Entwicklungsabschlufs zustrebenden jungen Blattes centrifugal zu entrollen und damit die für ihre zukünftigen Funktionen geeignete Stellung einzunehmen. Die Entwicklungsgeschichte wird darüber später noch genaueren Aufschluß geben.

An dem sich ziemlich stark verjüngenden Tentakelstiel sitzt die eigenartige, aber äußerst zweckmäÙig eingerichtete Drüse, welche nicht achsensymmetrisch, wohl aber zweiseitig symmetrisch ist, an der man darum ein Oben und Unten, Links und Rechts und ein Vorn und Hinten unterscheiden kann. In einem zweiseichtigen Löffel, gebildet durch langgestreckte Epidermis- und Parenchymzellen, liegt die bei jungen Blättern kugelförmige, bei etwas ältern eiförmige und bei noch ältern aber flachlängliche, bachmuschelförmige Drüse. Im Querschnitt erkennt man auf der Oberseite eine aus zwei Schichten bestehende Sekretionsscheibe (Taf. XVIII Fig. 19), bei welcher mitunter die zweite Schicht aus sehr kleinen Zellen besteht. Hebt man diese flache Sekretionsscheibe ab, so liegt der Parenchymmantel bloß, dessen Randzellen meistens etwas länger sind als die übrigen. Sämtliche Zellen desselben haben wellig verbogene Seitenwände. Unter

diesem Mantel, welcher von der konkaven Löffelwölbung aufsteigt, liegt der Tracheidenkomplex (Taf. XVIII Fig. 18), in welchem die zwei Spiraltracheiden enden. Unter diesem befindet sich die löffelförmig ausgebreitete untere Parenchymschicht (Taf. XVII Fig. 4), welcher die untere, aus langgestreckten Zellen bestehende Epidermis anliegt (Taf. XVII Fig. 3). Diese beiden letzten löffelförmigen Schichten bilden gleichsam den Sockel der Drüse. Denkt man sich in der Mitte des Sockels eine Senkrechte errichtet, so finden wir um diese herum die Drüse in gleiche Art entwickelt, wie es bei den achsensymmetrischen Drüsen der Flächententakeln der Fall ist. Die Drüsenachse steht also hier senkrecht auf der Achse des Stieles, während Stiel und Drüsenachse bei den Flächententakeln zusammenfallen. Der Sekretionsmantel ist ebenfalls mit einer porösen Cutinschicht überzogen. Die einzelnen Zellen, besonders die gegen den Rand hin, besitzen Membranleisten und die mit wellig verbogenen Seitenwänden versehenen Zellen der flachen Parenchymglocke enthalten cutinisierte Tangentialwände. Die Randzellen dieser Glocke stehen durch Tüpfel mit den einen einheitlichen Zellenring bildenden Halskranzzellen in Verbindung, welcher gleichsam als Borde das Drüsenei umzieht. Die einzelnen Zellen dieser Borde, sie bilden also das Analogon des Halskranzes bei den Flächententakeln, greifen zum Teil unter die Randzellen der Parenchymglocke, stehen einwärts mit den Tracheidenzellen in direktem Zusammenhang und erstrecken sich mit anfänglich konkaver Wölbung gegen die Konvexität des Löffelrandes hin (Taf. XVII Fig. 2, Taf. XVIII Fig. 18, Taf. XIX Fig. 25). Auf diese Weise bildet sich eine Rinne um die eigentliche Drüse herum. Hier findet ebenfalls die intensivste Sekretion, sowie die Absorption des Wassers statt. Die untere Epidermis und die angeschmiegte untere Parenchymschicht haben mit der Sekretion bzw. Absorption nichts zu tun. Wenn wir das Tentakel als Blattspreitenteil auffassen, so liegt auf dessen oberen Fläche eine flache Drüse z. B. analog den fladenförmigen sitzenden Drüsen von *Drosophyllum*.

Die Entwicklungsgeschichte (Taf. XVIII Fig. 11—18) zeigt uns die prinzipielle Übereinstimmung der Rand- und Flächententakeldrüsen. Vom embryonalen Blattrande aus bilden sich zwei Reihen spiralig eingewundene, fingerförmige Auswüchse, bestehend aus einem Epidermismantel und einem anfänglich meistens aus vier Zellreihen zusammengesetzten Parenchymkern. Wenn das Spitzenwachstum der Spiralen infolge Raummangels sistiert wird, beginnt die Ausbildung der Drüsen durch Wucherung der oberen Zellen des

Parenchymzapfenendes. Durch fortwährende Teilung der äußersten und zugleich obersten Parenchymlage kommt es unter der sich schalenförmig emporwölbenden Epidermis, d. h. der primären äußeren Sekretionsscheibe, zur Bildung der zweiten Sekretionsschicht, der flachen Parenchymglocke und des Tracheidenkomplexes. Nachdem die junge Drüse, allerdings vorläufig noch in zusammengedrängter kugelig Form, ihre prinzipielle Ausbildung erlangt hat, beginnt sich mit dem Ausbreiten des Blattes die Spirale, unter fortwährendem Strecken der Stielzellen und der übrigen Gewebeelemente der jungen Drüse, zu entrollen. So bildet sich aus dem anfänglich kurzen, gedrängten Organ eine längliche, ziemlich platte Tentakeldrüse; zuletzt aber erfolgt die Bildung der Membranleisten. Auch hier ist also die zweischichtige Sekretionsscheibe epidermalen und parenchymatischen Ursprungs, wie im fernern auch der Randkranz der Parenchymglocke aus etwas einwärts verlängerten Epidermiszellen und der Tracheidenkomplex aus Parenchymzellen entstanden ist.

Die eigenartige Bildung der randständigen Tentakeln deutet auf eine sehr zweckentsprechende Anpassung an ihre Funktionen hin. Diese langgestielten Drüsen biegen sich nämlich blatteinwärts; um die an den Flächententakeln haftenden Insekten festzuhalten, zu töten und aufzulösen oder, um die an ihnen selbst hangen gebliebene Tiere mit den Köpfchen der flächenständigen kurzgestielten Drüsen in Berührung zu bringen. Es ist einleuchtend, daß dadurch die Auflösung der animalischen Lebewesen von zwei Seiten in Angriff genommen und somit beschleunigt wird. Ebenso ist leicht einzusehen, daß bei diesem Vorgang nur eine Seite des sich einbiegenden Tentakelkopfes mit dem zu verdauenden Insekt in Berührung kommt und darum ist praktischerweise das absorbierende Organ seitlich in der Richtung gegen die Blattmitte angebracht.

Die von Nitschke 1861 erwähnte asymmetrische Form kommt in der Tat mitunter vor und zwar vorwiegend beim dritten Tentakelkreis des Blattrandes, gleichsam als Übergangsform zwischen den achsensymmetrischen Flächen- und den zweiseitig symmetrischen Randtentakeln.

Zum Vergleiche untersuchte ich auch noch *Drosera longifolia* Hayn (*Drosera anglica* Huds.), *Drosera intermedia* Hayn und *Drosera obovata* M. K. (Bastard zwischen *D. rot* und *D. longif.*), also die übrigen schweizerischen *Drosera*arten. Bei keiner dieser drei Species ist ein Unterschied zwischen rand- und flächenständigen Tentakeln nachweisbar, denn alle Drüsenköpfe zeigen den gleichen anatomischen

Bau wie wir ihn bei den flächenständigen Tentakeln von *Drosera rot.* kennen gelernt haben. Ganz gleich sind auch die Verhältnisse bei *Drosera capensis*, dessen Tentakeln ich ebenfalls eingehend untersucht habe.

Die biologischen Schilderungen von Grönland, Trécul, Nitschke, Darwin, Morren, Hugo de Vries und Goebel habe ich leider aus Mangel an Zeit nur teilweise nachprüfen können, ich fand dabei aber keine wesentlichen Abweichungen von den durch diese Forscher aufgestellten Tatsachen. Die von Hugo de Vries geschilderten und auch von Darwin erwähnten Aggregationserscheinungen konnte ich ebenfalls beobachten; ich habe dieselben aber nicht weiter verfolgt. Es sei an dieser Stelle aufmerksam gemacht auf die trefflichen Untersuchungen von Huie Lily 1896, 97, 99 und Otto Rosenberg 1899.

Die Tatsache hingegen möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß nämlich das von den Drüsen ausgeschiedene Sekret nur dann verdauende Kraft hat, wenn die Ausscheidung infolge eines chemischen Reizes durch stickstoffhaltige Substanzen stattfindet, nicht aber, wenn die Reizung der Drüsen rein mechanischer Art ist, wie z. B. durch Verbringung von Sandkörnchen, Glassplitterchen, Holzstücken etc. auf die Sekretionsscheibe oder durch Bestreichung derselben mit einem Pinsel. Ist der Reiz chemischer Art, so tritt bei dem sezernierenden Organ bald eine intensive Ausscheidung von dickflüssigem Sekret ein; ist er bloß mechanischer Natur, so findet zwar ebenfalls eine Ausscheidung statt, aber diese ist wässerig dünnflüssig und stammt vorwiegend aus den Halskranzzellen. Ein auf die Tentakeln gelangtes Insekt bewirkt durch seine Fluchtversuche zunächst nur einen mechanischen Reiz, welchem eine rasche und ausgiebige Sekretion von Flüssigkeit folgt, in welcher das Tier durch Ersticken den Tod findet. Sobald nun die Leiche mit der Sekretionsscheibe in Berührung kommt, beginnt der intensive chemische Reiz; ein Teil des nun überflüssigen wässerigen Sekretes wird absorbiert und zwar vermutlich durch die Halskranzzelle, worauf ein schleimiges Sekret mit Stickstoff lösendem Ferment ausgeschieden wird, das nun die Auflösung der animalischen Stoffe besorgt, welche dann durch die Sekretionsscheibe absorbiert werden.

Der ursprüngliche an den Drüsenköpfchen hängende Sekretropfen, dessen Zweck zunächst die Anlockung der Insekten ist, läßt sich leicht von den Tentakeln loslösen, nicht aber die nachher sich einstellende Verdauungsflüssigkeit. Diese ist sehr zähe, läßt sich

in lange Faden ziehen und steht im innigsten Zusammenhang mit der Sekretionsscheibe.

Als Sitz der Reizbarkeit ist das Drüsenköpfchen zu betrachten, von wo der Reiz in dessen Stiel geleitet wird und ihn, falls es sich um ein Randtentakel handelt, zum Einbiegen nach der Blattmitte veranlaßt. Vom Stiel aus überträgt sich die Reaktion auf die benachbarten Tentakeln, bewirkt bei ihnen eine gleiche Bewegung und bei intensiver Reizung eine gesteigerte Sekretion. Es läßt sich leicht nachweisen, daß die Reaktion viel rascher, intensiver und weiter ausgreifend sich vollzieht, wenn nach dem anfänglich durch die zappelnden Bewegungen des dem Drüsenköpfchen anhaftenden Insektes verursachten mechanischen Reize der chemische einsetzt, als wenn durch irgend eine Ursache bloß der erstere einwirkt. Ein besonderes Reizleitungsgewebe ist bei den Droseratentakeln nicht nachweisbar. Der motorische Impuls strömt offenbar von der Reizstelle nach allen Seiten, ob hiebei die Epidermis- oder die Parenchymzellen oder beide zugleich die Leitung besorgen, muß vorläufig dahin gestellt bleiben, wie man ja auch über die Art der Reizübertragung noch durchaus im Unklaren ist. Die Theorie von Sachs, welche die Bewegung der Tentakeln einer, durch Flüssigkeitsverschiebung verursachten Auslösung ihres Spannungszustandes zuschreibt, hat zwar etwas Bestechendes an sich, aber einen direkten Nachweis hat er nicht leisten können und das innerste Wesen dieser Reizleistung ist bei Drosera darum damit noch keineswegs aufgeheilt. Zudem dürften zu einer befriedigenden Lösung dieser Frage noch weitere Faktoren in Berücksichtigung zu ziehen sein.

### **Drosophyllum Lusitanicum Lk.**

(Taf. XIX, XX und XXI.)

Zur Vornahme einiger physiologischer Versuche, namentlich aber zum Studium des anatomischen Baues der Blätter, bzw. der Drüsen und zur Darstellung der Entwicklungsgeschichte der letzteren standen mir drei sehr schöne, lebende Exemplare der genannten Pflanze im Gewächshaus zur Verfügung.<sup>1)</sup> Längs-, Quer- und Schiefschnittserien sowie Untersuchungen am lebenden Blatt lieferten das interessante Material für die folgenden Mitteilungen über Drosophyllum.

1) Von Haage & Schmidt in Erfurt bezogen.

Einige Photographien<sup>1)</sup> von Dauerpräparaten sollen als Ergänzung zu den angefertigten Handzeichnungen dienen.

Die sitzenden, ungestielten, halbstengelumfassenden, linear lanzettlichen, nach der Spitze hin sich allmählich verschmälernden Blätter zeigen auf der Oberseite eine Rinne, welche sich gegen die Spitze hin verliert, so daß dort das Blatt fast stielrund, gegen die Basis hin jedoch zwei- bis dreimal so breit als dick ist.

Die Blätter sind 20—30 cm lang, dick, fleischig und leiten das auf sie fallende Regenwasser infolge ihrer rinnenförmigen Beschaffenheit und ihrer schiefaufwärts gerichteten Stellung centripetal. Während die jungen Blätter nach unten eingerollt sind, zeigen sich die ältern vollständig ausgestreckt, so daß der große Spitzentenkakel, in welchem das Blatt endigt, sichtbar wird. Bei den ältern Blättern ist die Rinne bedeutend schmaler und tiefer als bei den jungen; denn die Blattränder wölben sich, und zwar in verstärktem Maße gegen die Basis hin, seitlich empor und werden dort halb stengelumfassend. Das unmittelbar hinter der nach unten eingerollten Blattspirale befindliche Blattstück zeigt noch keine Rinne, es ist im Gegenteil konvex, wie ja auch in der Spirale nicht etwa die obere, sondern die untere Blattseite konkav, die obere dagegen konvex gewölbt ist. Es zeigt sich also in dem spiralig eingerollten oberen Blattabschnitt hinsichtlich der Wölbung seiner Oberfläche ein genau entgegengesetztes Verhalten wie beim ausgestreckten Blatteile. Aus Längs- und Querschnitten durch die Spirale erhielt ich nun Antwort auf die Frage nach dem Grund dieser eigenartigen, ausnahmsweisen centrifugalen Einrollung; sie hängt nämlich mit der Anordnung der Tentakeln zusammen und wirkt für diese in ihrem Jugendstadium, im Interesse einer ungehinderten Entwicklung, als Schutzvorrichtung. Die Beschreibung der Anordnung dieser Tentakeln und ihre Entwicklungsgeschichte wird meine Auffassung eingehender begründen.

Die Blätter tragen auf der Unterseite und der Randzone der Oberseite gestielte Drüsen, Tentakeln, neben sitzenden, ungestielten Drüsen (Taf. XX Fig. 1, 4 und 5). Beide Drüsenarten sind aber nicht unregelmäßig angeordnet, wie es beim flüchtigen Betrachten den Eindruck macht, sondern sie sind es in Reihen. Es lassen sich 6 Tentakelreihen und 11—12 Reihen sitzender Drüsen nachweisen, welche regelmäßig so geordnet sind, daß eine Tentakelreihe je rechts und links von einer Reihe der andern Drüsenart flankiert

1) Diese wurden von Herrn Dr. Anton Pestalozzi, I. Assistent von Herrn Prof. Dr. H. Schinz, hergestellt.

ist. Die konvexe Unterseite und die Randpartien der Blätter sind als die eigentlichen Drüsenzonen zu betrachten; denn die konkave Oberseite, die Blattrinne, trägt keine oder doch nur ausnahmsweise wenige rudimentäre, sitzende Drüsen. Die Unterseite der Mittelrippe, welche leistenförmig auswärts gewölbt ist und aus sehr langgestreckten, aber schmalen Zellen besteht, ist frei von Drüsen und Spaltöffnungen. Diese Leiste wird zu beiden Seiten von je einer Bahn sitzender Drüsen begleitet, dann folgt eine Reihe Tentakeln, welche wiederum nach außen von einer Zeile sitzender Drüsen flankiert wird. So haben wir also eine Drüsenzzone links und eine solche rechts von der Mittelrippe. An diese zwei Zonen schliessen sich nun auswärts zwei schmale drüsenlose Bahnen an, die sich dadurch auszeichnen, daß hier plötzlich die kleinen Spaltöffnungen in ziemlich dichtgedrängter Menge auftreten. Diese letzteren sind ferner besonders zahlreich über die beiden Ränder hinaus bis zur konkaven Rinne der Blattoberseite verbreitet. Dann hören sie plötzlich auf, so daß die innere Partie der Rinne ganz drüsenlos ist, welches Verhalten sehr begreiflich und zweckentsprechend erscheint, wenn man bedenkt, daß die Blätter als centripetal leitende Wasserrinnen zu funktionieren haben. Die Randzone trägt zwei Tentakelreihen, welche durch ein bis zwei Zeilen sitzender Drüsen getrennt und seitlich von je einer Bahn sitzender Drüsen begleitet sind.

Schon wegen der äußeren, eigenartig regelmässigen Anordnung dieser Epidermisgebilde gestatte ich mir in der Folge von Drüsen-systemen zu sprechen und unterscheide deren sechs, entsprechend der Zahl der Tentakelreihen mit den sie beidseitig flankierenden, sitzenden Drüsen. Längs der beiden Blattränder ziehen sich je zwei solcher Systeme hin und ferner je eines zu beiden Seiten der Mittelrippe der Blattunterseite.

Daß es sich nun wirklich um Systeme handelt, geht aus der Untersuchung von Längs- und Querschnitten unzweifelhaft hervor, indem es sich zeigt, daß die nach den Tentakeln führenden Tracheiden-büschel Zweige an die, zu dem betreffenden System gehörenden Drüsen abgeben. Daneben stehen allerdings die einzelnen Systeme noch durch Anastomosen miteinander in Verbindung, was besonders bei den Randpartien zutrifft, weniger jedoch bei den Drüsenreihen der konvexen Blattunterseite. Während die Randsysteme in direktem Zusammenhange stehen mit den lateralen Gefäßbündeln, haben die gegen die Mitte der Blattunterseite gelegenen Systeme Verbindung mit dem centralen Gefäßbündel; es werden also alle Drüsen von

diesen Gefäßbündeln gespeist und geben auch die aufgenommenen organischen Substanzen an sie ab.

Bei der spiralig eingerollten Blattspitze (Taf. XXI Fig. 4) sind alle Tentakeln, auch diejenigen, welche beim ausgewachsenen Blatte am Rande der Blattoberseite stehen, einwärts gerichtet. Verfolgt man das Entrollen der Spirale, so kann man beobachten, daß die beteiligten Tentakeln ihre Stellung ändern, indem sie sich allmählich seitwärts und schliesslich etwas schief aufwärts richten, welche Stellungsveränderungen eine Folge der Durchbiegung des sich aufrollenden Blattes ist, wobei nunmehr die Oberseite konkave Wölbung annimmt, nachdem im eingerollten Zustande die Unterseite konkav war. Dieses Verhalten des Blattes sichert den Tentakeln, die äußersten nicht ausgenommen, eine ungestörte Entwicklung. Die Entrollung findet nämlich successive in dem Masse statt, in welchem sich die gestielten Drüsen entwickeln und es treten deshalb nur vollständig ausgebildete Tentakeln in die ihnen zugewiesene Tätigkeit. Auf diese Weise werden nach und nach in dem Maße, als von der Blattbasis her die Reaktionsfähigkeit abnimmt, neue lebenskräftige Tentakeln geschaffen und in den Dienst des Insektenfanges gestellt, und es geht ferner aus diesem Verhalten hervor, daß physiologische Versuche nicht etwa gegen die Blattbasis hin mit Vorteil vorgenommen werden, sondern am oberen Abschnitt in der Nähe der Spirale.

Beobachtet man die ganze Pflanze in ihrem Verhalten, so kann man sehen, daß die jüngsten Blätter fast senkrecht stehen und sich mit zunehmendem Alter immer mehr vom Stamme weg nach außen neigen. Die ältesten Blätter haben horizontale Lage und ruhen auf dem Erdboden oder sind infolge ihrer höher gelegenen Insertionsstelle abwärts gerichtet. Nähern sich die Blätter der wagrechten Richtung, so findet ein vollständiges Entrollen statt, wobei die fast stielrunde Blattspitze, welche in einem kräftigen Tentakel endigt, sichtbar wird. Die Tentakeln dieses Endstückes haben sich nach und nach so vollkommen entwickelt, wie diejenigen des übrigen Blattes (Taf. XX Fig. 3).

Kaum sind jedoch die Blätter vollständig entrollt, so fangen sie an zu welken, sinken zu Boden und sterben von der Spitze nach innen allmählich ab. Das vollständige Entrollen ist also zugleich die Einleitung des Alters, welchem die Blätter nach und nach zum Opfer fallen; es bedeutet ferner den Abschluß der Bildung neuer reaktionsfähiger Tentakeln und sitzender Drüsen, und führt zur Erlahmung der Funktionen der schon vorhandenen Epidermisgebilde. Aus diesem Verhalten läßt sich ein Schluß ziehen auf den Wert der

Drüsen. Stellen diese ihre Tätigkeit ein, so verliert, wie es scheint, auch das Blatt, als deren Trägerin, seine Bedeutung und stirbt ab, und es darf daraus wohl geschlossen werden, daß die Funktionen der Drüsen für das Leben dieser Pflanze von ebenso großer, wenn nicht größerer Wichtigkeit sind, als diejenigen des Assimilationsgewebes. Sicher ist jedenfalls, daß die Drüsen zu den wesentlichen Organen von *Drosophyllum* gehören, was übrigens schon aus ihrem intimen Zusammenhang mit den Gefäßbündeln hervorgeht.

Aus Querschnitten ergibt sich, daß das Gefäßbündel unmittelbar über der Basis des Blattes sich in drei Teile trennt. Das mittlere durchzieht als kräftiger Strang die Mittellinie des Blattes und läßt zwischen sich und der dorsalen und ventralen Epidermis keinen Raum für die normale Entwicklung des Blattparenchyms. Die zwei seitlichen Stränge verlaufen innerhalb der Seitenränder des Blattes, von der Epidermis durch 2—3 Lagen weitlumigen Parenchyms getrennt. Alle drei sind im Querschnitt eiförmig und zeichnen sich ferner dadurch aus, daß bei älteren Blättern Holz- und Siebteil zusammen weniger umfangreich sind als der sie ringsumgebende Bastteil, welcher besonders nach außen sehr voluminös entwickelt ist. Der halbmondförmige Holzteil ist nach innen gelegen und trägt in seiner Wölbung den Siebteil, welcher neben dem Phloemparenchym, den Cambiformzellen und den typischen Siebröhren mit ihren Geleitzellen noch eine Anzahl anderer, ziemlich weitlumiger, langgestreckter Zellen enthält. Einige derselben liegen im Innern des Leptoms, die meisten jedoch an der Peripherie desselben. Sie zeichnen sich durch sehr lange Zellkerne, körniges, strangartiges Cytoplasma aus, zweigen von den Gefäßbündeln ab, begleiten die tertiären und quartären Nerven, welche nach den Tentakeln und den sitzenden Drüsen führen und sind ferner als direkte Verbindungen zwischen den gestielten und sitzenden Drüsen nachweisbar (Taf. XX Fig. 6, 12, 13, 14).

Ich nenne sie Reizleitungszellen, da ihnen vermutlich die Funktion der Reizleitung zwischen sitzenden und gestielten Drüsen und von Tentakel zu Tentakel zukommt, welche Vermutung übrigens noch durch physiologische Experimente als zutreffend konstatiert werden kann.

Ein Längsschnitt durch die Spirale des Blattes zeigt an dessen Spitze ein gleichartiges Meristem, während an etwas älteren Partien derselben bereits das Plerom erkennbar ist, dessen längliche Zellen sich durch lange, schmale Zellkerne auszeichnen. Das ursprünglich aus dichtgedrängten, isodiametrischen Zellen bestehende Periblem

wandelt sich im Laufe der Entwicklung zu einem schwammigen, an Interzellularräumen sehr reichem Gewebe um und tritt durch zahlreiche Spaltöffnungen in Kommunikation mit der Atmosphäre. Die ganze Reihe der verschiedenen Entwicklungsstufen kann bei *Drosophyllum* an ein und demselben Blatte beobachtet werden, wenn man es von der Spitze gegen die Insertionsstelle hin lückenlos fortschreitend untersucht.

Die Epidermiszellen derjenigen Partie des Blattes, welche weder Drüsen noch Spaltöffnungen enthält, sind gestreckt und besitzen gerade Längswände; die Zellen der Drüsen und Spaltöffnungszonen hingegen sind kürzer und zeigen neben verschiedenen Formen, welche durch die in die Epidermis eingeschalteten Drüsen und Spaltöffnungen bedingt sind, oft gewellte, die Struktur des Gewebes verstärkende Zellwände. Ferner sei noch erwähnt, daß diese Zellen reichliches Cytoplasma enthalten, in welches auch Chlorophyllkörper eingebettet sind, was besonders deutlich in dem Fußstück der gestielten Drüsen zu sehen ist. Die Spaltöffnungen sind klein und sehr einfach gebaut. Sie finden sich auf den gleichen Zonen wie die Drüsen, erstrecken sich aber auf der Blattoberseite etwas weiter gegen die Mittellinie hin als diese, fehlen jedoch vollständig in der eigentlichen Rinne sowie auf der Mittelrippe der Blattunterseite (Taf. XX Fig. 5).

#### Die Drüsen.

Das Blatt trägt, wie bereits erwähnt, zwei Arten von Drüsen, nämlich gestielte, die sogenannten Tentakeln, und sitzende. Die einfacheren Gebilde sind die sitzenden Drüsen; sie sollen im folgenden zuerst beschrieben werden. Ihre Anordnung, sowie diejenige der Tentakeln, ist aus dem Vorigen schon bekannt.

Die ausgewachsenen sitzenden Drüsen haben meistens die Form eines Ovals, d. h. sie sind in der Richtung der Längsachse etwas gestreckt, was jedoch bei jüngern Exemplaren noch gar nicht oder nur in geringem Maße der Fall ist. Sie liegen in einer schwachen Einsenkung der Epidermis des Blattes und treten als wenig gewölbte Knöpfe über das Niveau der Oberfläche hervor. Je nach dem Alter besteht die äußerste Zelllage der Drüsen aus 40—140 Zellen, deren Wände eine Menge großer und kleiner Membranleisten aufweisen, wodurch die Hautschicht des Cytoplasmas eine bedeutend größere Ausdehnung erhält. Diese Leisten treten aber nicht nur an den Radial-, sondern auch an den Tangentialwänden auf und sind an den letztern so stark entwickelt, daß ein Längsschnitt durch die Drüse

den Eindruck erweckt, als wären die einzelnen Zellen durch solche Leisten in verschiedene Fächer eingeteilt (Taf. XX Fig. 6 u. 10 und Taf. XXI Fig. 1, 2 u. 3).

Diese Zellen sind ferner mit einer zähen Cutinschicht überzogen, welche mit vielen feinen, dichtgedrängt stehenden Poren durchsetzt ist, so daß sie siebartig aussieht. Unter der peripheren Zellschicht befindet sich eine gleichartige zweite Schicht, welche am Rande als direkte Fortsetzung der erstern erscheint. Diese innere Zellage enthält zwar weniger Zellen als die äußere, sie weist auch bedeutend weniger Membranleisten auf, charakterisiert sich aber durch diese, sowie durch die großen Zellkerne als gleichwertig mit den Zellen der peripheren Schicht.

Unter dieser, als einheitlicher Abschnitt der Drüse zu betrachtenden Sekretionsscheibe (Penzig 1874), liegt eine Schicht von etwas flachern, aber voluminöseren Zellen, welche keine Membranleisten besitzen, dessen Längswände aber cutinisiert sind. Hellt man die Drüsen in Eau de Javelle oder in Alkohol auf und gibt man einige Tropfen von Chlorzinkjod hinzu, so kann man bei etwas tiefer Einstellung die Umrisse der Zellen dieser Schicht leicht beobachten, indem sie durch die obern zwei Schichten durchschimmern. Die Zellenzahl dieser Schicht, Grenzsicht (Penzig 1874), verhält sich zu derjenigen der äußersten Zellage, der Sekretionsscheibe wie 1:5—7.

Diese Zellschicht bildet den niedern, flachen Stiel der sitzenden Drüsen, über welchen die Sekretionsschicht ringsherum vordachförmig hinausragt, mitunter aber auch so stark heraustritt, daß sie auf die Epidermis zu liegen kommt, wodurch der Eindruck entsteht, als ob sich die Sekretionsscheibe direkt aus der Epidermis erhebe, was besonders bei älteren Drüsen oft der Fall ist.

Die Zellen dieser Schicht, die peripheren ausgenommen, stehen in direktem Kontakt mit einer Gruppe von Tracheidenzellen, welche den Anschluß an den Gefäßbündelzweig, der nach der Drüse hin verläuft, vermitteln. Ferner stehen einzelne Zellen dieser Schicht mit dem Reizleitungssystem, bzw. mit Zellen desselben in Verbindung, die bis hieher zu verfolgen sind (Taf. XX Fig. 6). Alle Zellen der Sekretionsscheibe stehen unter sich durch Plasmodemen in Verbindung. Solche Plasmodemen sind aber auch vorhanden zwischen der Grenzsicht und der innern Schicht der Sekretionsscheibe einerseits und anderseits zwischen der erstern und den Enden der Reizleitungsbahnen. Es besteht somit ein direkter

cytoplasmatischer Zusammenhang zwischen den Sekretionsscheiben der gestielten und ungestielten Drüsen.

Die gestielten Drüsen, Tentakeln, stimmen im Prinzip mit den sitzenden überein. Immerhin zeigt sich bei genauer Untersuchung, daß der Stiel nicht so einfach gebaut ist, wie er von Goebel 1889 dargestellt wurde.

Die eigentliche Drüse besteht wiederum aus einer zweischichtigen Sekretionsscheibe, auf welche nach innen die einschichtige Grenzschicht folgt, die bei älteren Tentakeln seitlich von der sich schirmförmig ausbreitenden Sekretionsscheibe vollständig überdacht wird; bei jüngern Exemplaren trifft das allerdings noch nicht zu. Die ältern Tentakeln besitzen in der äußersten Zellschicht der Sekretionsscheibe 540—780 Zellen. Das Verhältnis der Zellenzahl der Grenzschicht zu dieser ist ebenfalls 1:5—7. Bedenkt man, daß die Sekretionsscheibe zweischichtig ist, als 900—1600 Zellen enthält und sich alle diese Gebilde durch sehr große Zellkerne und reichliches Cytoplasma auszeichnen, also ein verhältnismäßig sehr großes Quantum von Kern und Cytoplasmamaterial in sie hineingelagert ist, so liegt der Gedanke sehr nahe, daß diese Organe für die Pflanze eine ganz bedeutende Rolle spielen. Die Zellen der Sekretionsscheibe zeichnen sich ferner noch durch zahlreiche Membranleisten aus, die aber in Ausdehnung, Form und Anordnung so gehalten sind, daß die großen Zellkerne genügend Raum haben. Bei ältern, sitzenden Drüsen der äußeren Sekretionsschicht wächst dagegen in einzelnen Zellen mitunter eine Membranleiste so stark einwärts, daß eine unvollkommene Teilung des Zellumens eintritt, wodurch der Kern, aus Mangel an Raum, ebenfalls zur Teilung gezwungen wird; die beiden Teilkerne finden sich alsdann in den beiden Zellhälften. Der Zellkern hat sich also hier den Raumverhältnissen angepaßt, welches Verhalten bei gestielten Drüsen nur sehr selten nachweisbar ist. Die Grenzschicht ist mehr oder weniger stark gebogen und bildet bei den ältern Tentakeln einen halbkugelförmigen Becher, dessen nach unten gerichtete Höhlung einen Komplex von Tracheidenzellen enthält, welcher durch den Tracheidenstrang des Stieles mit dem Gefäßbündel des Blattes zusammenhängt. Neben den Tracheidenzellen, zwischen dieselben hineingedrängt, finden sich aber in diesem Zellenkomplex noch schmale Zellen, welche die Endstücke der wenigen Holzparenchymzellen des Stieles darstellen. Ferner drängen sich Leptomelemente, als welche die Reizleitungszellen, sowie einige andere englumige, lange Zellen des Stieles aufzufassen sind, in diesen Becher

hinein, um sich darin zu verlieren, event. bis an die Grenzschicht zu verlaufen. Namentlich die Reizleitungszellen können bis dahin verfolgt werden und stehen mit Plasmadesmen durch Vermittlung dieser Schicht im Zusammenhang mit dem Cytoplasma der Sekretionsscheibe.

Ein Querschnitt durch den Stiel (Taf. XX Fig. 8) zeigt eine periphere Schicht von 12—16 ziemlich weitleumiger Zellen, auf welche eine zweite Schicht von nur halb so vielen Zellen folgt. Das Centrum besteht aus verschiedenartigen, ziemlich englumigen Zellen. Es finden sich in diesem erstens ein Tracheidenstrang, ferner einige Holzparenchymzellen und endlich 2—3 Zellen, welche sich durch lange Zellkerne auszeichnen; es sind das die bereits erwähnten Reizleitungszellen. Neben diesen und den etwas verdickten Holzparenchymzellen enthält das Centrum des Tentakelstiels noch einige dünnwandige Zellen, welche als dem Leptom angehörend aufgefaßt werden können. Wenn wir letzteres annehmen, so finden wir also im Stiel die charakteristischen Teile des Mestoms, nämlich Hadrom und Leptom.

Der Nachweis der Poren in der Cuticula der Sekretionsscheibe bot mir anfänglich die größte Schwierigkeit, gelang mir aber, nachdem ich mich der Javelle'schen Lauge bediente (Haberland 1901, pag. 97). Es zeigte sich nun in der Tat, wie Haberland sehr richtig festgestellt hatte, daß die Cutinschicht der sitzenden Drüsen feinere Poren aufweist als diejenige der gestielten, und ferner ist zu erwähnen, daß die Poren der sitzenden Drüsen auch dichter gedrängt stehen als diejenigen der Tentakeln.

Die Cuticula und deren Poren sind wie folgt nachweisbar: Man bringt aufgehellte Tentakeln auf einen Objektträger in Wasser und drückt das Deckglas schwach auf; dann legt man an den Rand des Deckglases, nach welchem die Tentakeln hinweisen, einen Tropfen Chlorzinkjod und bewirkt durch ein Stück Fließpapier, das man an den entgegengesetzten Rand des Glases legt, ein langsames Vordringen des Reagens. Wie nun dieses auf den Tentakelkopf trifft, färbt sich die ganze Cuticula fast plötzlich gelbbraun. Bald nachher kann man beobachten (Ölimmersion), daß sich die unter der Cuticula gelegenen Zellulosemembranen blau sprenkeln, das dauert aber nur wenige Sekunden; denn in kürzester Zeit tritt eine gleichmäßige Dunkelblaufärbung der Zellulose ein. Ergießt sich das Reagens um den Rand des Tentakelköpfchens herum, so tritt von dort aus eine rasche Gelbfärbung der cutinisierten Wände der Grenz- oder Zwischenschicht (Goebel 1889, pag. 58) ein, welche sehr stark

durch die Sekretionsscheibe hindurch schimmern. Schreitet das Reagens noch weiter, so findet auch eine Gelbfärbung der Cuticula der Stielzellen statt; die unter ihnen gelegenen Zellulosewände dagegen bleiben ungefärbt, denn hier ist die Cuticula nicht porös.

Bei einiger Übung und Anwendung der nötigen Sorgfalt gelingt das beschriebene Experiment fast immer. Es hat mir auch beim Nachweis der Poren von *Byblis gigantea*, sowie bei *Drosera rotundifolia* treffliche Dienste geleistet; bei der letzteren allerdings erst nach mehreren mißglückten Versuchen.

Für den Nachweis der Reizleitungszellen stellte ich, aus in Haematoxylin gefärbten Blättern und Drüsen, Längs-, Quer- und Schiefschnittserien her. Ferner verwendete ich Pikrin-Eisessig-Schwefelsäure zur Fixation und Parakarmin zur Färbung. Es ist von Vorteil, wenn man an den zu untersuchenden Tentakeln die Köpfchen abschneidet, um dadurch den Zutritt der Färbungsflüssigkeit zu erleichtern. Hierbei kann man wahrnehmen, daß sich die langen Zellkerne der Reizleitungszellen des Stieles besonders rasch färben und leicht durchschimmern, wenn man das Präparat vorher etwas auswäscht und dann mit direktem Sonnenlicht stark durchleuchten läßt.

Die Entwicklungsgeschichte der Drüsen (Taf. XIX Fig. 1—24) läßt sich ziemlich leicht verfolgen, wenn man aus dem noch spiralig eingerollten Endabschnitt der Blätter Längs- und Querschnittserien herstellt. Auf künstlich entrollten und aufgehellten Spiralen läßt sich ferner die regelmässige, reihenförmige Anordnung der sitzenden und gestielten Drüsen am besten erkennen.

Weil die Entwicklungsgeschichte dieser Drüsen bis anhin noch nie sorgfältig studiert und von Penzig 1877 unvollkommen und zudem unrichtig dargestellt wurde, will ich versuchen, durch eine möglichst lückenlose Reihe von Skizzen, welche mit dem Zeichnungsprisma nach Dauerpräparaten hergestellt worden sind, dieselbe klar zu machen.

Die erste Anlage der Drüsen tritt dem Beobachter in der Form von in Reihen geordneter, rundlicher Gruppen kleiner Epidermiszellen entgegen, welche nur etwa halb so groß sind als die übrigen sie umgebenden Zellen der Blattoberfläche. Bald wölben sich diese Drüsenanlagen empor und zwar veranlaßt durch die unter dem Centrum der betreffenden Zellgruppe befindlichen Grundgewebezelle, welche derart an Größe zunimmt und nach außen drängt, daß eine kleine, aus mehreren Zellen bestehende Papille entsteht, welche als centrale Füllung eben diese Grundgewebezelle enthält. Diese Papille nimmt

nun infolge Teilung der Epidermiszellen und Streckung der von ihnen eingeschlossenen Centralzelle an Volumen zu. Teilt sich diese durch eine horizontale Membran so, daß zwei übereinanderliegende Tochterzellen entstehen, so haben wir in diesem Vorgang die Einleitung zur Bildung einer sitzenden Drüse, findet hingegen eine Längsteilung der Grundgewebezelle durch eine Membran, oder durch zwei sich rechtwinkelig kreuzende Zellhäute statt, so erhält man zwei, bzw. vier nebeneinanderliegende Tochterzellen, und wir haben die primäre Anlage eines Tentakels, welcher also auf etwas breiterer Basis aufgebaut wird, als die sitzenden Drüsen.

Die beiden Drüsenarten sind also schon in ihrer primären Anlage differenziert, und man kann darum auf der jungen Blattfläche Reihen von Hügelchen kleineren und größeren Umfanges erkennen, welche regelmässig abwechseln, entsprechend der Stellung der sitzenden und gestielten Drüsen auf den ausgewachsenen Blattabschnitten.

Verfolgen wir nun die Weiterentwicklung der sitzenden Drüsen, so sehen wir, daß sich die Centralzelle zu vergrößern beginnt, während die Teilung der Epidermiszellen weiter fortschreitet und sich auf diese Weise ein kuppelförmiges Gebilde entwickelt. Nachher erfolgt durch Vertikalwände eine Zwei- oder Vierteilung der Centralzelle, worauf sich einzelne oder alle Tochterzellen ihrerseits ebenfalls wieder vertikal teilen. Durch diese Vorgänge entsteht eine Zellschicht, welche schliesslich annähernd ebensoviele Zellen enthält, wie die sie überdachende Epidermis des Köpfchens. Diese zwei sich aneinander schmiegenden Zellagen bilden nun die zweischichtige Sekretionsscheibe. In dem Momente, da diese zweite Schicht noch aus 2—4 Zellen besteht, liegt unter ihr eine ziemlich grosse, einzelne Zelle; es ist die untere Tochterzelle der primären Centralzelle. In dem Masse, wie sich nun die zweite Zellage der Sekretionsscheibe durch Zellteilung und Wachstum verbreitet, findet auch eine Teilung dieser central gelegenen unteren Tochterzelle statt, wodurch die primäre Zwischen- oder Grenzschicht entsteht, welcher dann allerdings noch die sie einrahmenden Epidermiszellen beigezählt werden dürfen; bei den sitzenden Drüsen sollten diese, ihrer Lage halber, richtigerweise als Stielzellen bezeichnet werden. Die sitzende Drüse ist also vorwiegend durch vertikale Teilung der Zellen entstanden, und die im ausgewachsenen Organ sich als einheitliches Gebilde darstellende Sekretionsscheibe zeigt bei genauer Verfolgung ihrer Entstehungsgeschichte, daß ihre beiden Schichten verschiedenen Ursprungs sind.

Wenn sich die junge, aber typisch entwickelte Drüse zu verbreitern beginnt, wandeln sich die unter dem Centrum der Mittelschicht gelegenen Grundgewebezellen in Tracheidenzellen um, und zur gleichen Zeit erfolgt durch schmale, dünne, mit langgestreckten Zellkernen versehenen Zellen ein Anschluß an das Gefäßbündel. Ebenso beginnen sich die Membranleisten zu bilden, so daß dieselben fertig erstellt sind, wenn diese Drüsen durch Entrollen der betreffenden Blattpartie in den Fall gesetzt werden, die für sie bestimmte Funktion zu übernehmen.

Bei den für gestielte Drüsen prädestinierten primären Papillen vergrößert sich die Centralzelle sehr stark und teilt sich durch 1—2 vertikale Ebenen in 2—4 Tochterzellen. Diese strecken sich aufwärts und teilen sich mehrere Male durch horizontale Wände. Dadurch wird nun die sie umschließende epidermale Hülle ihrerseits ebenfalls veranlaßt, sich mittels von Zellteilung begleitetem Wachstum auszudehnen und so entsteht ein Zäpfchen, welches höher als breit ist.

Nun tritt in der epidermalen Schicht ein rascheres Wachstum ein. Die auf dem Scheitel des Zäpfchens gelegenen Zellen dehnen sich in ihrer Längsrichtung aus, und die seitlich gestellten vermehren sich und wachsen, wodurch die Wölbung des Drüsenköpfchens zustande kommt. Gleichzeitig dehnen sich die obersten Zellen des aus 2—4 Zellreihen bestehenden centralen Grundgewebezapfens seit- und aufwärts aus und bilden durch vertikale Zellteilung eine zunächst aus 4—8 Zellen bestehende Zellscheibe. Nachdem sich diese Zellen stark nach oben ausgestreckt haben, findet eine Querteilung derselben statt, und es entsteht so aus der einschichtigen eine zweischichtige Zelllage. Es ist indes zu bemerken, daß an dieser horizontalen Teilung bloß die mehr central gelegenen Zellen partizipieren, nicht aber die peripheren. Indem sich nun die durch den besprochenen Vorgang neu erzeugten Tochterzellen zur Größe ihrer Mutterzellen entwickeln und mehr Raum in Anspruch nehmen, wird die centrale Partie des Drüsenköpfchens emporgewölbt und es erhält das ganze Gebilde eine rundlichere Form.

Die unmittelbar unter der Epidermis des Köpfchens gelegene Zellschicht, welche also aus der obersten Lage des Grundgewebes hervorgegangen ist, wird zur zweiten Schicht der Sekretionsscheibe, und die darunter liegenden gleichwertigen, ebenfalls aus der Querteilung der Grundgewebezellen hervorgegangenen Tochterzellen, bilden die Mittel- oder Grenzschicht. Es sind also diese beiden Zellagen gleichen Ursprungs.

Während das Köpfchen in beschriebener Weise herangebildet wird, drängen sich von unten her schmale, mit langen Zellkernen versehene Zellen zwischen die Grundgewebezellen des vorläufig noch kurzen Tentakelstiels hinein. Sie stehen mit dem primären Gefäßbündel im Zusammenhang. Unmittelbar unter der Grenzschicht erfolgt nun eine starke Wucherung der Grundgewebezellen, und die langkernigen, schmalen Zellen arbeiten sich durch bis zur Grenzschicht. Dann wandeln sich einige dieser central gelegenen dünnen Stielzellen zu Spiraltracheiden um, und ebenso findet eine Umwandlung einzelner Zellen des Grundgewebes im kropfförmig angeschwollenen, oberen Teile des Stieles in Tracheidenzellen statt, welchem Vorgange sich im Laufe der Entwicklung noch andere Grundgewebezellen anschließen. Inzwischen hat aber in der Sekretionsscheibe auch die Bildung von Membranleisten eingesetzt. Die Sekretionsschicht steht nunmehr durch Vermittlung der Grenzschicht im Zusammenhang mit den Tracheidenzellen und diese durch Spiraltracheiden mit den Hauptgefäßbündeln des Blattes. Mit der Herstellung dieser Verbindung ist indes das Wachstum der Tentakeln noch nicht vollständig abgeschlossen, denn es findet, namentlich bei den randständigen Organen, welche im ausgewachsenen Zustande gewöhnlich etwas länger sind als die übrigen, noch ein letztes Strecken der den Stiel zusammensetzenden Zellen statt. Endlich wird durch weiteres von Zellteilung begleitetes Wachstum in der Sekretionsscheibe, und zwar hauptsächlich in den Randpartien, ihr Volumen in der Weise erweitert, daß schließlich der Scheibenrand dachförmig über den oberen Abschnitt des Stieles herunterhängt und die Grenzschicht wie die Sekretionsscheibe eine halbkugelige Form annehmen, welche mit dem obersten Teil des Stieles zugleich auch die Tracheidengruppe enthält, und wobei dieser nicht mehr als solcher, sondern als charakteristischer Teil des Drüsenkopfes erscheint.

### Physiologische Versuche.

- I. Sandkörner, Holzteilchen, Papierschnitzel, Glassplitter und Eisenfeilspäne wurden auf die Drüsen gebracht; es zeigten sich keinerlei Veränderungen, weder bei den sitzenden noch bei den gestielten Drüsen.
- II. Das Sekret wurde von den gestielten Drüsen weggenommen, dann Fleisch und Eiweißwürfelchen auf die sitzenden Drüsen gelegt; es zeigte sich keine Sekretion.

- III. Stückchen von Fleisch und Eiweifs wurden in das von den Tentakeln abgelöste, in einem Schälchen gesammelte Sekret gebracht und, nach Verflufs von fünf Minuten, mit Sekretflüssigkeit umhüllt, auf die sitzenden Drüsen gebracht; nach zehn Minuten zeigte sich eine geringe Sekretion, die aber nicht so stark war wie in normalen Verhältnissen. Nur ein ganz kleiner Teil der Körperchen wurde aufgelöst und der Rest vertrocknete.
- IV. Fleisch- und Eiweifsstückchen wurden auf die Tentakeln gelegt und nach einer Viertelstunde samt dem Sekrettropfen auf die nächstliegenden sitzenden Drüsen verbracht; schon nach 2—3 Minuten trat eine ganz intensive Sekretion ein und nach vier Stunden waren die Körperchen vollständig aufgelöst und aufgesogen.
- V. Ein Tröpfchen Fleischsaft auf einen Tentakel gebracht, bewirkte sowohl eine langsame Absorption des Sekretes als auch des Fleischsaftes.
- VI. Ein kleiner Tropfen Fleischsaft wurde auf eine sitzende Drüse gebracht; es trat eine schwache Sekretion ein und dann wurde der Saft absorbiert und zwar viel rascher als bei den Tentakeln.
- VII. Ein Tropfen Fleischsaft wurde ausserhalb des Tentakels mit einem Tropfen Sekret gemischt und alsdann auf eine sitzende Drüse gebracht; die Absorption erfolgte in der halben Zeit wie bei Versuch VI.
- VIII. Ich legte einen kleinen Tropfen Fleischsaft auf einen Tentakel und verbrachte nach drei Minuten das Gemisch von Fleischsaft und Sekret auf die sitzende Drüse; es zeigte sich nun, dafs es ungefähr ein Viertel der Zeit (15 Minuten) bedurfte für die Aufsaugung der Flüssigkeit wie bei Versuch VI, obschon der Tropfen etwas gröfser war.
- IX. Die Tentakeln wurden in einer kleinen Zone abgeschnitten und dann die sitzenden Drüsen belegt mit Fleischkörperchen und Sekret, Fleischsafttropfen, Gemisch von Sekret und Fleischsaft; es zeigte sich keine oder nur eine äufserst geringe Reaktion.
- X. Um die Basis eines stark sezernierenden Tentakels herum schnitt ich schwach in die Blattoberfläche ein und legte dann eine Mücke auf die Sekretionsscheibe des Tentakels und nach einiger Zeit mit dem anhaftenden Sekret auf die nächstliegenden sitzenden Drüsen; es zeigten sich bei diesen nur ganz geringe Spuren einer Reaktion.

Aus obigen Versuchen scheint hervorzugehen, daß die Drüsen nicht auf mechanischen Reiz reagieren (I). Die sitzenden Drüsen absorbieren auf sie gelegte animalische Substanzen nicht (II), wenn nicht bestimmte Bedingungen erfüllt sind. Diese bestehen in einer Reizung von außen durch das Sekret der gestielten Drüsen (III), aber in erster Linie durch Anregung zur Sekretion von seiten der gereizten gestielten Drüsen, wahrscheinlich durch Vermittlung der Reizleitungszellen (IV). Die Tentakeln, welchen der Fang der Insekten zukommt, besitzen ein Absorptionsvermögen nur in beschränktem Maße (V), diese kommt hauptsächlich nur den sitzenden Drüsen zu (VI). Die sitzenden Drüsen zeigen die größte Sekretions- und Absorptionsfähigkeit, wenn sie einen chemischen Reiz von den Tentakeln aus, sowie einen solchen von außen her durch das Sekret der gestielten Drüsen erhalten (IV, VII und VIII). Es ist die Sekretionsfähigkeit der sitzenden Drüsen abhängig von den gestielten (IX und X), und es handelt sich hier also offenbar um eine Wechselwirkung zwischen beiden, sowie um Arbeitsteilung. Diese Annahme wird unterstützt durch die anatomische Untersuchung, welche das Vorhandensein von Drüsen systemen ergab. Der Nachteil, welcher der Pflanze durch die Bewegungslosigkeit der Tentakeln gegenüber denjenigen von *Drosera* erwachsen ist, wird ausgeglichen durch eine Überleitung des chemischen Reizes von den gestielten zu den sitzenden Drüsen.

Beobachtet man die Drüsen bei beginnender Resorption, so kann man ein Zusammenballen des in den Zellen der Sekretions-scheibe enthaltenen roten Farbstoffes wahrnehmen, worauf eine Trübung eintritt und die Drüsen eine dunkle Färbung erhalten. Nach etwa 2—4 Stunden, je nach dem Quantum der aufgenommenen animalischen Substanzen, hellen sich die Drüsen wieder auf und bekommen wieder ihre hellrote Farbe.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1877 A. Batalin, Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. Flora, 60. Jahrg. Regensburg 1877.
- 1883 Büsgen, Die Bedeutung des Insektenfanges von *Drosera rotundifolia* L. Bot. Ztg. 1883 Nr. 35, 36.
- 1859 Caspary, *Aldrovandia vesiculosa* Monti. Bot. Ztg. Nr. 13—16, 17. Jahrg. Leipzig 1859.
- 1850 Cohn, Über *Aldrovandia vesiculosa* Monti. Flora Nr. 43. Regensburg 1850.
- 1875 — Über die Funktionen der Blase von *Aldrovandia* und *Utricularia*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 3. Heft. Breslau 1875.
- 1896 Correns Karl, Zur Physiologie von *Drosera rot.* L. Bot. Ztg. 1896 Heft II.

- 1876 Darwin Ch., Insektenfressende Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart 1876.
- 1891 Drude O., Droseraceae. Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien III. Teil 2. Abteilung. 1891.
- 1901 Dutailly M. G., Drosera pag. 469. Association française pour l'avancement des sciences. Ajaccio 1901.
- 1891 Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien. Leipzig 1891.
- 1884 Gardiner, On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg III. Bd. 1884.
- 1889 Goebel K., Pflanzenbiologische Schilderungen; II. Teil, V. Insektivoren Marburg 1889.
- 1855 Grönland, Notes sur les organes glanduleux du genre Drosera. Annales des sciences naturelles II. Tome 4<sup>ième</sup> série. 1855.
- 1890 Haberlandt, Das Reizleitungsgewebe der Sinnpflanzen. Leipzig 1890.
- 1896 — Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896 und 1904.
- 1901 — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mech. Reize. Leipzig 1901.
- 1901 — Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIX 1901 pag. 569.
- 1902 Heinricher, Zur Kenntnis von Drosera. Aus dem Bot. Institut der Universität Innsbruck. 1902.
- 1867 Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle pag. 315. Leipzig 1867.
- 1897 Hui Lily, I. Changes in the Cell-organs of Drosera rot., produced by feeding with Eggalbumen. Quaterly Journal of Micr. Science. London 1897.
- 1899 — II. Further Study of Cytological Changes produced in Drosera. Part II. Ibidem. London 1899.
- 1899 Just, Botanischer Jahresbericht, herausgegeben von Prof. Dr. K. Schumann. XXVII. Jahrg., 1899, pag. 145.
- 1888 Kerner, Pflanzenleben, pag. 486, I. Bd. Leipzig 1888.
- 1892 Kny, Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans. Estratto dagli Atti del Congresso botanico internazionale. 1892.
- 1900 Kuhlha, Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Bot. Ztg. Jahrg. 58. 1900.
- 1901 Lang Franz Xaver,<sup>1)</sup> Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea.
- 1893 Macfarlane, Observations on Pitchered Insectivorous Plants. Annals of Botany Vol. VII pag. 403.
- 1874/75 Magnin, Résumé des travaux publiés jusqu'à ce jour sur les plantes carnivores. Bulletin de la Soc. d'Etudes scientifique de Lyon. 1874/75.
- 1894 Meyer Arthur und A. Dewèvre: Über Drosophyllum lusitanicum. Bot. Centralbl. 60. Bd. Cassel 1894.
- 1902 Meyerhofer, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Utricularia-Blasen. Flora 1902 90. Bd. Heft I.
- 1875 Morren C., I. La Théorie des plantes carnivores et irritables. Bruxelles 1875.  
— II. Note sur le Drosera binata. Bruxelles 1875.  
— III. Note sur les procédés insecticides de Drosera rot. C.  
— IV. La digestion végétale. Gand 1876.
- 1901 Némec, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.

1) Diese Arbeit ist mir leider bei Durchsicht der Literatur entgangen; ich sah sie erst durch, als die Druckbogen bereits gesetzt waren.

- 1861 Nitschke, I. Morphologie des Blattes von *Drosera rot.* L. Bot. Ztg. 1861. Nr. 22.  
 — II. Anatomie des Sonnentaublattes (*Dros. rot.*). Bot. Ztg. 1861 Nr. 33, 34, 35
- 1896 Noll, Das Sinnesleben der Pflanzen. Bericht über die Senkenbergische Naturforschende Gesellschaft in Frankfurt a. M., 1896, pag. 169.
- 1879 Oels W., Vergleichende Anatomie der Droseraceen. Inaug.-Diss. Liegnitz 1879.
- 1887 Oliver F. W., Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Ber. d. D. bot. Ges. 1887 pag. 162.
- 1877 Penzig, Untersuchungen über *Drosophyllum lusitanicum*. Inaug.-Diss. Breslau 1877.
- 1873 Pfeffer, Über Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*. Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik IX. Bd. 1873, pag. 308.
- 1883 — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuchungen aus dem bot. Institute zu Tübingen, I. Bd., pag. 526.
- 1901 — Pflanzenphysiologie. Leipzig 1901.
- 1848 Planchon J. E., Sur la famille des Droseracées. Ann. des Sciences nat. 3ième série Bot. T. IX. 1848.
- 1899 Rosenberg Otto, Physiologisch-Cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. Upsala 1899.
- 1882 Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
- 1870 Aimé de Soland, Etude sur le *Drosophyllum lusitanicum*. Angers 1870.
- 1902 Sulla, *Drosera rotundifolia*. Bulletino della societa Botanik italiana, 1902, pag. 85.
- 1881 Schenk, Handbuch der Botanik, I. Bd., pag. 113. Die insektenfressenden Pflanzen von Dr. O. Drude. Breslau 1881.
- 1882 Schimper A. J. W., Notizen über insektenfressende Pflanzen. Bot. Ztg. 1882 Nr. 14, 15.
- 1884 Tangl C., Zur Lehre von der Kontinuität des Plasmas im Pflanzengewebe. Sitz.-Ber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 90. 1884.
- 1855 Trécul, Organisation des glandes pédicellées des feuilles du *Drosera rotundifolia* L. Annales des sciences naturelles IIième Tome. 1855.
- 1901 Vines S. H., The Proteolytic Enzyme of *Nepenthes*. Annals of Botany Bol. XV pag. 563—73, London 1901 (vide auch Journal of Botany 1902 London).
- 1886 De Vries H., Über die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Bot. Ztg. 1886 Nr. 1.
- 1873 Warming R., Sur la différence entre les trichomes etc. Verhandlungen der Naturhist. Gesellschaft in Kopenhagen. 1873.
- 1883 Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. Jahrb. für wissensch. Botanik Bd. XIV Heft 1. 1883.

### Figurenerklärung.

Taf. VI. — *Pinguicula vulgaris* L.

- Fig. 1. Aufgehellte Partie der Blattoberseite; neben den Drüsen und Spaltöffnungen sind durchschimmernde Gefäßbündelzweige sichtbar.
- „ 2 und 3. Verlauf eines Gefäßbündelzweiges unter der Epidermis nach den sitzenden und gestielten Drüsen hin.

Fig. 4. Blattrand eines Knospenblattes.

- „ 5. Rand eines jungen in Funktion getretenen Blattes; die drüsenartigen Randzellen sind dunkel gehalten. Weiter blattinwärts folgen papillenartige Drüsenzellen, dann aus zwei Zellen bestehende Drüsengebilde. Diesen schliessen sich Drüsen zu vier Köpfchenzellen an, ferner ausgebildete sitzende Drüsen und endlich die gestielten Drüsen.
- „ 6. Der Scheitel des 16zelligen Köpfchens einer gestielten Drüse ist horizontal weggeschnitten.
- „ 7. Dasselbe Köpfchen, weiter unten horizontal durchschnitten, so dass die Centralzelle sichtbar wird.
- „ 8. Centralzelle (Gelenkzelle) und einige angrenzende Drüsenzellen mit Kernen und Plasmasträngen, welche letztere durch Plasmodesmen miteinander zusammenhängen.
- „ 9. Seitenansicht einer gestielten Drüse.
- „ 10—15. Trichome der Übergangsstelle von Blatt und Stiel und des Stieles selbst.
- „ 16—24. Entwicklung der sitzenden Drüsen.
- „ 16—28 und 25—31. Entwicklung der gestielten Drüsen.
- „ 32—34. Entwicklung der Drüsen der Blattunterseite; sie bleiben im Wachstum stark hinter den sie umgebenden Epidermiszellen zurück.

Taf. VII. — *Pinguicula vulgaris* L.

Fig. 1. Gestielte Drüse; Verlauf der Plasmastränge eingezeichnet.

- „ 2. Eingebogener Blattrand. *Sp* Spaltöffnungen, *SD* Sitzende Drüsen, *GD* Gestielte Drüse.
- „ 3. Längsschnitt durch das Blatt. Blattoberseite. Darstellung des cytoplasmatischen Zusammenhanges zwischen den Epidermiszellen und den Drüsen.
- „ 4. Zwei sitzende Drüsen und ihre Verbindung mit einem Gefäßbündelzweig. Auf der Unterseite eine rudimentäre kleine Drüse.
- „ 5. Blattquerschnitt aus der Umbiegungszone beim eingebogenen Blatte; der Spaltöffnungsapparat ist nach aussen geprefst und geschlossen.
- „ 6. Die gleiche Zone bei ausgebreitetem Blatte; die Spaltöffnungen der Blattunterseite sind infolge Pressung herausgewölbt, diejenigen der Oberseite liegen im Niveau der Epidermis.
- „ 7. Rand des Blattes mit grossen, plasmareichen Drüsenzellen.
- „ 8. Verlauf der Gefäßzellen im Blattrand.
- „ 9. Blattrand mit Drüsenverteilung und Gefäßbündelverzweigungen.

Taf. VIII. — *Pinguicula vulgaris* L.

Fig. 1. Randzone der Blattunterseite; sie enthält weder Drüsen noch Spaltöffnungen.

- „ 2. Weiter einwärts gelegene Zone mit Spaltöffnungen und rudimentären Drüsen.
- „ 3. Dritte Zone der Blattunterseite: die Zellen sind langgestreckt und haben nur schwach gewellte Seitenwände. Die rudimentären Drüsen sind sehr klein.
- „ 4. Zellen längs und über der Mittellinie der Unterseite des Blattes.
- „ 5. Randzone der Blattoberseite; die äusseren fünf Zellreihen sind ohne Drüsen, dann folgen Drüsen mit vierzelligen Köpfchen.
- „ 6. Zweite Zone der Blattoberseite mit zahlreichen Drüsen und Spaltöffnungen.

- Fig. 7. Folgende blattinwärts liegende Zone; die sitzenden Drüsen sind bedeutend umfangreicher als die zwischen ihnen liegenden Spaltöffnungen.
- „ 8. Innerste, die Mittelrippe begleitende Zone der Blattoberseite.
- „ 9. Querschnitt durch die Mittelrippe; die längs verlaufenden Seitenwände der Epidermiszellen auf der Blattunterseite sind in Falten gelegt, weil beim ausgebreiteten Blatte ein seitlicher Druck auf diese Zone ausgeübt wird.
- „ 10. Eine mit langem Zellkern versehene Zelle aus dem Rande des Siebteils.
- „ 11. Randpartie der Blattoberseite. *DZ* Drüsenzellen.
- „ 12—16. Endstücke des Wassergefäßsystems am Blattrande.

Taf. IX. — *Sarracenia flava* L. und *Nepenthes* Raffl. Jack.

- Fig. 1—15. Entwicklung der Drüsenüberdachung von *Nepenthes*; Fig 8—10 die eine Entwicklungsart, Fig. 11—14 die andere darstellend. Fig. 15 eine ausgewachsene Überdachung mit stark verdickten Membranen.
- „ 16. Unterer Abschnitt des Schlauchblattes von *Sarracenia flava*. *M* Massiver Blatteil, Blattstiel; *A Sch* Absorptionsschicht; *RZ* Reusenhaarzone.
- „ 17. Querschnitt durch die Absorptionszone eines jungen Blattes.
- „ 18. Flächenansicht derselben.
- „ 19. Flächenansicht derselben in etwas vorgerückterem Entwicklungsstadium.
- „ 20. Flächenansicht derselben beim ausgewachsenen Blatte. Sekundäre Membranen (Membranleisten) erstrecken sich zwischen den Wandungen der primären Zellen; die äußere Membran ist mit einer porösen Cutinschicht überzogen.
- „ 21. Längsschnitt durch die ausgewachsene Absorptionszone; Übergang derselben in die Reusenzone.
- „ 22. Einige Zellen der Absorptionsschicht. Die Membranen sind dunkel, die zu sekundären Membranen verbreiterten Zellulosenleisten dagegen heller gehalten. In der zweiten Zellage finden sich dunkle Knollen; es sind Absorptionsprodukte.
- „ 23 und 25. Entwicklungsstufen der Reusenhaare.
- „ 24 und 26. Dieselben, aber im Längsschnitt.
- „ 27. Längsschnitt durch Reusenhaare in vorgerückterem Entwicklungsstadium.
- „ 28. Dasselbe in der Flächenansicht.
- „ 29—35. Entwicklung der Nektardrüsen auf der Unterseite des Deckels. Fig. 29 *a* Längsschnitt, *b* Flächenansicht.
- „ 36. Borste der Unterseite des Deckels, *a* Querschnitt, *b* Längsschnitt, *c* Radialmembran des Fufsstückes der Borste.
- „ 37. Querschnitt durch die mittlere Partie des Deckels mit dem medianen Gefäßbündel.

Taf. X. — *Nepenthes Rafflesiana*. Jack.

- Fig. 1—11. Entwicklung der Drüsen und deren Überdachung.
- „ 1. Flächenansicht der Drüsenzzone einer ganz jungen Kanne; die dunkel gehaltenen Zellgruppen sind die primären Drüsenzellen.
- „ 2. Längsschnitt durch diesen Teil der Drüsenzzone; die Epidermiszellen enthalten sehr große, rundliche Kerne, alle Zellen sind nach Inhalt und Form noch gleich.

- Fig. 3. Längsschnitt durch einen, in weiter vorgerücktem Entwicklungsstadium befindlichen Abschnitt dieser Drüsenzzone. Einzelne Zellgruppen der subepidermalen Schicht nehmen an Volumen zu und bewirken eine wellige Oberfläche der Epidermis. Die Hügelchen sind die Anfänge der primären Überdachungen.
- „ 4. Die Zellen der Vertiefungen, d. h. die primären Drüsenzellen beginnen sich papillenförmig herauszuwölben, indem sie ebenfalls an Volumen zunehmen.
- „ 5 und 6 *a, b, c, d, e, f* stellen die verschiedenen Formen der primären Drüsen dar.
- „ 7—9. Drüsen in vorgerückterem Entwicklungsstadium.
- „ 10 und 11. Ebensolche, welche auf einer noch höheren Entwicklungsstufe angelangt sind. Eine subepidermale Zelle, welche sich bereits durch eine horizontale Wand geteilt hat, wölbt die primäre Drüse ziemlich stark empor und der epidermale Wulst beginnt sich über die Drüse zu schieben.
- „ 12. Querschnitt durch eine junge Kanne, dem Entwicklungsstadium von Fig. 1 entsprechend.
- „ 13. Partie des Querschnittes stärker vergrößert. Die äußere Epidermis trägt verschieden geformte Trichome, während die innere Epidermis noch undifferenziert ist; die Gefäßbündel sind aber bereits vorhanden und es haben sich im peripheren Abschnitt der Wandung Intercellularräume gebildet.
- „ 14. Trichom der Außenwand der jungen Kanne.
- „ 15—17. Kurze Trichome, welche zwischen den langen, verzweigten plaziert sind.
- „ 18. Epidermisgebilde auf der Außenseite der ausgewachsenen Kannen — seltene Formen.
- „ 19. Drüsenzzone der Innenseite der Kanne.
- „ 20. Längsschnitt durch eine Drüse.
- „ 21. Querschnitt durch die obere Partie der Drüse; der über sie weg gespannte Bogen ist der Querschnitt durch die Überdachung.
- „ 22. Eine Zelle der Sekretionsschicht der Drüse.
- „ 23. Äußere Membran einer Drüsenzelle; die kurzen Membranleisten sowie die Poren der Cuticula sind erkennbar.
- „ 24. Querschnitt durch die mittlere Partie des Deckels mit einer Nektardrüse, über welcher sich das Gefäßbündel befindet.

Taf. XI. — *Aldrovandia vesiculosa* Monti.

- Fig. 1. Ausgewachsenes Blatt eines Blattquirles mit acht Blättern von oben gesehen. *a* Stamm, *b* Blattstiel, *c* Borsten (6), *d* Blattscheibe, vollständig geschlossen; I. Randzone; II. Zone der zweiarmigen Drüsen der Außenseite, welcher auf der Innenseite die Zone der vierarmigen Drüsen entspricht; III. drüsenlose Zone; IV. innere Hauptzone der zweiarmigen Drüsen, welcher auf der Innenseite die Zone der dichtgedrängten, runden Drüsen entspricht; V. Gelenkzone; VI. Blattspitze; VII. Luftblase zwischen den inneren Abschnitten der Blattscheibenhälften; *e* Leitzellenbündel als dunkler Streifen durchschimmernd; *f* durchschimmernde Parenchymlamellen, welche als Längs- und Querversperrungen der dorsalen und

ventralen Wand des Blattstieles dienen und luftgefüllte Hohlräume umgrenzen.

- Fig. 2. Stück der Oberseite des Blattstieles; *d* zweiarmige Drüse; *n* Narbe einer abgefallenen zweiarmigen Drüse; *f* durchschimmernde Zellen der Parenchymlamellen.
- „ 3. Querschnitt durch den ausgewachsenen Stamm; *e* Epidermis; *p* Parenchym, von außen nach innen lockerer werdend; *ch* Chlorophyllkörner, von innen nach außen an Häufigkeit zunehmend; *i* Interzellularräume, von außen nach innen größer werdend; *l* Leitzellenbündel, ringsum eingeschlossen durch eine Scheide von Parenchymzellen; *d* zweiarmige Drüse.
- „ 4. Querschnitt durch den Blattstiel; *o* obere Seite; *u* untere Seite, einschichtig wie die obere Seite; *l* Leitzellenbündel; *pl* Parenchymlamellen als Längs- und Querversperrungen; *h* Hohlräume mit Luft erfüllt, in der Flächenansicht als sechsseitige Formen sichtbar; *d* zweiarmige Drüsen; *d'* Drüse mit abgebrochenem Köpfchen.
- „ 5. Spitze einer Borste (siehe Fig. 1, Borste rechts, Zone X); *ez* die drei chlorophyllosen, wasserhellen Endzellen; *st* Stachelzellen.
- „ 6. Querschnitt durch die Borste; unmittelbar hinter den Endzellen (Fig. 5 I).
- „ 7. Querschnitt durch die Borste (Fig. 5 II); *st* Stachelzelle, *h* Hohlraum.
- „ 8. Stück aus der mittleren Partie der Borste; (Fig. I Borste rechts, Zone *y*); *st* Stachelzellen; *d* zweiarmige, wasserhelle Drüsen.
- „ 9. Querschnitt durch die Borste (Fig. 8 I); *st* Stachelzellen; *pl* Parenchymlamelle; *h* Hohlräume.
- „ 10. Stück aus der unteren Partie der Borste (Fig. 1, Borste rechts, Zone *z*); *st* Stachelzellen; *d* zweiarmige, wasserhelle Drüsen; *d'* Spur einer abgefallenen Drüse.
- „ 11. Querschnitt durch die in Fig. 10 dargestellte Partie der Borste; *d* zweiarmige Drüse; *pl* Parenchymlamelle; *h* Hohlräume.
- „ 12. Skizze über die Lage der Stachel und der Blattscheibe; 1—5 die Stacheln, in einem Bogen angeordnet; *b* die geschlossene Blattscheibe, in der durch die Stacheln gebildeten konkaven Wölbung liegend.

Taf. XII. — *Aldrovandia vesiculosa*. Monti.

- Fig. 1. Der vordere Teil eines Blattes; die Blattscheibe ist geöffnet und in eine Ebene ausgebreitet, was nur dadurch möglich war, daß man in den Rand der oberen Scheibenhälfte einige Einschnitte machte. I. Der einwärts umgebogene Rand, Randsaum; er ist drüsenlos, trägt aber am Rande einzellige Stacheln; II. Zone der vierarmigen Drüsen; III. Drüsenlose Zone; IV. Zone der dichtgedrängten, runden Drüsen, Verdauungsdrüsen; V. Gelenkzone mit vielen Drüsen; VI. Blattspitze. *Vg* Verschlussgrenze, d. h. Stelle bis wohin der Verschluss stattfindet, von außen nach innen gerechnet. Die an der Verschlussgrenze einwärts gelegenen Abschnitte der Blattscheibenhälften tragen neben den Verdauungsdrüsen eine Anzahl sensibler Trichome; *l* das durchschimmernde Leitzellenbündel, welches in der Gelenkzone bis zur Spitze des Blattes verläuft.
- „ 2. Querschnitt durch ein vollständig offenes Blatt, zum Fange bereit; *rs* Randsaum; *ad* äußere Zone der zweiarmigen Drüsen; *id* innere Zone der zwei-

armigen Drüsen; *krd* Zone der vierarmigen Drüsen, Kreuzdrüsen; *rd* Zone der runden Verdauungsdrüsen und der sensiblen Trichome; *g* Gelenk.

- Fig. 3. Stellung der Scheibenhälften nach der ersten Schließbewegung, welche letztere durch Reizung der sensiblen Haare eingeleitet wurde; durch das beim Schließen ausgepresste Wasser ist der Randsaum auswärts gedrängt worden und die Stacheln greifen fingerförmig ineinander ein, wodurch ein notdürftiger Verschluss erreicht wird.
- „ 4. Die Blattscheibenhälften haben sich noch mehr geschlossen, nachdem durch die den Ausgang suchenden Insekten weitere Reize auf die sensiblen Haare ausgeführt wurden; die zwei Randsäume liegen in der ganzen Ausdehnung fest geschlossen aufeinander.
- „ 5. Querschnitt durch das vollständig geschlossene Blatt; der Verschluss findet nur an den drüsenlosen Stellen statt (Fig. I, Zone III).
- „ 6. Junge, aber vollständig ausgewachsene vierarmige Drüse; Kreuzdrüse (Fig. I, Zone II); *KZ* Köpfchenzellen; *Stz* Stielzellen; *Zk* Zellkern.
- „ 7. Dieselbe Drüse von oben gesehen.
- „ 8. Eine Drüse mit drei Köpfchenzellen; seltene Form in der Zone II, Fig. 1.
- „ 9. Außenseite des Randsaumes mit den Randstacheln; die dunkel gehaltenen Zellen bilden mit ihren größeren Partien die Innenseite des Randsaumes.
- „ 10. Stück aus der Kreuzdrüsenzzone (Fig. I, II).
- „ 11. Stück aus der Zone der zweiarmigen Drüsen (Fig. 2, Zone *ad* und *id*).
- „ 12. Gelenkzone der Innenseite mit vielen Verdauungsdrüsen besetzt; die Längsachsen der Zellen der Blattscheibenhälften stehen senkrecht auf denjenigen der Zellen des Gelenkes; *st* sensibles Trichom; *o* obere Blattscheibenhälfte; *vd* Verdauungsdrüse und untere Blattscheibenhälfte.
- „ 13. Stück aus der Innenseite des Blattes; Verschlussgrenze (*vg* Fig. 1); *dlz* drüsenlose Zone; *vg* Verschlussgrenze; *vd* Zone der dichtgedrängten Verdauungsdrüse; *d* Verdauungsdrüse.
- „ 14. Außenseite der Gelenkzone; *zd* zweiarmige Drüsen.
- „ 15. Die mittlere Zellschicht der Blattscheibe; sie endet an der Verschlussgrenze; das dargestellte Stück liegt zwischen der Zellschicht von Fig. 13 und derjenigen von Fig. 11.

Taf. XIII. — *Aldrovandia vesiculosa* Monti.

- Fig. 1. Epidermiszellen aus der jungen Blattscheibe (Fig. 38 und 39). Die Zellkerne sind sehr groß und besitzen mehrere Kernkörperchen; die einzelnen Zellen stehen durch feine Plasmafäden miteinander in Verbindung.
- „ 2. Die zur Drüse bestimmte Zelle wölbt sich papillenförmig hervor; der Zellkern wird größer und das Plasma reichlicher und dichter.
- „ 3. Die Drüsenzelle streckt sich auf die doppelte Länge und der Zellkern rückt in die Mitte, sowie sich das Plasma in der Längsachse zu konzentrieren beginnt.
- „ 4. Der Kern hat sich geteilt; die beiden Tochterkerne liegen noch eng aneinander, sind länglich und besitzen um das Kernkörperchen herum einen hellen Hof; die Anordnung des Plasma deutet die Stelle an, wo die Membran entsteht.
- „ 5. Die primäre Drüsenzelle hat sich durch eine senkrecht zur Epidermis stehende Membran in zwei Zellen geteilt.

Fig. 6. Junge Drüse (Fig. 5) von oben gesehen.

- „ 7. Die beiden Tochterzellen teilen sich wieder und zwar durch je eine Membran, welche etwas schief einwärts zur ersten Teilungswand gestellt ist.
- „ 8. Die oberen zwei Zellen wachsen rundlich aus; die unteren zwei haben sich auf die doppelte Länge gestreckt und sich abermals in je zwei Zellen geteilt.
- „ 9. Die oberen Zellen (Fig. 7) haben sich gestreckt und abermals geteilt, wodurch nun ein sechszelliges Gebilde entstanden ist.
- „ 10. Die zwei Köpfchenzellen wachsen armförmig aus; es bilden sich die zweiarmigen Drüsen.
- „ 11. Die zwei Stielzellen haben sich nachträglich noch einmal geteilt, so daß die Drüse nun aus folgenden Teilen besteht: *kz* zwei Köpfchenzellen; *stz* vier Stielzellen; *bz* zwei Basalzellen.
- „ 12. Die zweiarmige Drüse von oben gesehen.
- „ 13. Spur einer abgefallenen zweiarmigen Drüse.
- „ 14. Jugendstadium einer Verdauungsdrüse, abzuleiten von Fig. 8; die Stielzellen haben sich gestreckt und die zwei Köpfchenzellen vergrößert und abgerundet.
- „ 15. Dasselbe Stadium wie Fig. 14, aber um 90° gedreht.
- „ 16. Die zwei Köpfchenzellen teilen sich durch je eine Membran; das Köpfchen der Drüse besitzt nun vier Zellen.
- „ 17. In den Stielzellen haben sich unten zwei Zellen abgeschnürt, was aber bei dieser Form der Drüsen als Ausnahmefall anzusehen ist.
- „ 18. Zeigt, wie sich aus dem vierzelligen Köpfchen ein achtzelliges bildet.
- „ 19—22. Drüsenköpfchen von ausgewachsenen Verdauungsdrüsen von oben gesehen.
- „ 23. Eine ausgewachsene Verdauungsdrüse von oben gesehen; das Köpfchen besitzt vier centrale und zehn randständige Zellen; die trennenden Membranen der centralen Zellen setzen sich fort in vier Membranen der peripheren Drüsenzellen, die angrenzenden Epidermiszellen enthalten zahlreiche Chlorophyllkörner.
- „ 24. Eine ausgewachsene Verdauungsdrüse von der Seite gesehen.
- „ 25. Dieselbe Drüse im Durchschnitt; *kz* Köpfchenzellen; *stz* Stielzellen; *bz* Basalzellen.
- „ 26. Querschnitt durch das Köpfchen; die centrale Zelle ist ein Stück der im Schnitt getroffenen Stielzelle.
- „ 27. Querschnitt durch den Stiel der Drüse.
- „ 28. Jugendstadium eines sensiblen Trichomes; abzuleiten von Fig. 9.
- „ 29. Weiteres Entwicklungsstadium eines sensiblen Trichoms, entstanden durch fortgesetztes Strecken und darauffolgende Zweiteilung der Polzellen.
- „ 30. Ausgewachsenes, sensibles Trichom; *sp* Spitzenzellen; *g* Gelenk; *f* Fußzellen.
- „ 31a. Das Gelenk eines abgebogenen Trichoms, die untere Membran ist wellig gebogen.
- „ 31b. Gelenk bei gestreckter Borste. Die Wände der Gelenkzellen sind bedeutend dünner als diejenigen der angrenzenden Zellen.
- „ 32. Die Randzone der jungen Blattscheibe.

- Fig. 33. Übergang aus der dreischichtigen in die zweischichtige Partie der Blattscheibe (Taf. VII Fig. 1). *vg* Verschlussgrenze; *zdvd* Zone der Verdauungsdrüsen; *mz* mittlere Zellschicht unmittelbar hinter der Verschlussgrenze endigend.
- „ 34. Querschnitt durch die Blattscheibe eines sehr jungen Blattes; *e* Epidermis *mz* mittlere Zellschicht; *l* primäre Leitzelle.
- „ 35—39. Querschnitt durch etwas ältere Blattscheiben, woraus ersichtlich ist, wie sich die beiden Scheibenhälften entwickeln; in Fig. 39 zeigen sich bereits zu Drüsen oder Trichomen bestimmte papillenförmig vorgewölbte Epidermiszellen.
- „ 40—41. Weitere Entwicklung der Blattscheibe. *rs* Randsaum; *kr* Kreuzdrüsen; *st* sensibles Trichom; *vd* Verdauungsdrüsen; *zd* zweiarmige Drüsen; *Mz* mittlere Zellschicht; *l* Leitzellenbündel; *gz* Gelenkzellen.
- „ 42. Ein Blattquirl mit acht Blättern.
- „ 43. Partie der drüsenlosen Zone des äußeren Abschnittes der Blattspreite.

Tafel XIV. — *Byblis gigantea* Lindl.

- Fig. 1. Stück der Blattoberfläche, vier Drüsenbahnen und vier drüsenlose säulenförmige Zellreihen enthaltend. Zwei der Drüsenreihen sind durch je eine Spaltöffnung unterbrochen.
- „ 2. Querschnitt durch die Randpartie des Blattes. *DA* Drüse nach Absorption animalischer Substanzen, *D* Drüse vor der Absorption.
- „ 3. Querschnitt durch die Randpartie des Blattes. Die Verankerung der gestielten Drüsen *GD* ist dargestellt.
- „ 4. Längsschnitt durch den Rand des Blattes; er zeigt eine aus vier Drüsen bestehende, dichtgedrängte Drüsengruppe, deren Basalzellen in die mit konkaven Köpfen versehenen angrenzenden Parenchymzellen versenkt sind.
- „ 5. Querschnitt durch das Blatt; die Gefäßbündel sind nur schematisch eingezeichnet. *sD* sitzende Drüsen, *Sp* Spaltöffnung, *gD* gestielte Drüse.
- „ 6. Sektor aus dem Querschnitt durch das Blatt mit Epidermis, Parenchym, Stärkescheide und Gefäßbündel. *Sp* Spaltöffnung, *P* Parenchym, *St Sch* Stärkescheide.

Tafel XV. — *Byblis gigantea* Lindl.

- Fig. 1. Die kolbenförmig angeschwollene Blattspitze.
- „ 2. Längsschnitt durch die Blattspitze; das Parenchym *P* ist zugunsten von Netzfaserzellen auf 3—2 Zellreihen reduziert. Im Centrum liegt die Spitze der drei hier verschmolzenen Gefäßbündel *G*. *Wsp* Wasserspalte.
- „ 3. Querschnitt durch die Blattspitze. Im Centrum liegt das Gefäßbündel *G*, dann folgt der voluminöse Teil der Netzfaserzellen *NZ*; ferner das 1—3-schichtige, aus kleinen Zellen bestehende Parenchym *P*, welches nach außen von der Epidermis *E* umgeben ist.
- „ 4. Eine gestielte Drüse.
- „ 5. Längsschnitt durch den oberen Abschnitt einer gestielten Drüse. *G* Gelenk- oder Centralzelle, *K* Köpfchenzelle, *St* Stielzelle.
- „ 6. Das Köpfchen der gestielten Drüse von oben gesehen.

- Fig. 7. Querschnitt durch das Köpfchen der gestielten Drüse; im Centrum die Gelenkzelle *GZ* und die trennende Membran *M* zwischen Stiel- und Gelenkzelle.
- „ 8. Längsschnitt durch ein Blatt; Photographie nach einem Dauerpräparat.
- „ 9. Stück des Drüsenstiels bei starkem Turgor; die Wandung ist schief gestrichelt.
- „ 10. Stück des Drüsenstieles, nachdem Sekret vom Köpfchen weggenommen wurde; die Strichelung wird deutlicher.
- „ 11—12. Stück des Drüsenstieles nach ausgeführter Plasmolyse; die Lineatur ist noch deutlicher geworden und die Membran zeigt sich gewellt.
- „ 13—22. Entwicklung der sitzenden Drüse.
- „ 23—29. Entwicklung der gestielten Drüse; Fig. 25—29 Teilung der Basalzelle und Verfestigung (Verkeilung) der Basis des Stieles.

Taf. XVI. — *Roridula gorgonias* Planch.

- Fig. 1. Drüsenkopf eines großen Tentakels. *E* Epidermiszellen.
- „ 2. Drei verschieden große Tentakeln eines ausgewachsenen Blattes. Blattrand.
- „ 3. Randpartie eines Blattes.
- „ 4. Längsschnitt durch das Drüsenköpfchen eines großen Tentakels.
- „ 5. Querschnitt durch das Drüsenköpfchen.
- „ 6. Querschnitt durch den Drüsenstiel.
- „ 7. Querschnitt durch das Fußstück eines großen Randtentakels.
- „ 8. Querschnitt durch den Stiel eines der kleinsten Tentakeln.
- „ 9. Querschnitt durch den Stiel eines noch im Wachstum begriffenen Tentakels; durch Längsteilung werden centrale Zellen von den Epidermiszellen abgetrennt.
- „ 10. Randpartie der epidermalen Drüsenzellen; die zerklüftete, von feinen Poren durchsetzte Cutinschicht liegt als ziemlich mächtige Schicht auf der Cellulosemembran.
- „ 11. Querschnitt durch ein Blatt.
- „ 12. Die Spitze eines Blattes.
- „ 13. Querschnitt durch das Blatt. Verteilung und Größenverhältnisse der Tentakeln sind veranschaulicht. Drüsenzone des Randes und der Mittelrippe der Blattunterseite.
- „ 14. Querschnitt durch den oberen Abschnitt des Blattes.
- „ 15. Das centrale Gefäßbündel.
- „ 16. Eines der größeren Gefäßbündel der Blattspreite.
- „ 17. Eines der kleinsten Gefäßbündel der Blattspreite.

Tafel XVII. — *Drosera rotundifolia* L.

- Fig. 1. Randständiger Tentakel.
- „ 2. Drüse des randständigen Tentakels von der Seite gesehen.
- „ 3. Untere Epidermis der Drüse des randständigen Tentakels.
- „ 4. Unteres Parenchym desselben.
- „ 5. Flächenständiger Tentakel.
- „ 6. Parenchymglocke; die Sekretionsscheibe ist weggehoben.

- Fig. 7—8. Halbschematische Längsschnitte. *S* zweischichtige Sekretionsscheibe, *P* Parenchymglocke, *T* Tracheidenkomplex.
- „ 9. Übergang zwischen Tentakelstiel und Drüsenkopf. *S* Sekretionsschicht, *P* Parenchymglocke, *HK* Halskranz, *Ep* Epidermis des Stieles.
- „ 10. Längsschnitt durch eine Drüse der flächenständigen Tentakeln. *S* Zweischichtiger Sekretionsmantel, die Zellen besitzen Membranleisten, *P* Parenchymglocke, *HKZ* Halskranzzellen mit Tüpfelmembranen, *OStP* oberste Stielparenchymzellen, *StP* Stielparenchym, *Ep* Epidermis, *T* Tracheidenstrang.
- „ 11. Halskranzzellen mit den angrenzenden verschiedenartigen Gewebeelementen.
- „ 12. Zwei Zellen des unteren Gürtels der Sekretionsscheibe. Oberflächenansicht. Membranleisten und Poren.
- „ 13. Querschnitt durch den Drüsenkopf eines flächenständigen Tentakels. Der centrale Tracheidenkomplex ist dunkel gehalten.
- „ 14. Querschnitt durch den Tentakelstiel eines flächenständigen Tentakels, unmittelbar unter der Drüse ausgeführt.
- „ 15. Partie der Unterseite des Blattes mit Spaltöffnungen und sitzenden Drüsen.
- „ 16. Unterseite des Blattes mit Verlauf der Gefäßbündel.
- „ 17. Tentakeldrüse mit Sekrettropfen.

Taf. XVIII. — *Drosera rotundifolia* L.

- Fig. 1. Junges Blatt mit in verschiedenen Entwicklungsstadien stehenden Tentakeln.
- „ 2—10. Entwicklung der achsensymmetrischen, flächenständigen Tentakeln. Die Epidermiszellen sind dunkel gehalten.
- „ 11—18. Entwicklung eines Randtentakels. Fig. 11—15 Längsschnitte; Fig. 16 Tentakel von oben, Fig. 17 von der Seite gesehen.
- „ 18. Längsschnitt durch die Drüse. *S* Sekretionsscheibe; *T* Tracheidenkomplex; *P* Parenchymchale.
- „ 19. Querschnitt durch die Drüse eines Randtentakels. *S* zweischichtige Sekretionsscheibe; *P* Parenchymchale; *T* Tracheidenkomplex; *uP* unteres Parenchym; *uE* untere Epidermis.
- „ 20. Partie der konkaven Wölbung der Blattoberseite mit Spaltöffnungen, sessilen Absorptionsdrüsen und Spur einer abgefallenen Drüse.
- „ 21—22. Längs- und Querschnitt durch eine sessile Drüse mit nur einer Stieletage.
- „ 23—24. Längs- und Querschnitt durch eine sessile Drüse mit einem Stiel à zwei Etagen zu je zwei Zellen.
- „ 25. Längsschnitt durch die zwei Spiraltracheiden eines randständigen Tentakels.
- „ 26. Querschnitt in der Nähe des Drüsenköpfchens durch den Stiel eines randständigen Tentakels.

Taf. XIX. — *Drosophyllum lusitanicum* Lk. und *Drosera rotundifolia* L.

- Fig. 1—10. Entwicklung einer sitzenden Drüse. In Fig. 1 sind alle Epidermiszellen gleichartig; Fig. 2 und 3: die zu Drüsen bestimmten Zellen teilen sich; Fig. 4: eine Parenchymzelle vergrößert sich und wölbt die Epi-

dermiszellen auswärts; Fig. 5: Diese Parenchymzelle teilt sich horizontal; Fig. 6: die oberste Tochterzelle nimmt an Volumen zu und teilt sich durch eine senkrechte Membran in zwei Zellen, Fig. 7a und 7c, dann erfolgt eine weitere Teilung der letzteren zwei Zellen; Fig. 7d: nun vergrößert sich das ganze Gebilde durch Teilung der Epidermis und der Parenchymzellen.

Fig. 11a, b, c, d, e zeigt die Entwicklung des Stieles, bzw. der Zwischenschicht. Die äußeren hellen Zellen sind Epidermiszellen, die dunkeln aber Parenchymzellen. Fig. f stellt eine nur selten vorkommende Verschmelzung von zwei sitzenden Drüsen dar; die Zellen der Zwischenschicht sind eingezeichnet.

- „ 12--24 zeigt die Entwicklung der Tentakeln; die Epidermiszellen sind in Fig. 12-23 hell, die Zellen parenchymatischen Ursprungs dagegen dunkel gehalten.
- „ 23. *aS* äußere Sekretionsschicht, epidermalen Ursprungs; *iS* innere Sekretionsschicht, parenchymatischen Ursprungs; *Zs* Zwischenschicht; die epidermalen Randzellen umgeben die parenchymatischen inneren Zellen; *T* Tracheidenkomplex; *StP* Stielparenchymzellen; *TStr* Tracheidenstrang.
- „ 25. Längsschnitt durch die Übergangsstelle des Stieles in die Drüse eines randständigen Tentakels von *Drosera rotundifolia*; *uE* untere Epidermis; *uP* unteres Parenchym, *T* Tracheidenkomplex; *HKZ* Halskranz-zelle; *PS* Parenchymshale; *Ep* Epidermis des Stieles; *P* Stielparenchym; *T* Tracheidenstrang, *ML* Membranleiste; *S* Sekretionsschicht.
- „ 26. Längsschnitt durch eine sessile Drüse mit zwei Stieletagen zu je zwei Zellen; die Cutinisierung ist durch kräftige Linien angedeutet.
- „ 27-33. Entwicklung einer sessilen Drüse.
- „ 34. Sitzende Drüse mit abgefallenen Köpfchenzellen.
- „ 35. Sitzende Drüse der konkaven Wölbung der Blattoberseite.
- „ 36-37. Zwei Drüsenformen von Randtentakeln.
- „ 38. Sitzende Drüse der Blattunterseite.
- „ 39-42. Drüsenformen vom Blattrand und dem oberen Abschnitt des Stieles.

#### Taf. XX. — *Drosophyllum lusitanicum* Lk.

Fig. 1. Querschnitt durch das Blatt zeigt die Anordnung der Tentakeln und der sitzenden Drüsen. *T* Tentakel; *sD* sitzende Drüse; *Sp* Spaltöffnungen; *P* Parenchym; *cG* centrales Gefäßbündel; *lD* laterales Gefäßbündel; *H* Holzteil; *S* Siebteil; *Sk* Sklerenchym.

- „ 2. Seitenansicht eines Tentakels mit Blattpartie.
- „ 3. Spitze eines vollständig ausgestreckten, entrollten Blattes.
- „ 4. Stück eines Blattes; Unterseite mit Tentakeln *T*, sitzenden Drüsen *sD* und Spaltöffnungen *Sp* besetzt.
- „ 5. Oberseite eines Blattstückes mit den innersten sitzenden Drüsen und den Spaltöffnungen.
- „ 6. Längsschnitt durch ein Tentakel und durch das Blatt. Darstellung der Reizleitungszellen *RZ* und der Tracheidenstränge *Tst* zwischen sitzenden und gestielten Drüsen. *E* Epidermis; *P* Stielparenchym; *SSch* Sekretions-scheibe; *ZSch* Zwischenschicht; *T* Tracheidenzellen.

- Fig. 7. Flächenansicht einer noch nicht ganz ausgewachsenen sitzenden Drüse. Die Membranleisten sind nur zum Teil ausgebildet; die Membranen der Zwischenschicht sind ebenfalls erkennbar.
- „ 8. Querschnitt durch den Tentakelstiel. *E* Epidermis, *P* Parenchym, *RZ* Reizleitungszelle.
- „ 9. Querschnitt durch die centrale Partie des Blattes, welche fast ausschließlich vom Gefäßbündel eingenommen wird; Sklerenchym sehr umfangreich.
- „ 10. Flächenansicht einer Zelle der Sekretionsscheibe mit den Membranleisten.
- „ 11. Querschnitt durch einige Zellen der äußersten Schicht der Sekretionsscheibe.
- „ 12. Querschnitt durch den centralen Gefäßbündel; nur Holz- und Siebteil mit einigen angrenzenden Bastzellen gezeichnet. Die mit Kreuzchen versehenen Zellen dienen vermutlich der Reizleitung.
- „ 13. Eine Reizleitungszelle mit langem Zellkern aus dem Tentakelstiel.
- „ 14. Verlauf der Plasmastränge nach den trennenden Membranen zweier Reizleitungszellen.
- „ 15. Drüsenform aus dem äußersten Teile der entrollten Blattspirale.

Tafel XXI. — Photographien nach Dauerpräparaten.

- Fig. 1. Sitzende Drüse von *Drosophyllum lusitanicum*.
- „ 2. Längsschnitt durch das Blatt von *Drosophyllum lusitanicum*.
- „ 3. Längsschnitt durch ein Tentakel von *Drosophyllum lusitanicum*.
- „ 4. Spiralförmig gerolltes Blattende von *Drosophyllum lusitanicum* mit Tentakeln verschiedener Entwicklungsstufen.
- „ 5. Neunstrahliger Blattquirl von *Aldrovandia vesiculosa*.
- „ 6. Ein Blatt mit geschlossener Blattspreite von *Aldrovandia vesiculosa*.
- „ 7. Querschnitt durch die Sekretions- und Absorptionszone des *Sarracenia*-schlauches.
- „ 8. Flügelförmiger Anhang des Schlauches von *Sarracenia*; die zwei Hauptgefäßbündel zeigen umgekehrte Lagerung von Holz- und Siebteil.
- „ 9. Ein Gefäßbündel und dessen Umgebung aus der Schlauchwandung der Sekretionszone von *Sarracenia*.

Fig. 1

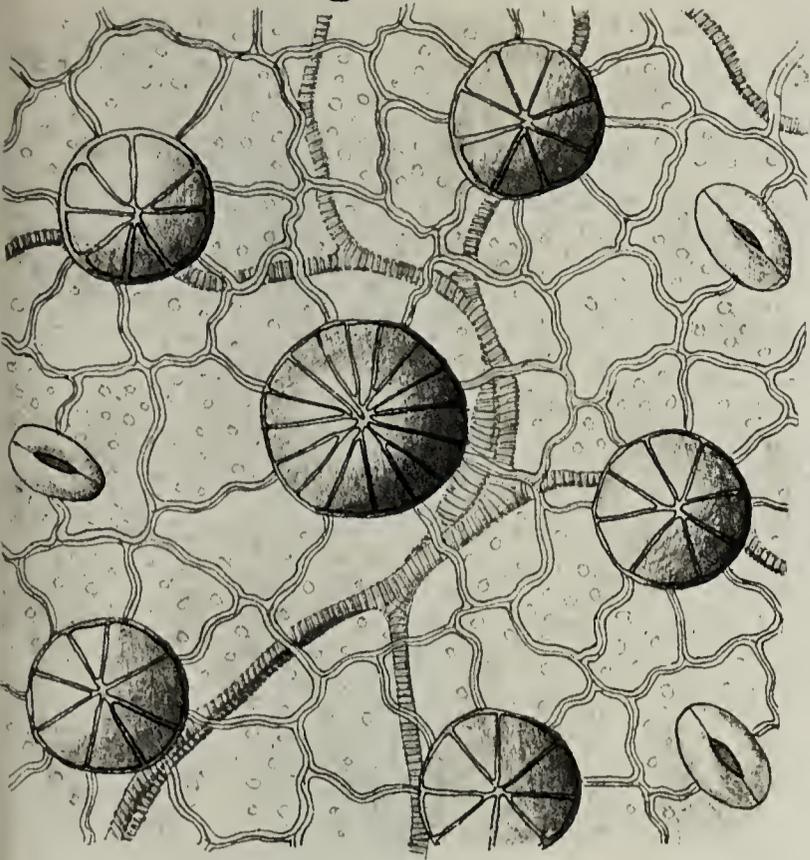


Fig. 3

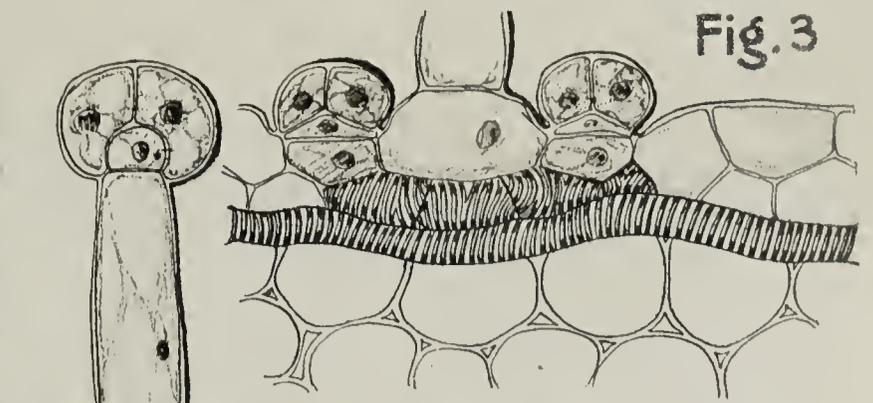


Fig. 2

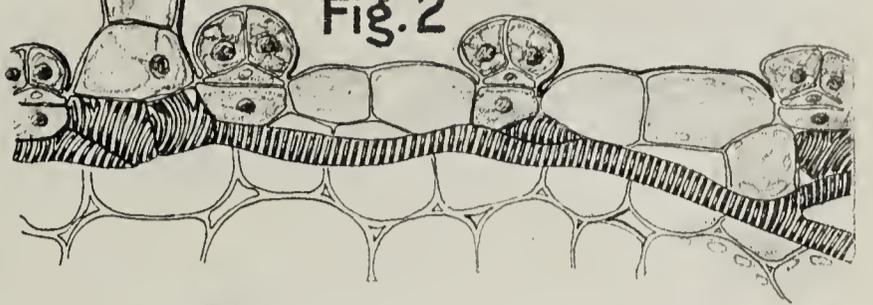


Fig. 5

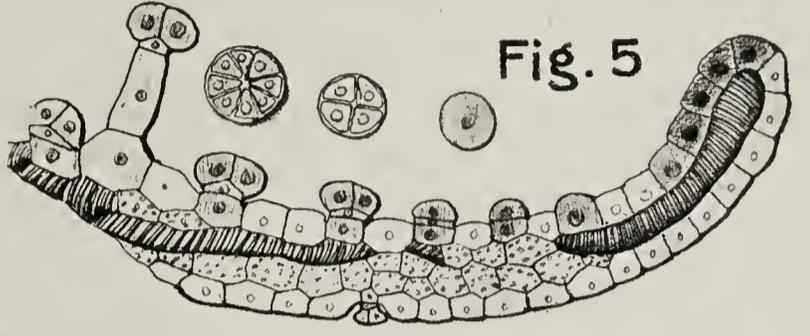


Fig. 4

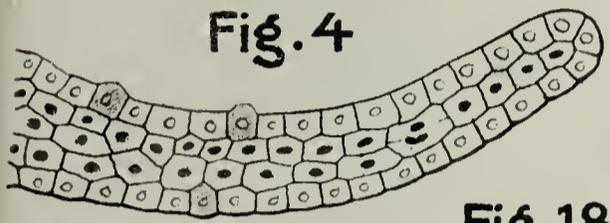


Fig. 17



Fig. 25

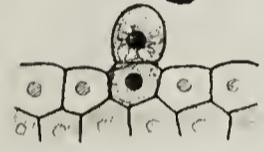


Fig. 16



Fig. 18



Fig. 8

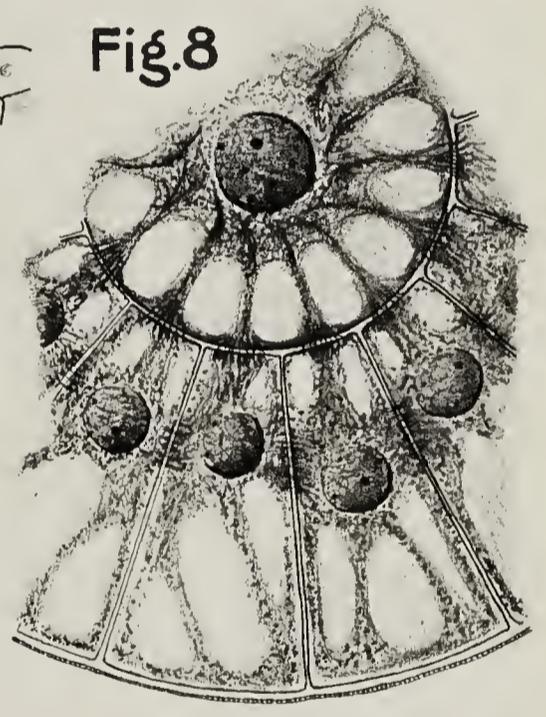


Fig. 19

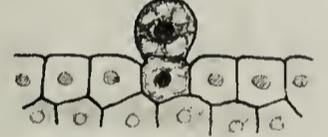


Fig. 26

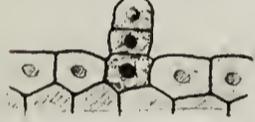


Fig. 6

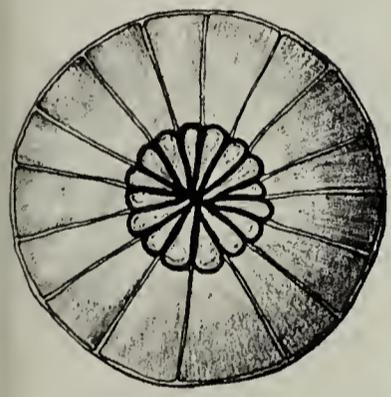


Fig. 27

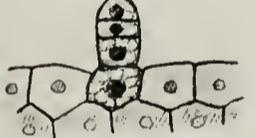


Fig. 20

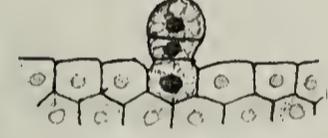


Fig. 28



Fig. 21



Fig. 29



Fig. 31

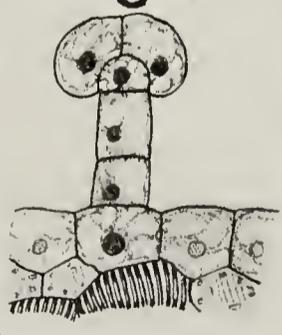


Fig. 9



Fig. 7

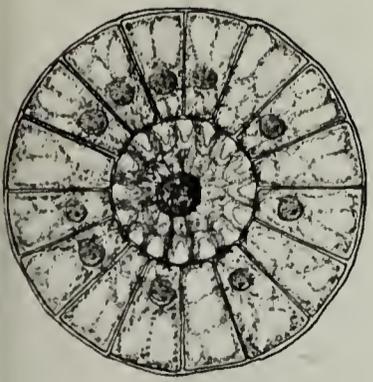


Fig. 22

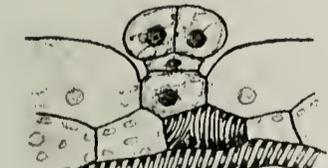


Fig. 24



Fig. 30

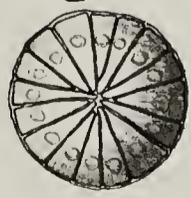


Fig. 33

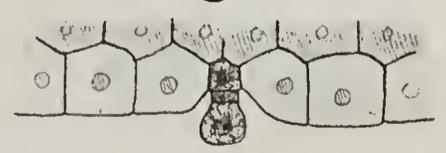


Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13

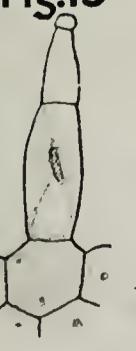


Fig. 14



Fig. 15

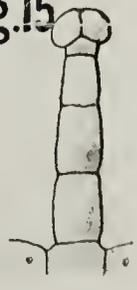


Fig. 32

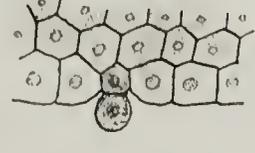
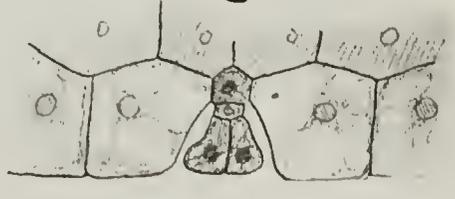


Fig. 34



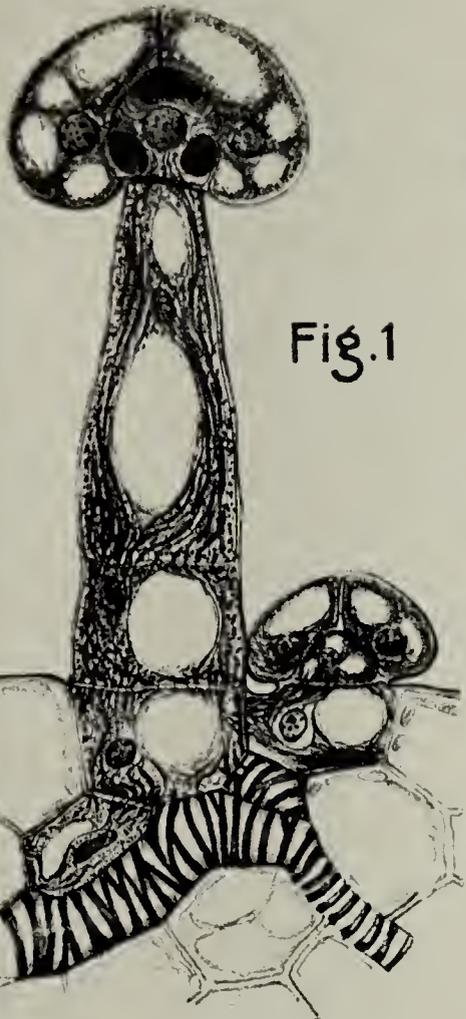


Fig. 1

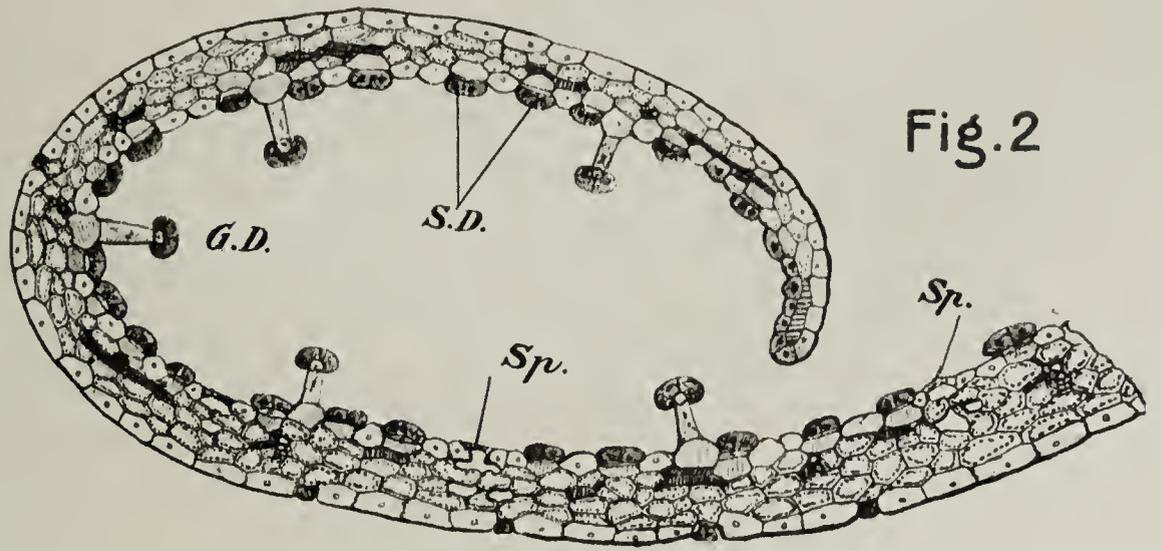


Fig. 2



Fig. 3

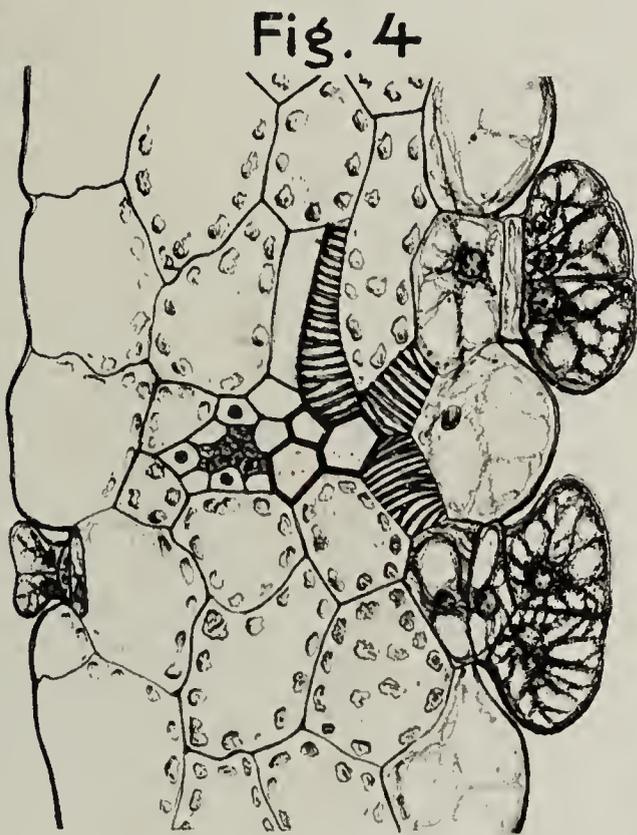


Fig. 4

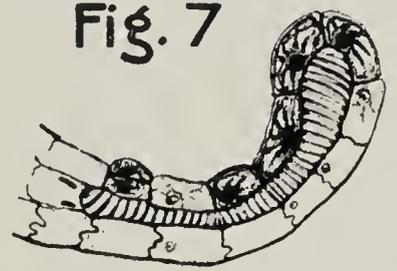


Fig. 7

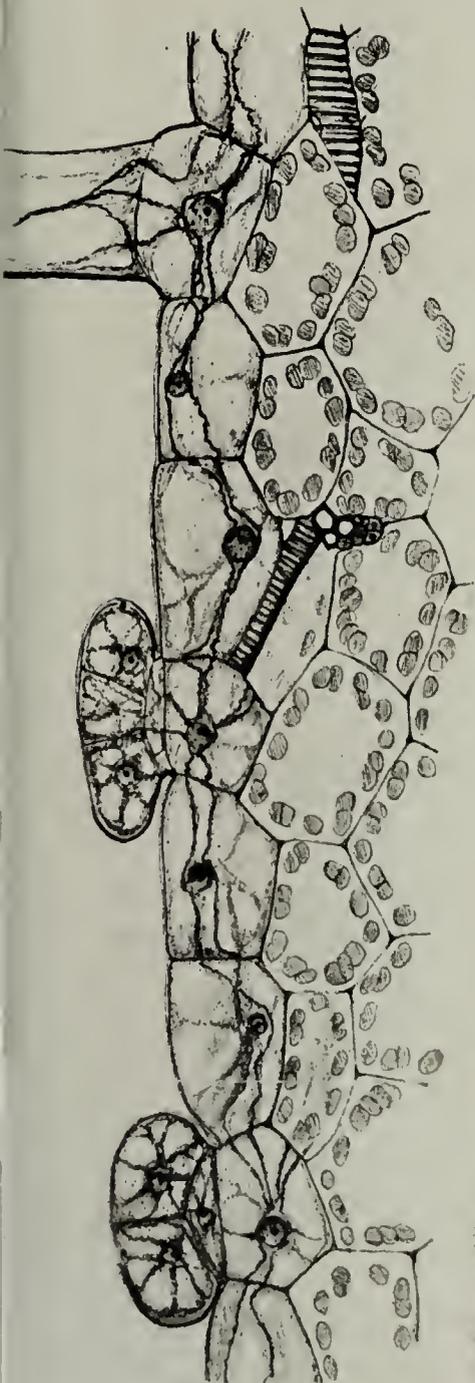


Fig. 5



Fig. 6

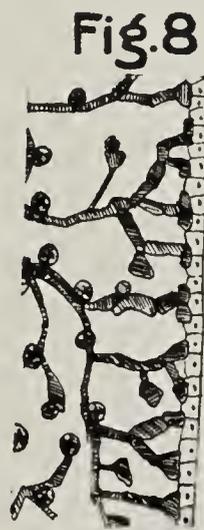


Fig. 8

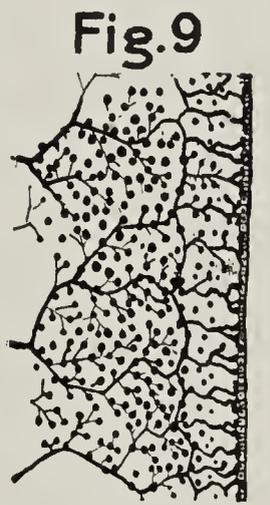


Fig. 9

Fig.5

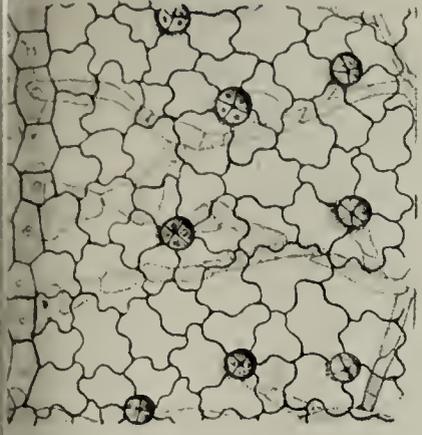


Fig.6

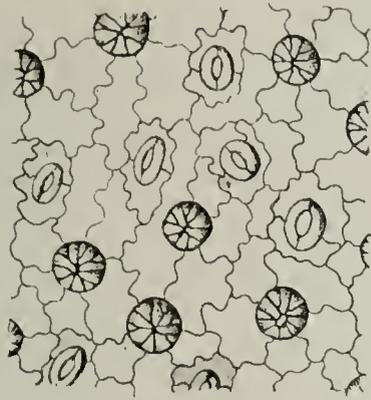


Fig.7

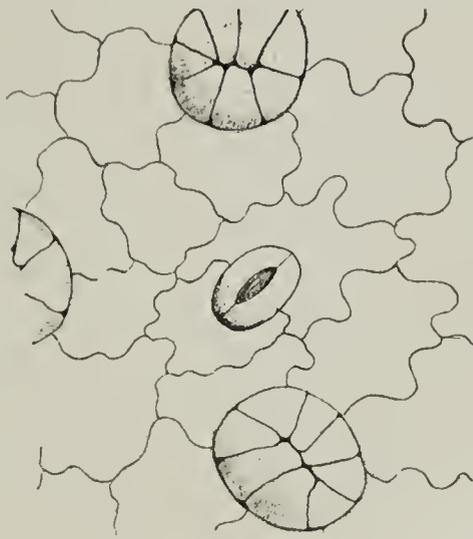


Fig.8

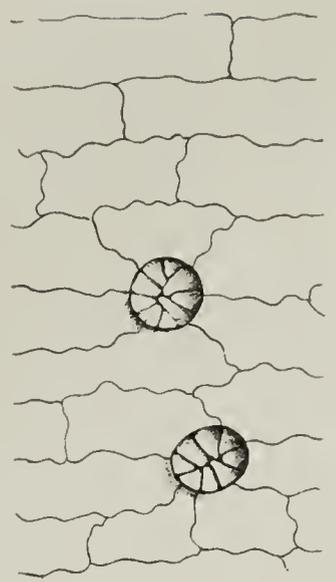


Fig.1

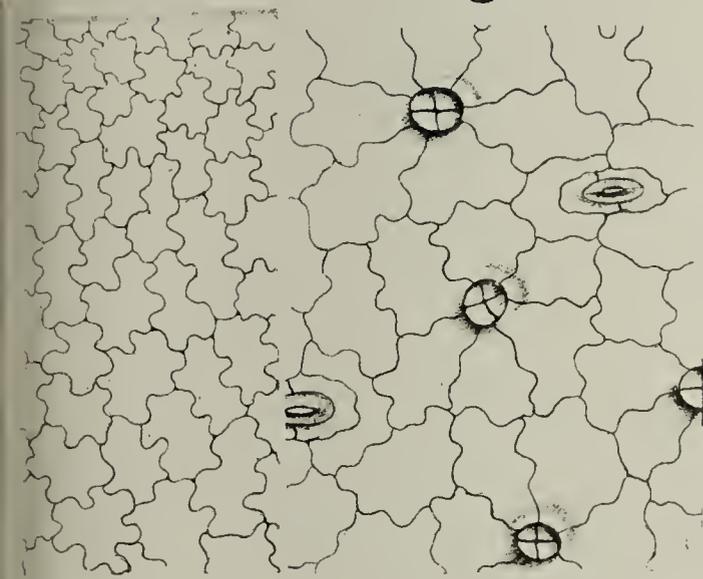


Fig.2

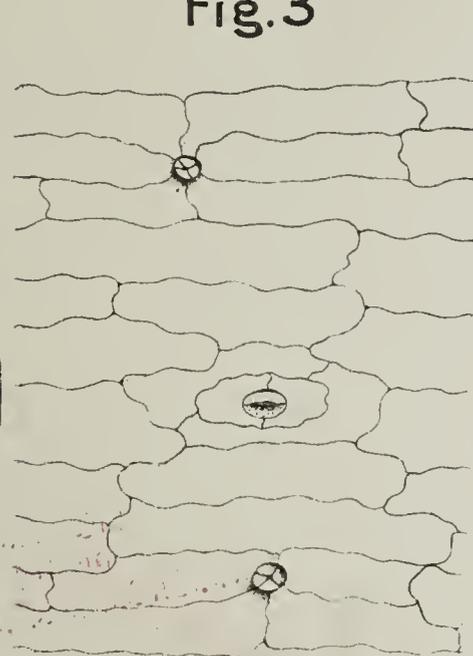


Fig.3

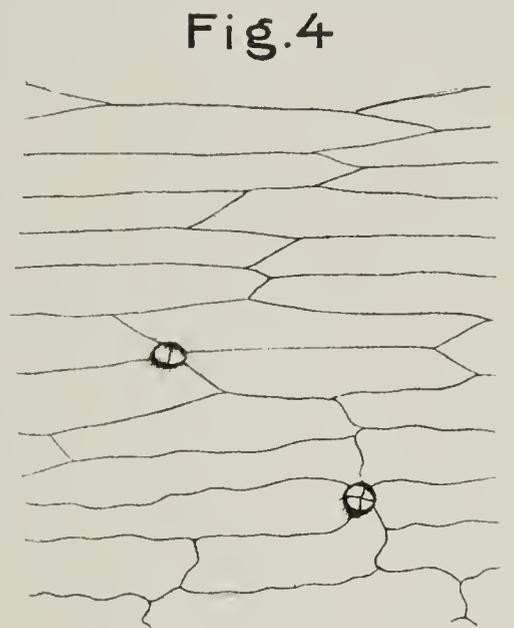


Fig.4

Fig.10

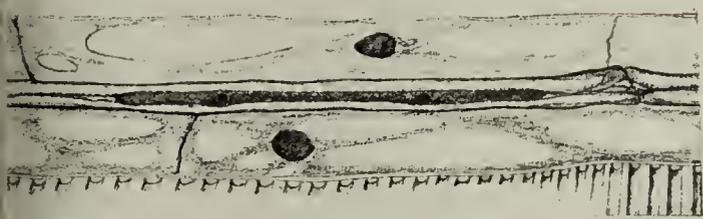


Fig.14



Fig.11

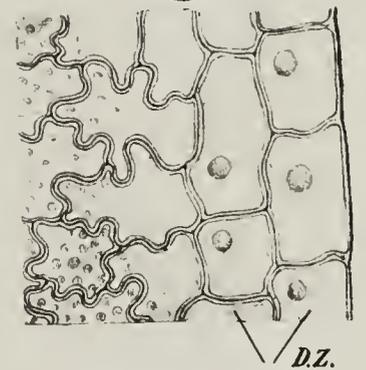


Fig.9

Er

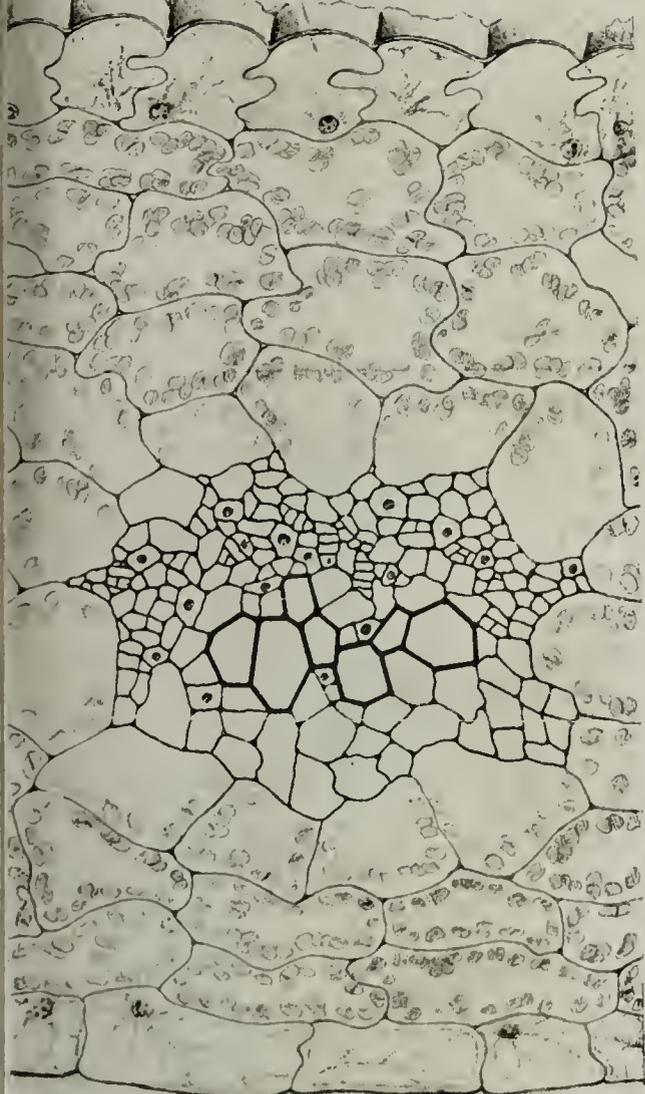


Fig.12



Fig.13

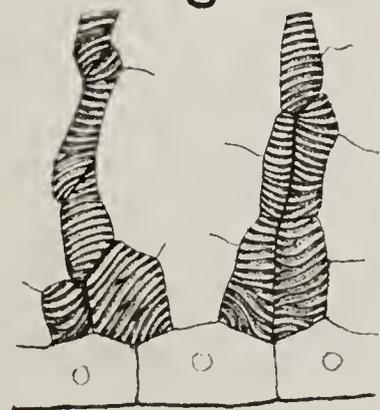


Fig.15



Fig.16



Repr.: Art. Institut Orell Füssli, Zürich.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

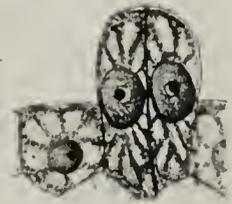
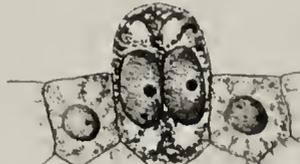
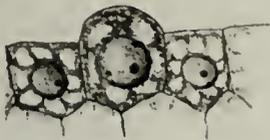
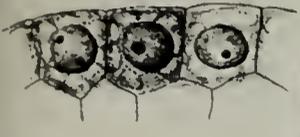


Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

Fig. 11

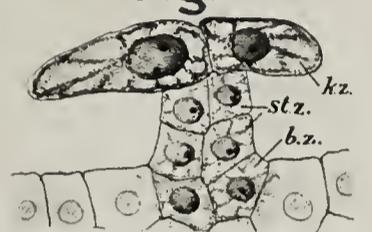
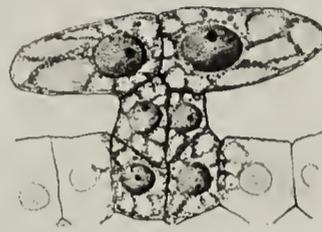
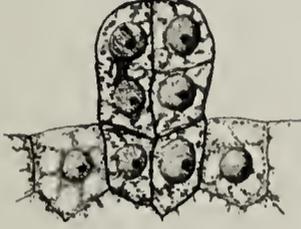
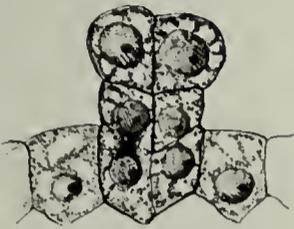
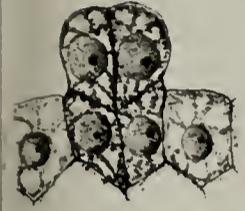


Fig. 12

Fig. 14

Fig. 15

Fig. 17

Fig. 18

Fig. 19

Fig. 20

Fig. 21



Fig. 13

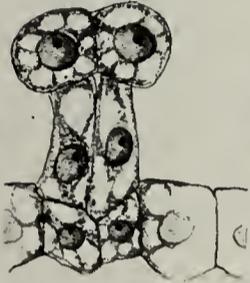
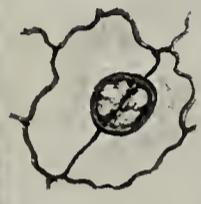


Fig. 16

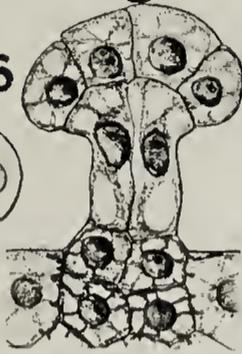


Fig. 22

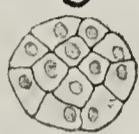
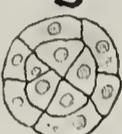
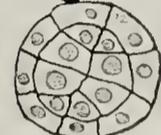


Fig. 31 a

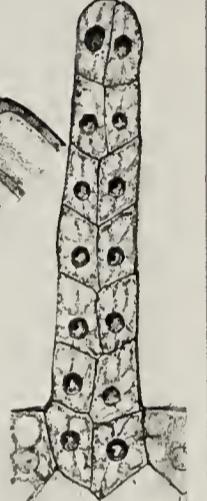
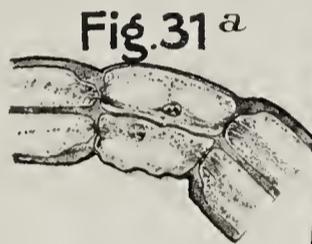


Fig. 23

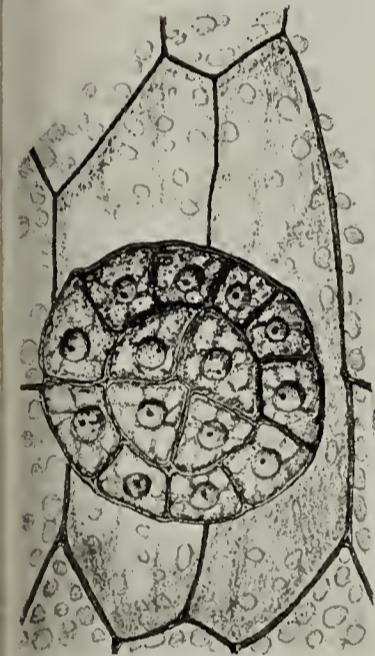


Fig. 24

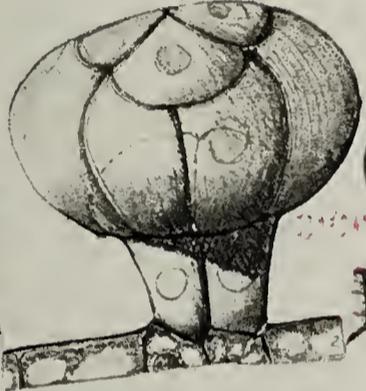


Fig. 25



Fig. 26



Fig. 28

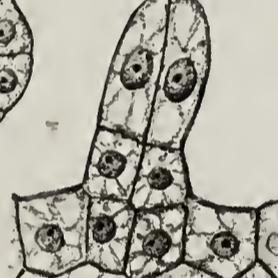


Fig. 27



Fig. 29

Fig. 30

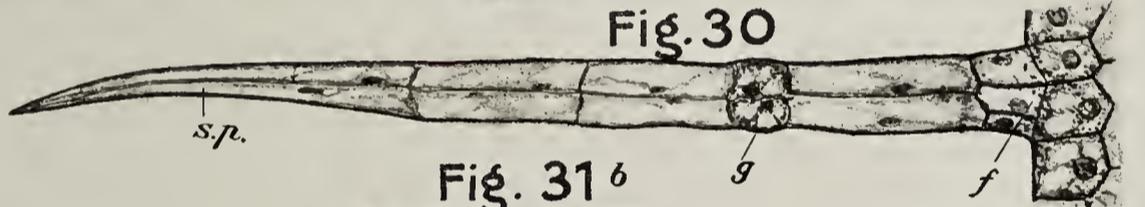


Fig. 31 b

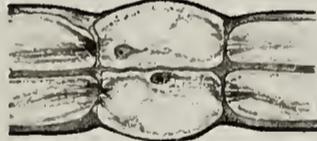
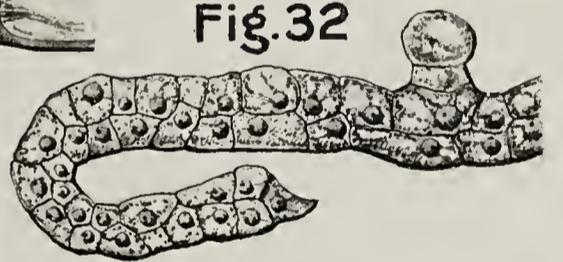


Fig. 32



M.Z.

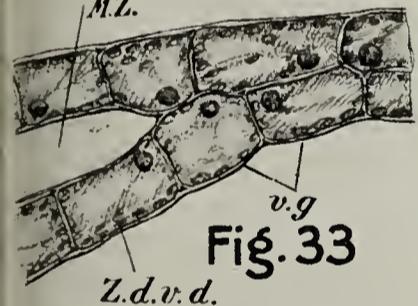


Fig. 33

Fig. 43

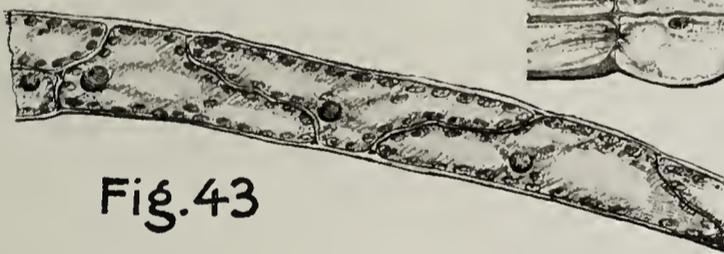


Fig. 34

Fig. 35

Fig. 36

Fig. 37

Fig. 38

Fig. 39

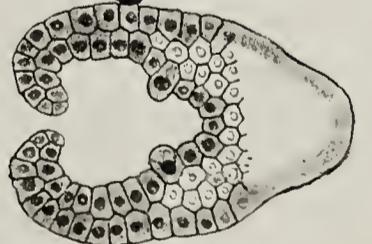
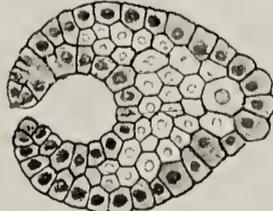
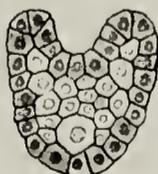
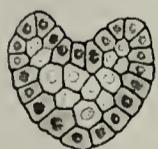
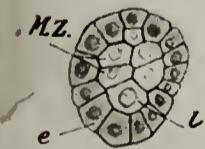
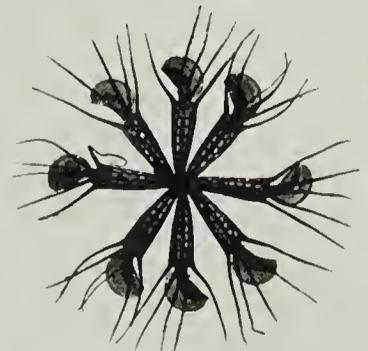
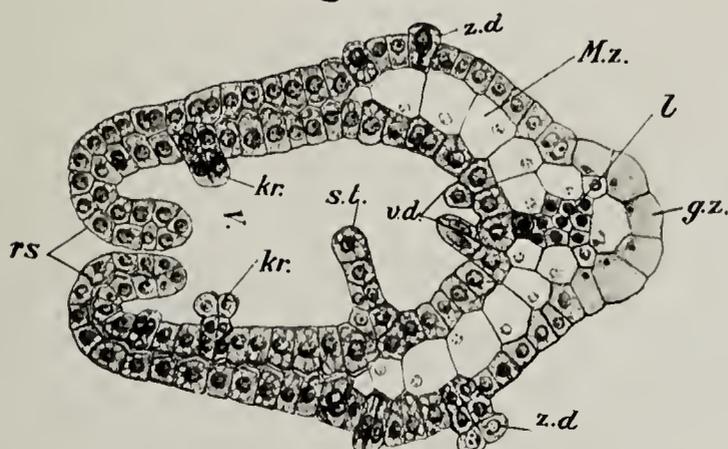
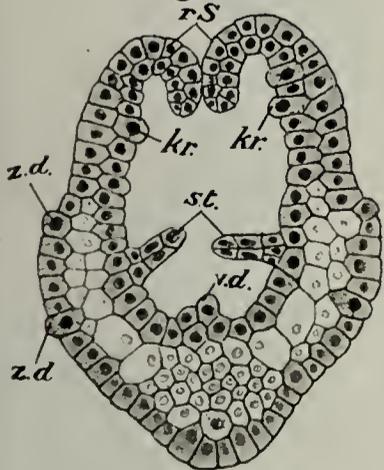


Fig. 40

Fig. 41

Fig. 42



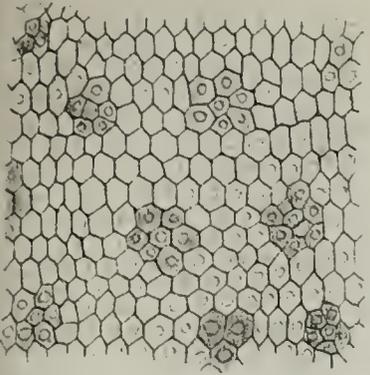


Fig.1

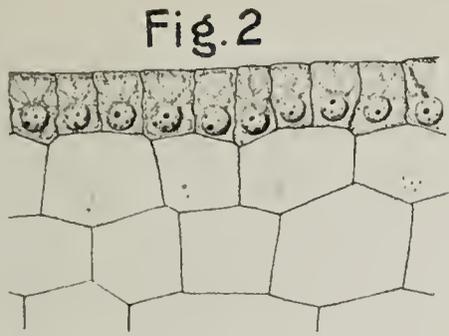


Fig.2

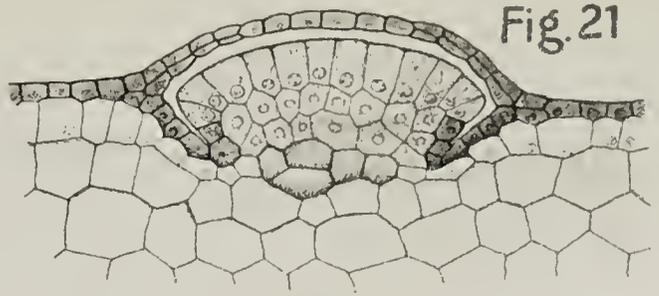


Fig.21

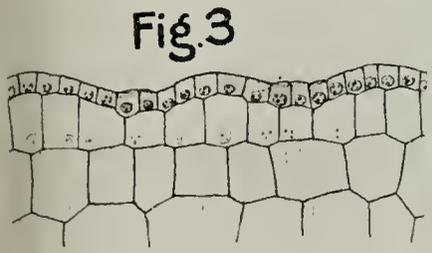


Fig.3

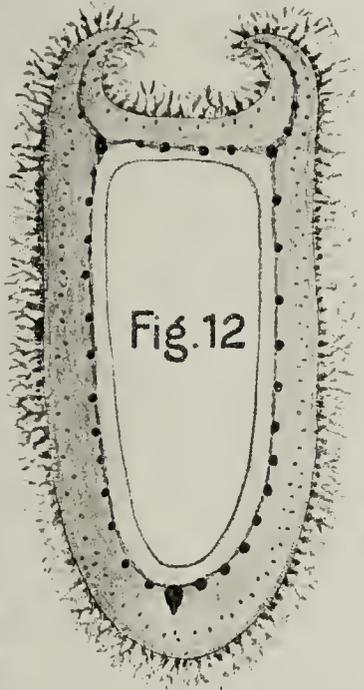


Fig.12

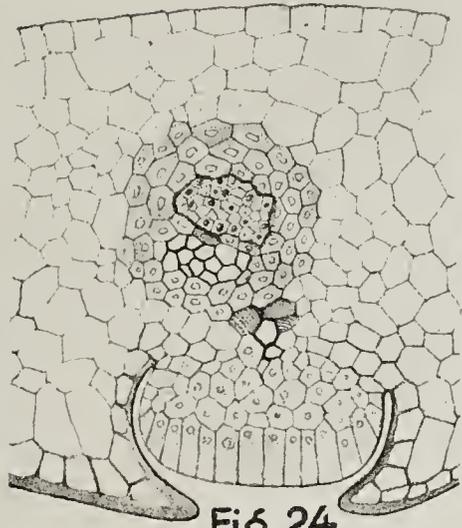


Fig.24

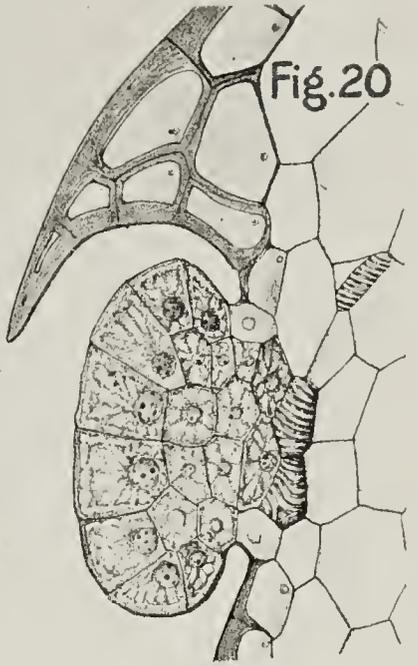


Fig.20

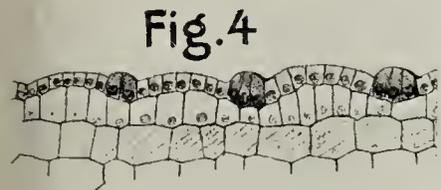


Fig.4

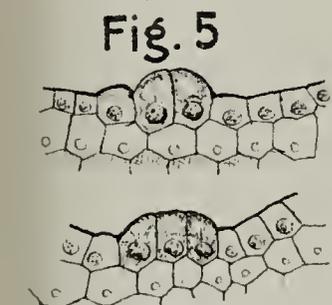


Fig.5

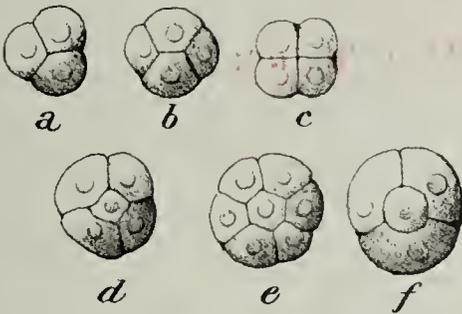


Fig.6

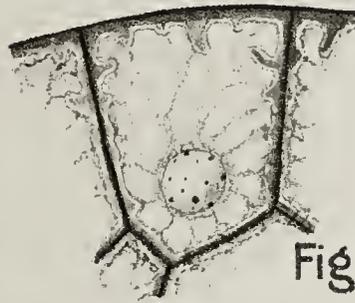


Fig.22

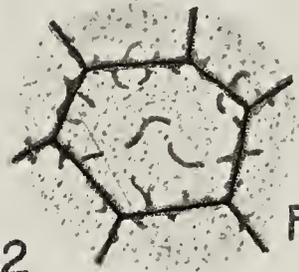


Fig.23

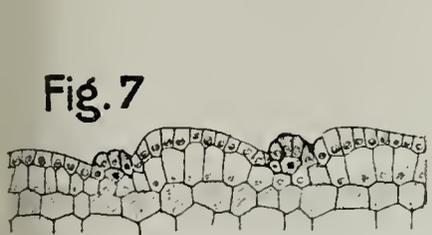


Fig.7

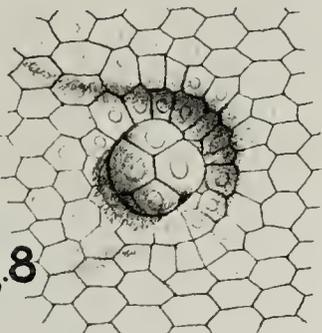


Fig.8

Fig.19

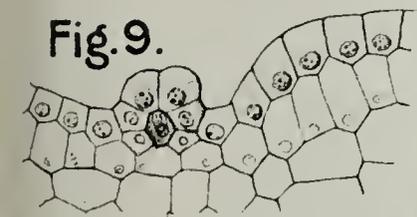
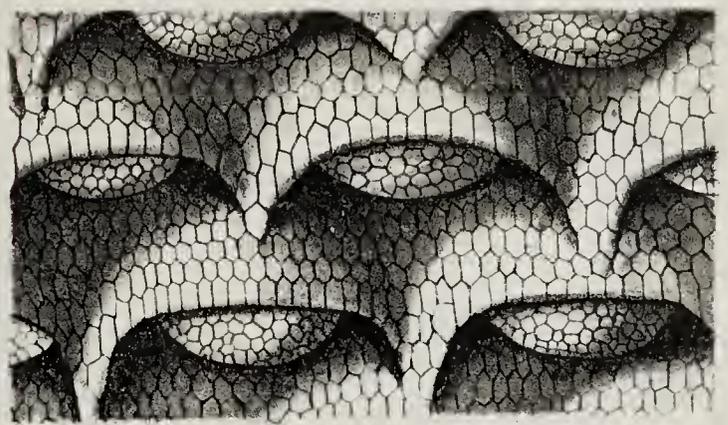


Fig.9.

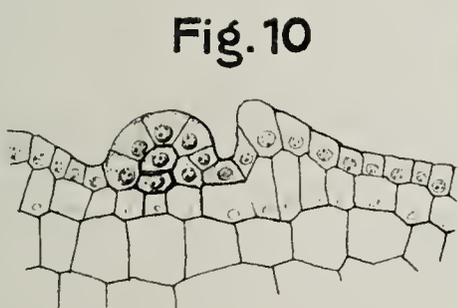


Fig.10

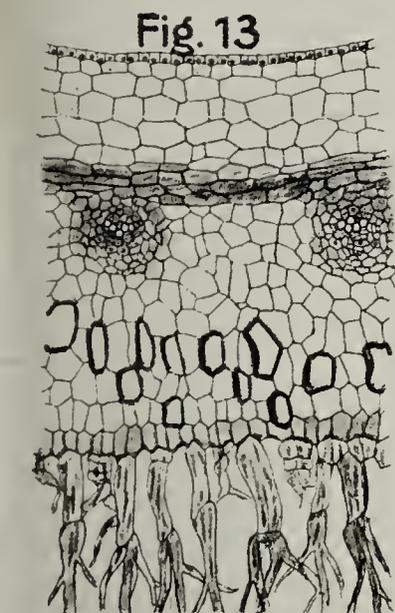


Fig.13

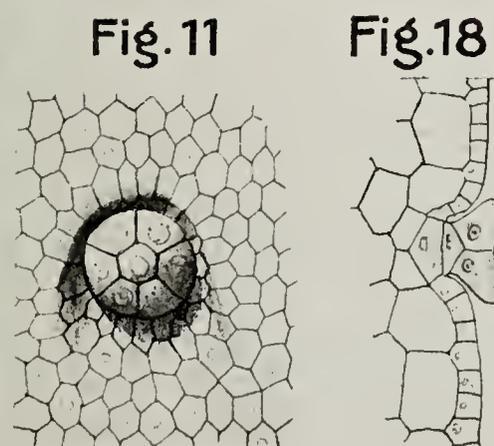


Fig.11



Fig.18



Fig.17



Fig.16

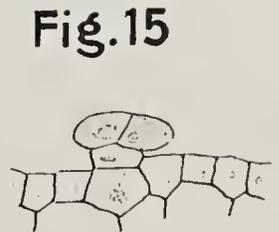


Fig.15



Fig.14

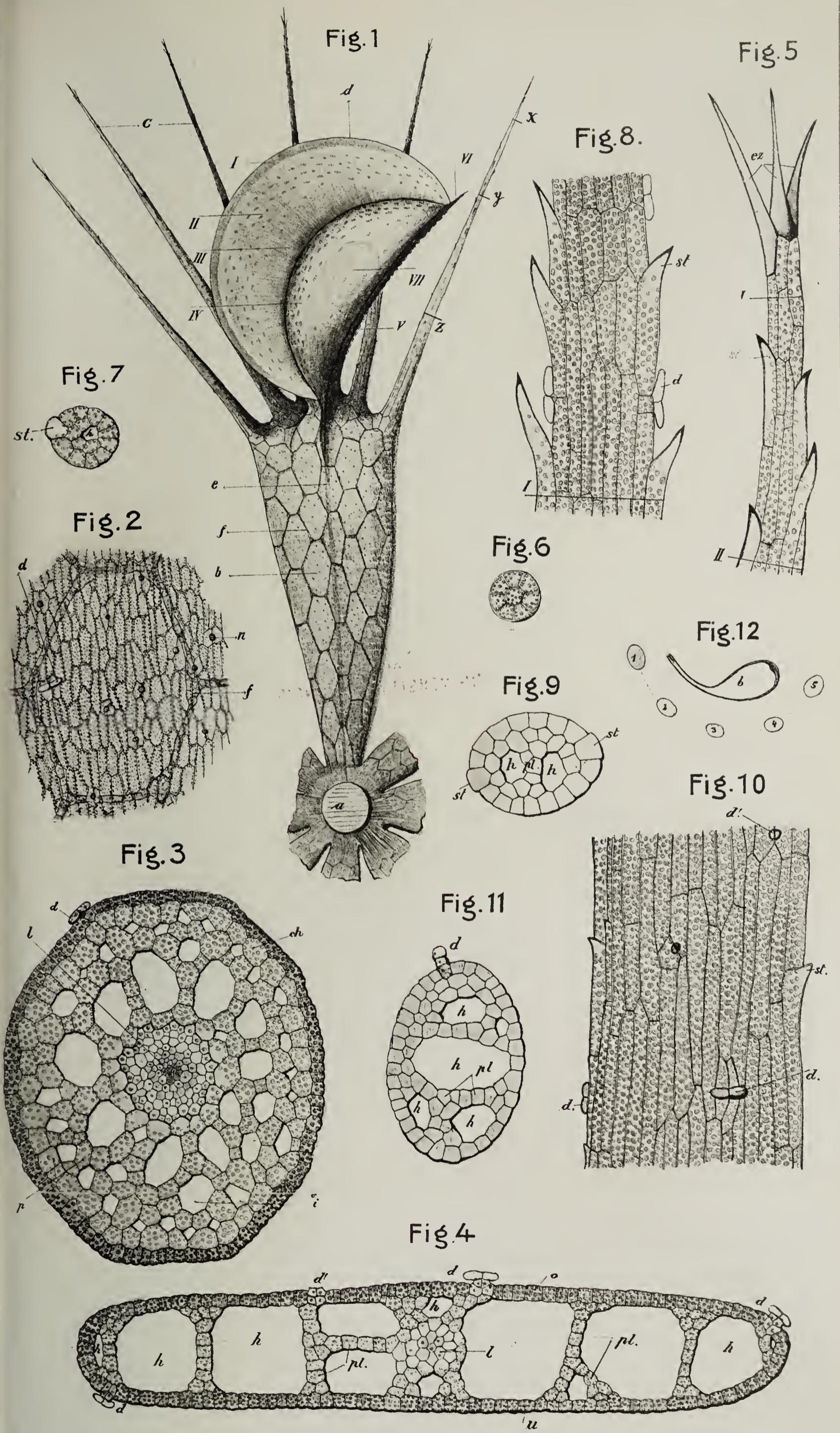


Fig.6



Fig.7

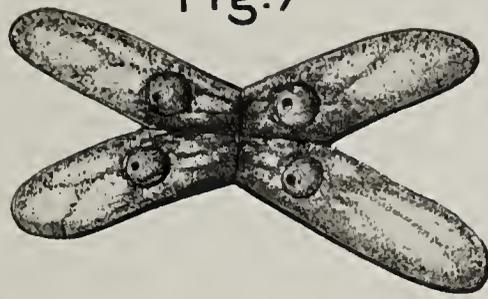


Fig.2

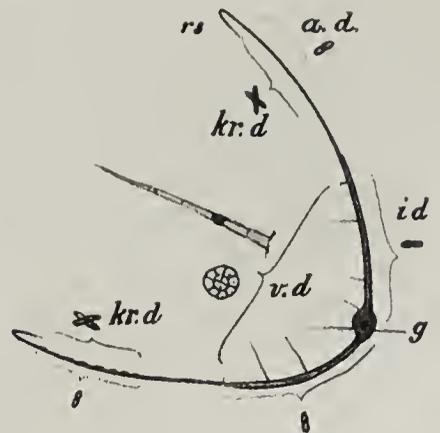


Fig.1

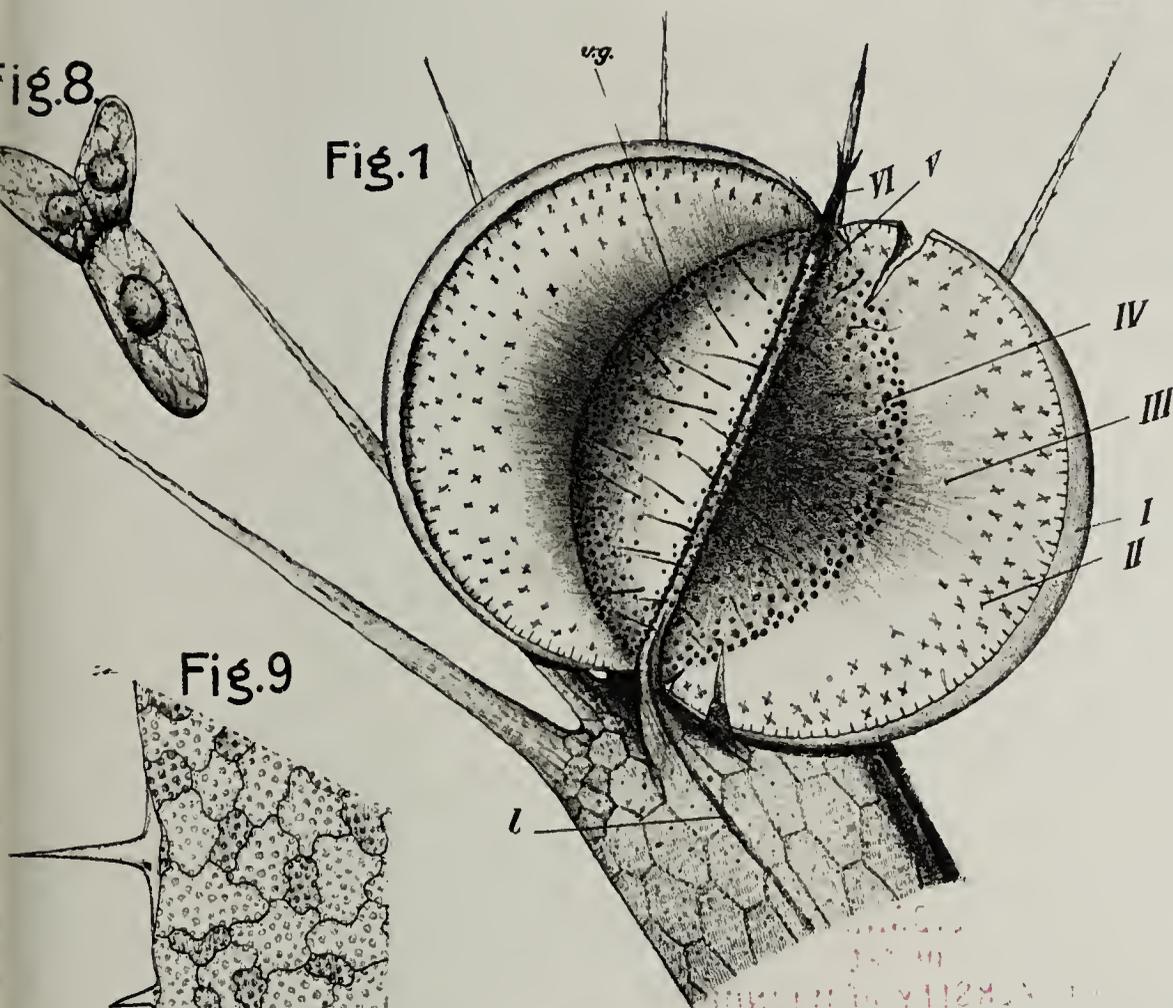


Fig.3



Fig.4



Fig.5



Fig.9

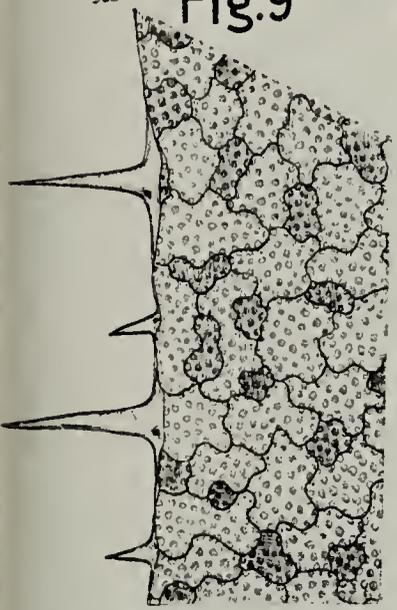


Fig.13

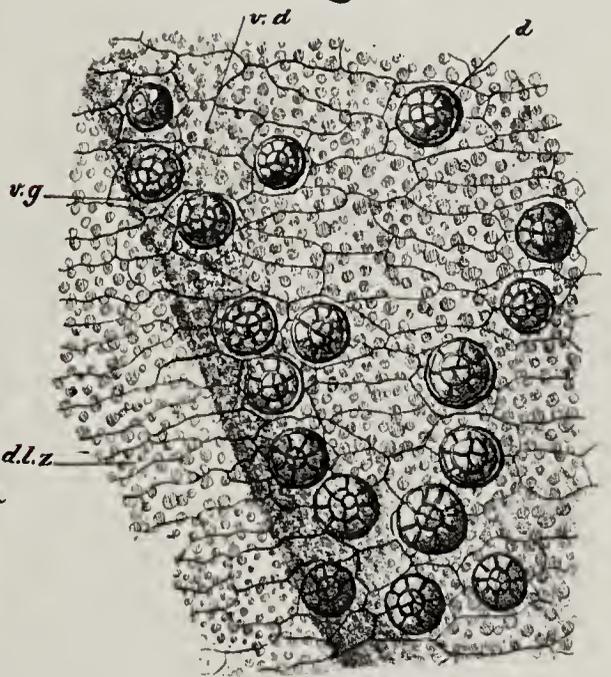


Fig.12

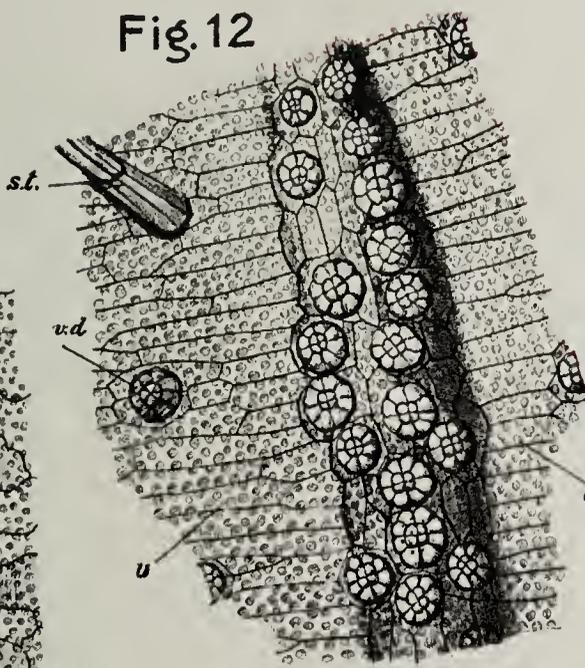


Fig.10

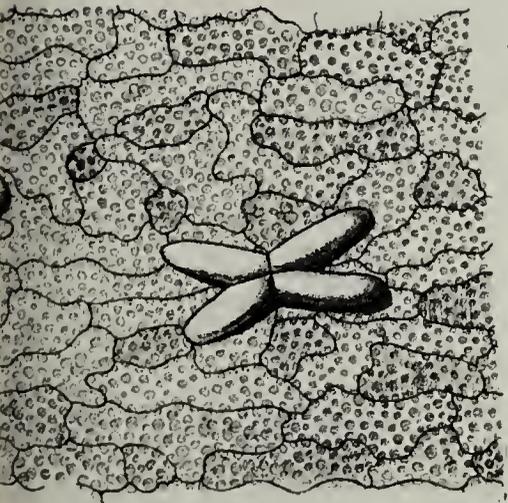


Fig.15

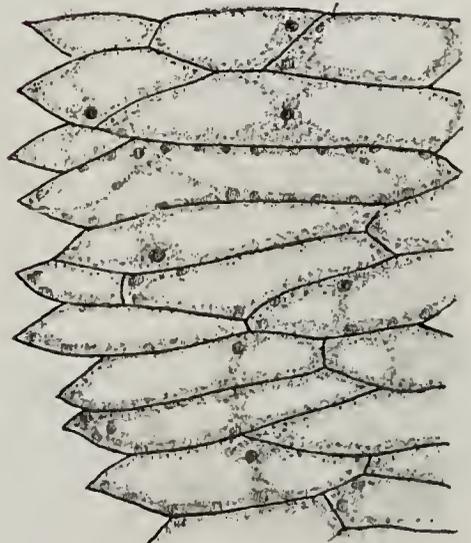


Fig.11

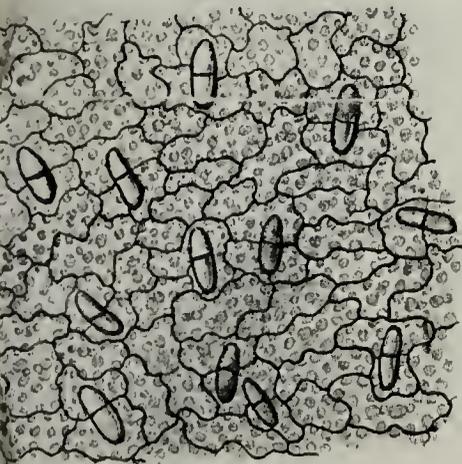
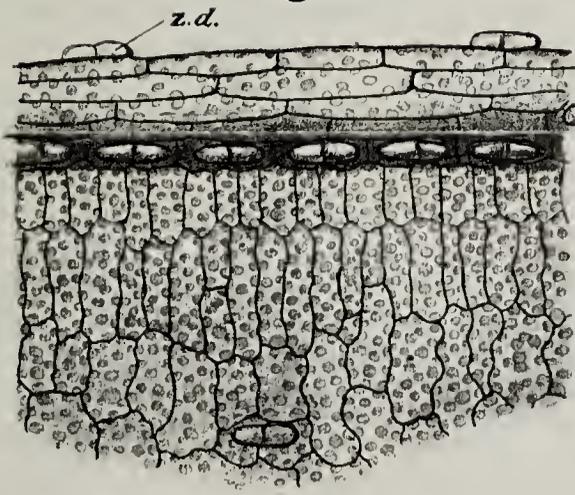


Fig.14



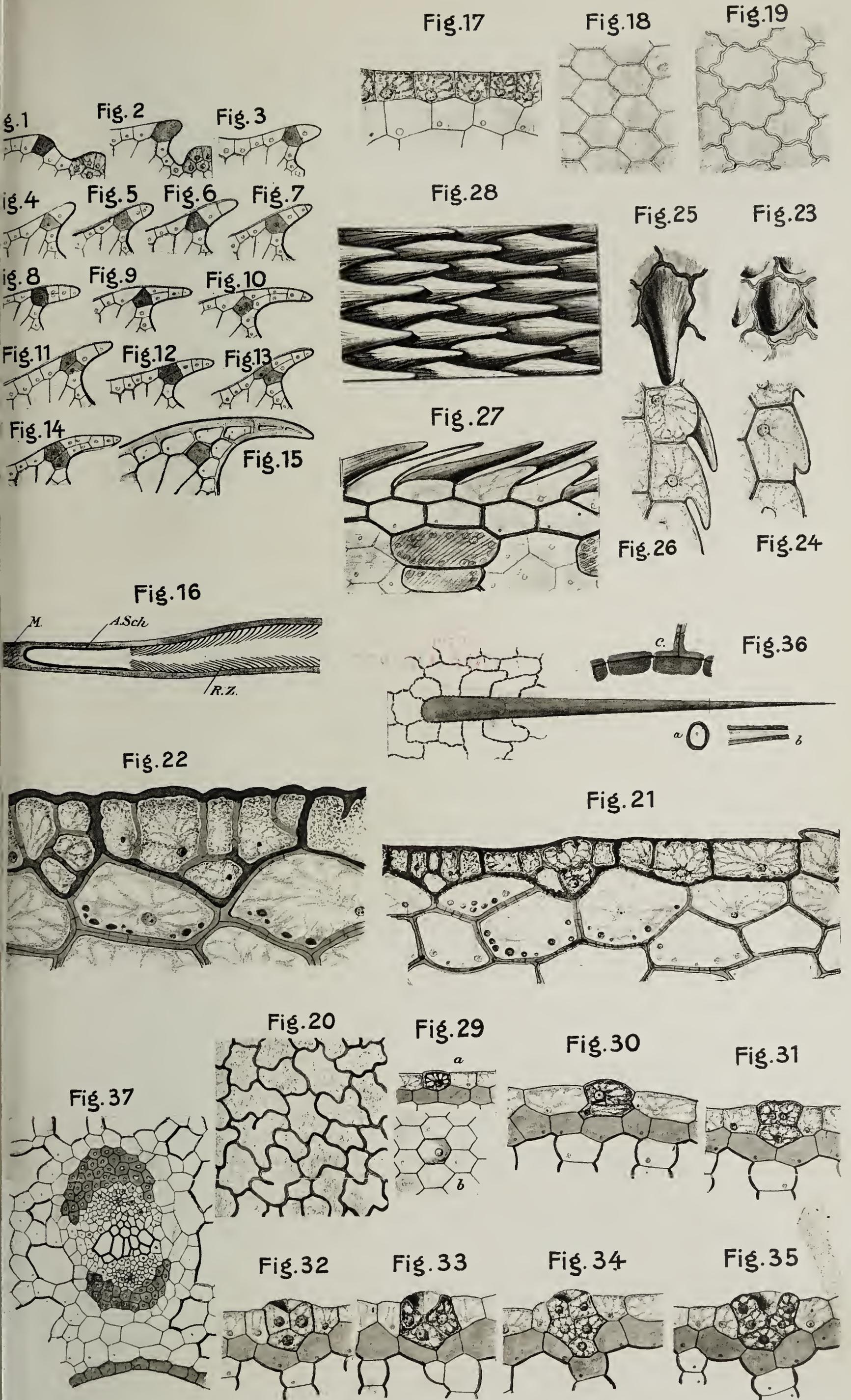


Fig.17

Fig.18

Fig.19

Fig.1

Fig.2

Fig.3

Fig.4

Fig.5

Fig.6

Fig.7

Fig.28

Fig.8

Fig.9

Fig.10

Fig.25

Fig.23

Fig.11

Fig.12

Fig.13

Fig.14

Fig.15

Fig.27

Fig.26

Fig.24

Fig.16

Fig.36

Fig.22

Fig.21

Fig.20

Fig.29

Fig.30

Fig.31

Fig.37

Fig.32

Fig.33

Fig.34

Fig.35

Repr.: Art. Institut Orell Füssli, Zürich.

Fig. 1

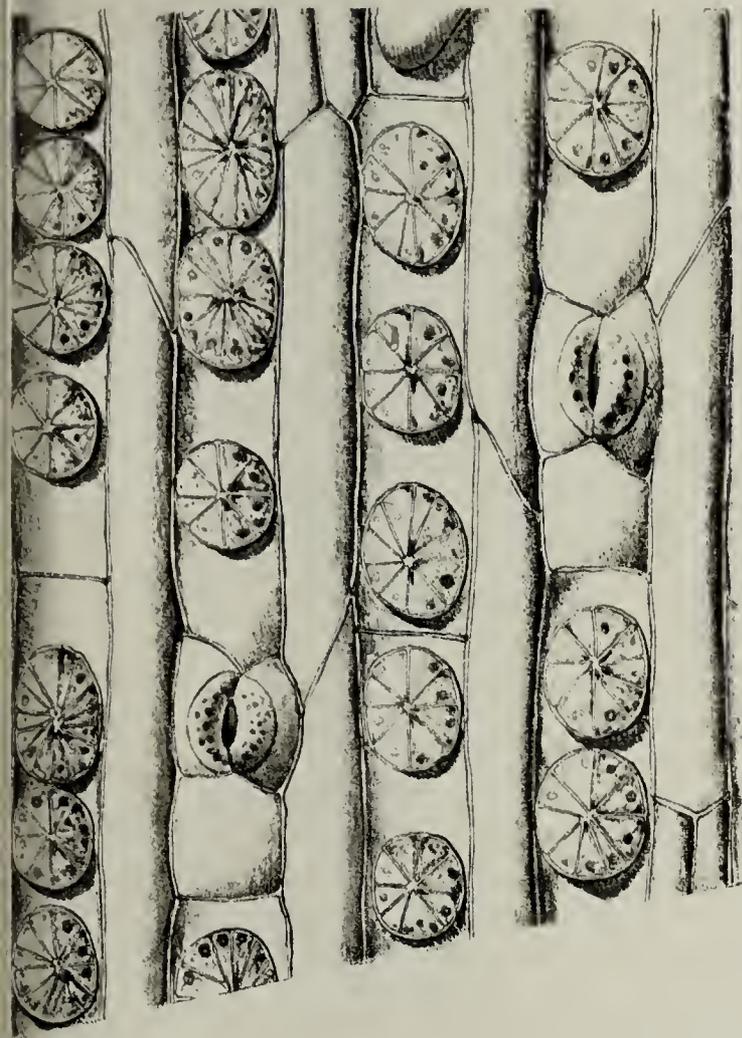


Fig. 3

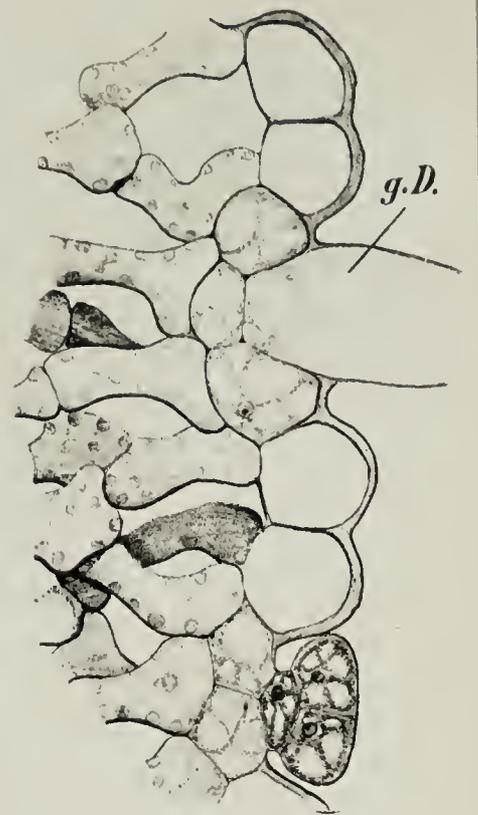


Fig. 2

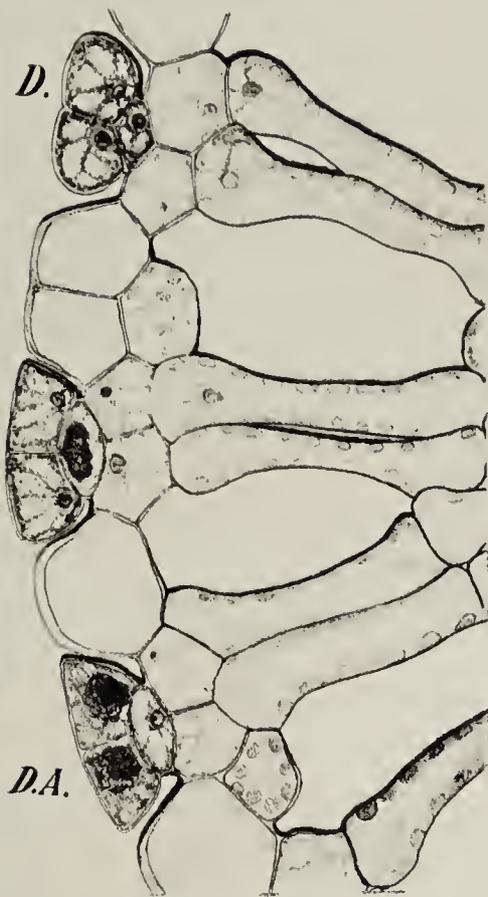


Fig. 4

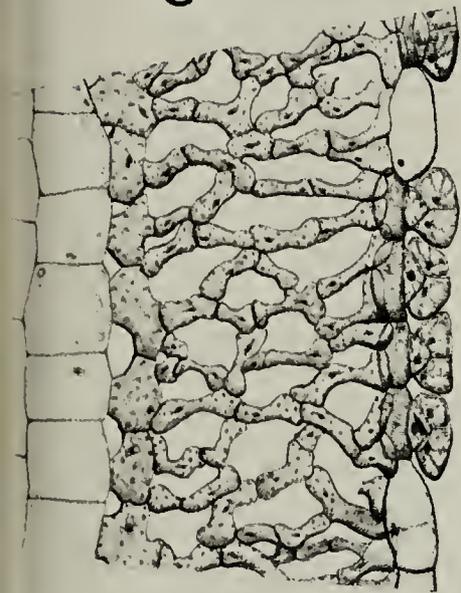


Fig. 6

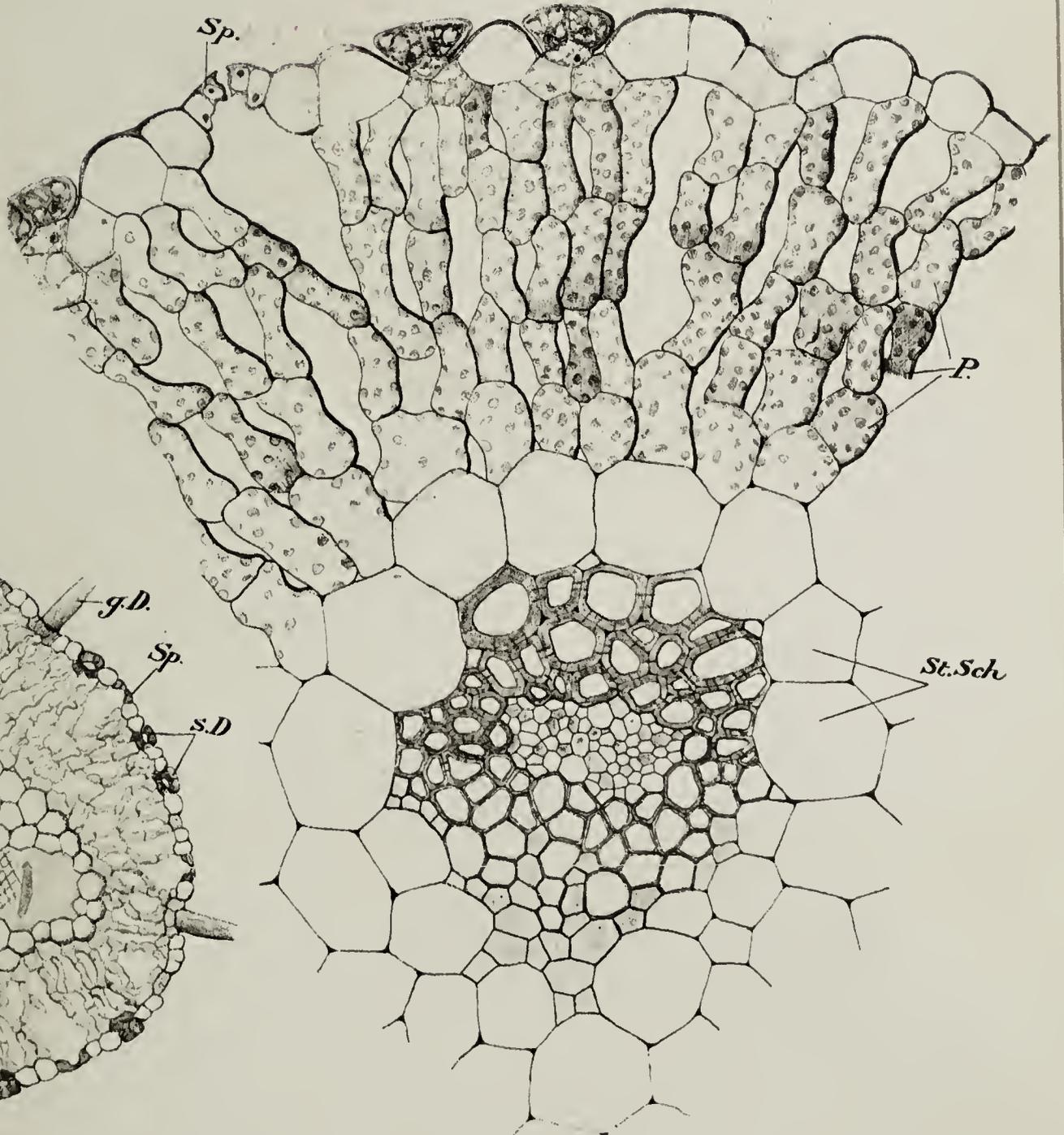


Fig. 5

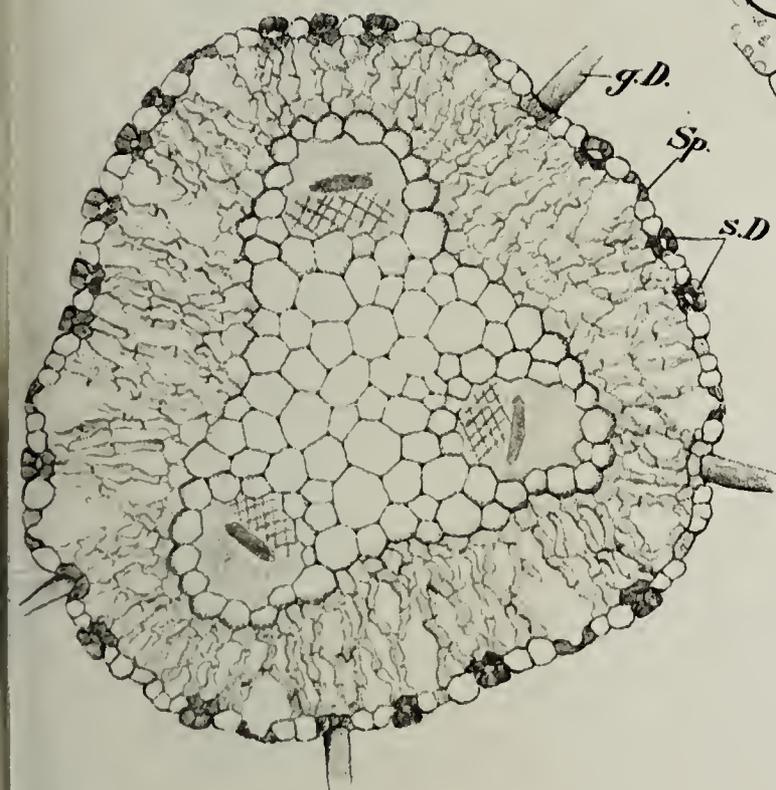


Fig.1

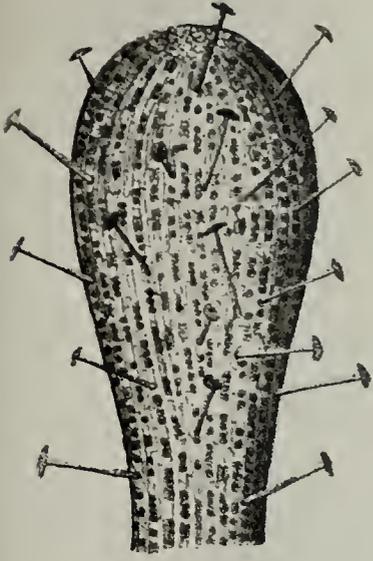


Fig.2

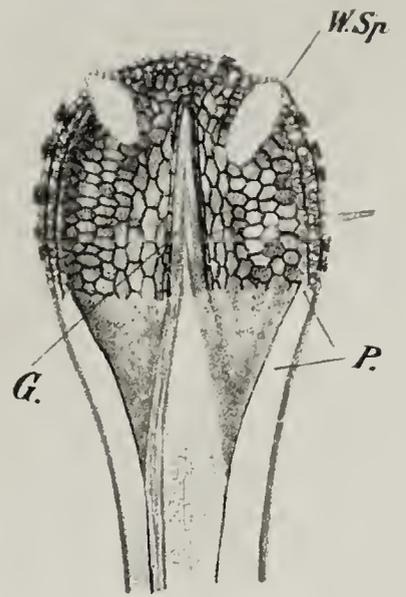


Fig.6

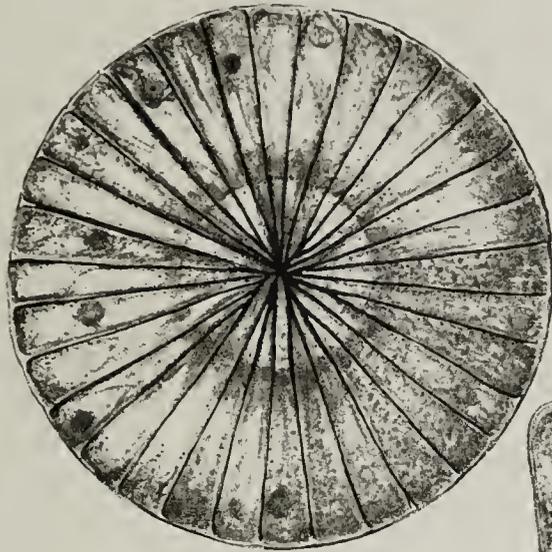


Fig.13



Fig.5

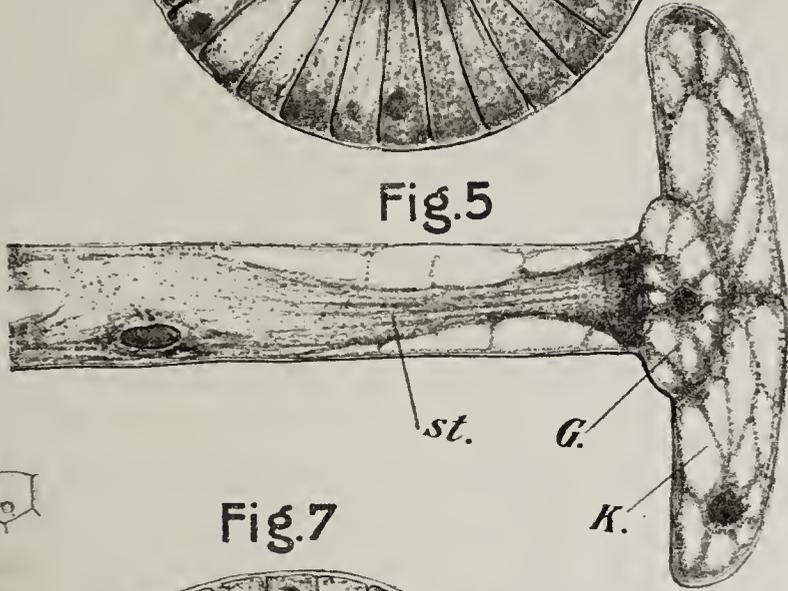


Fig.3

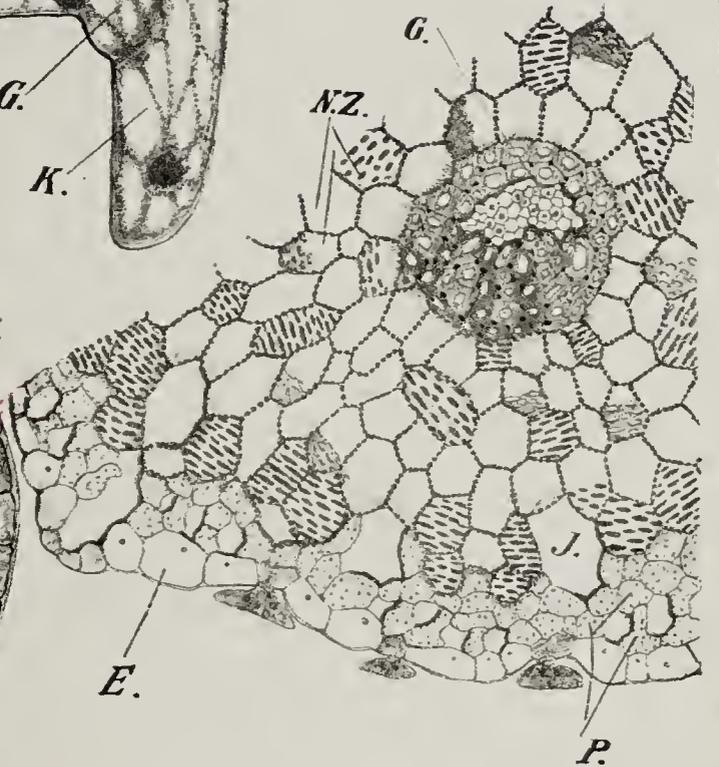


Fig.14



Fig.15



Fig.7

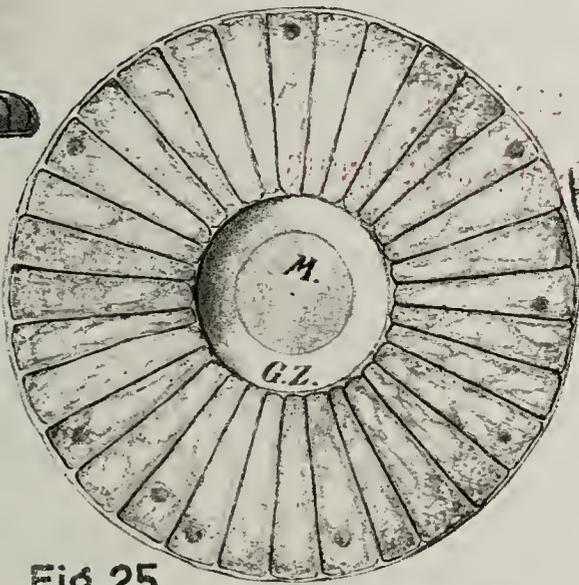


Fig.4



Fig.16



Fig.17



Fig.18 Fig.19



Fig.20



Fig.21

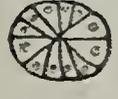


Fig.22



Fig.23



Fig.24



Fig.25



Fig.26



Fig.27



Fig.28



Fig.29



Fig.9



Fig.10



Fig.11



Fig.12



Fig.8

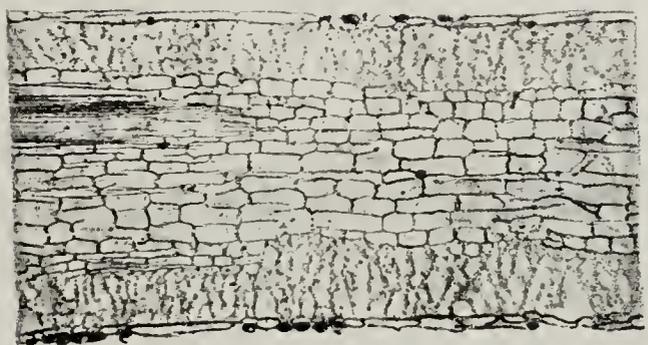


Fig. 1

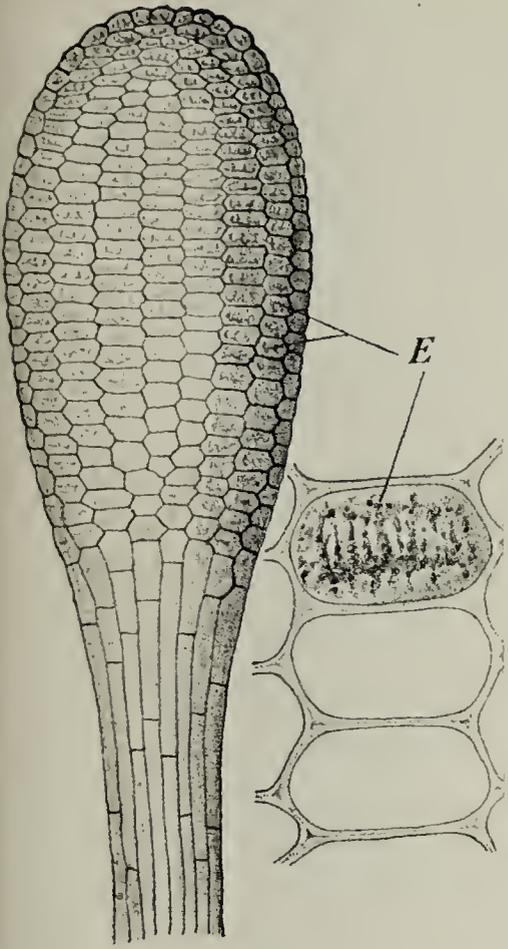


Fig. 2

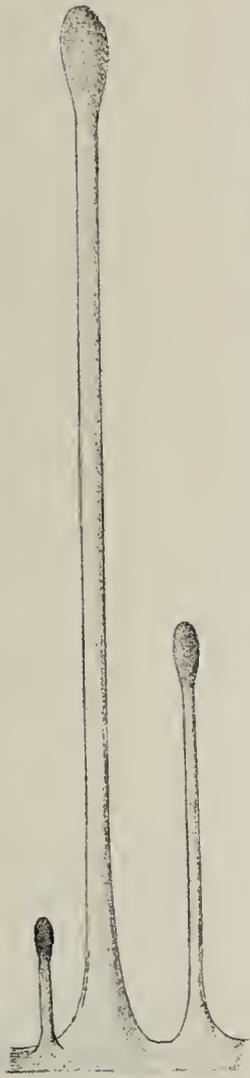


Fig. 5

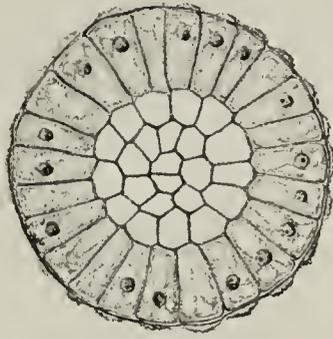


Fig. 4

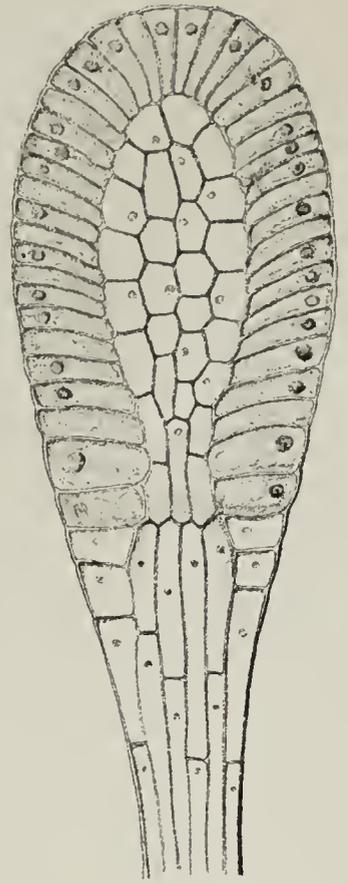


Fig. 7

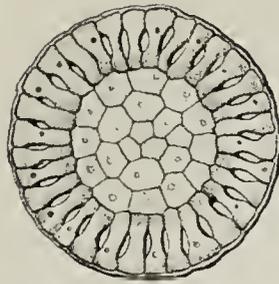


Fig. 6

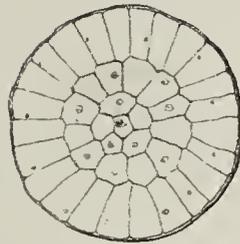


Fig. 17

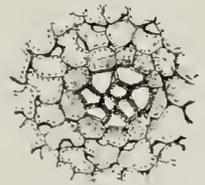


Fig. 9

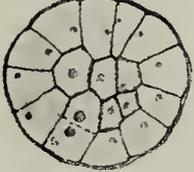


Fig. 10

Fig. 3

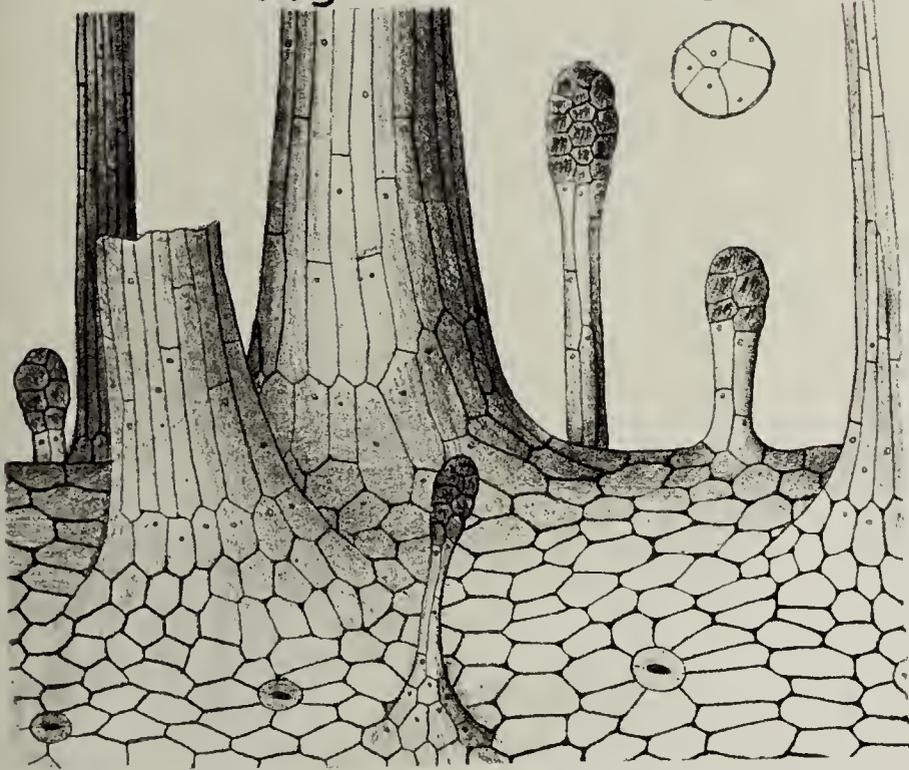


Fig. 8

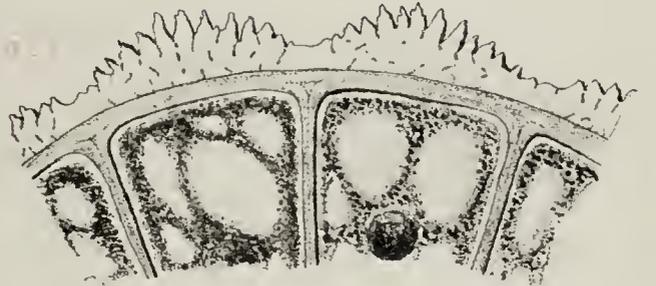
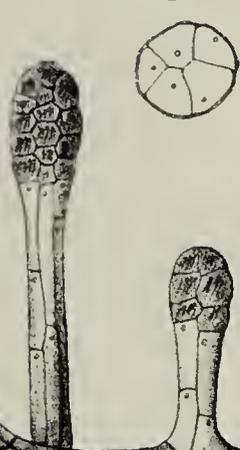


Fig. 15

Fig. 13

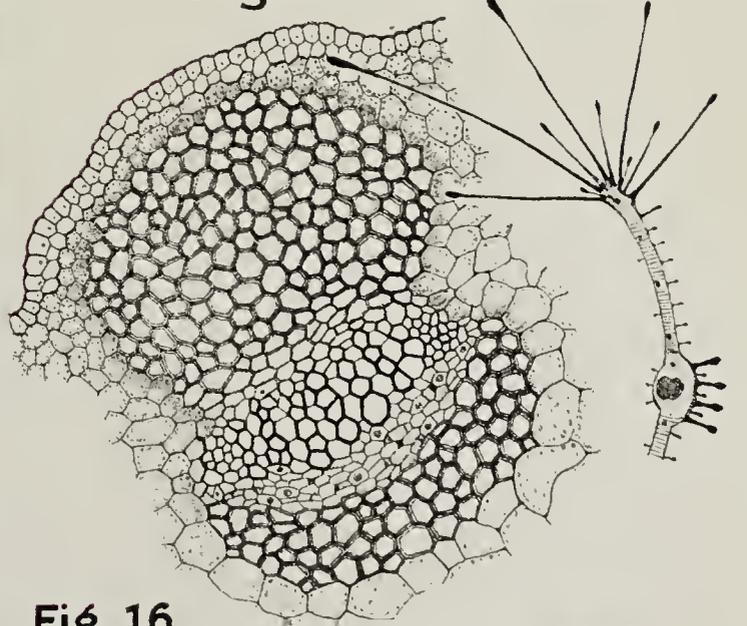


Fig. 14



Fig. 12

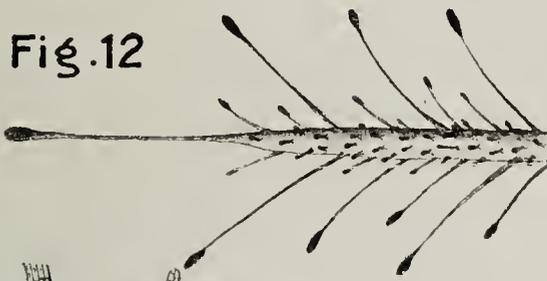


Fig. 16

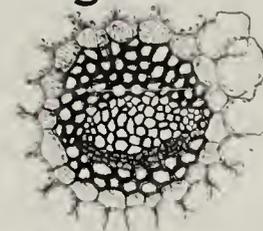
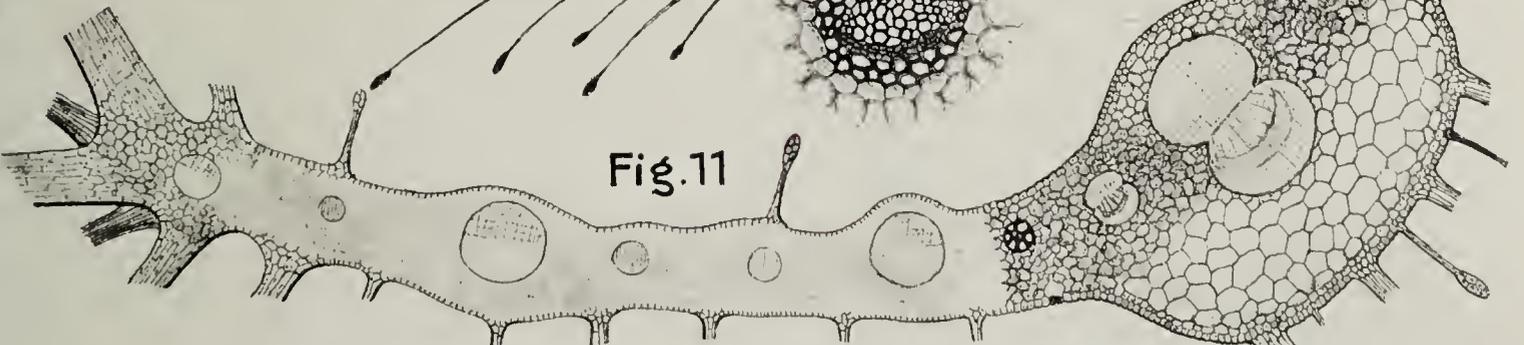
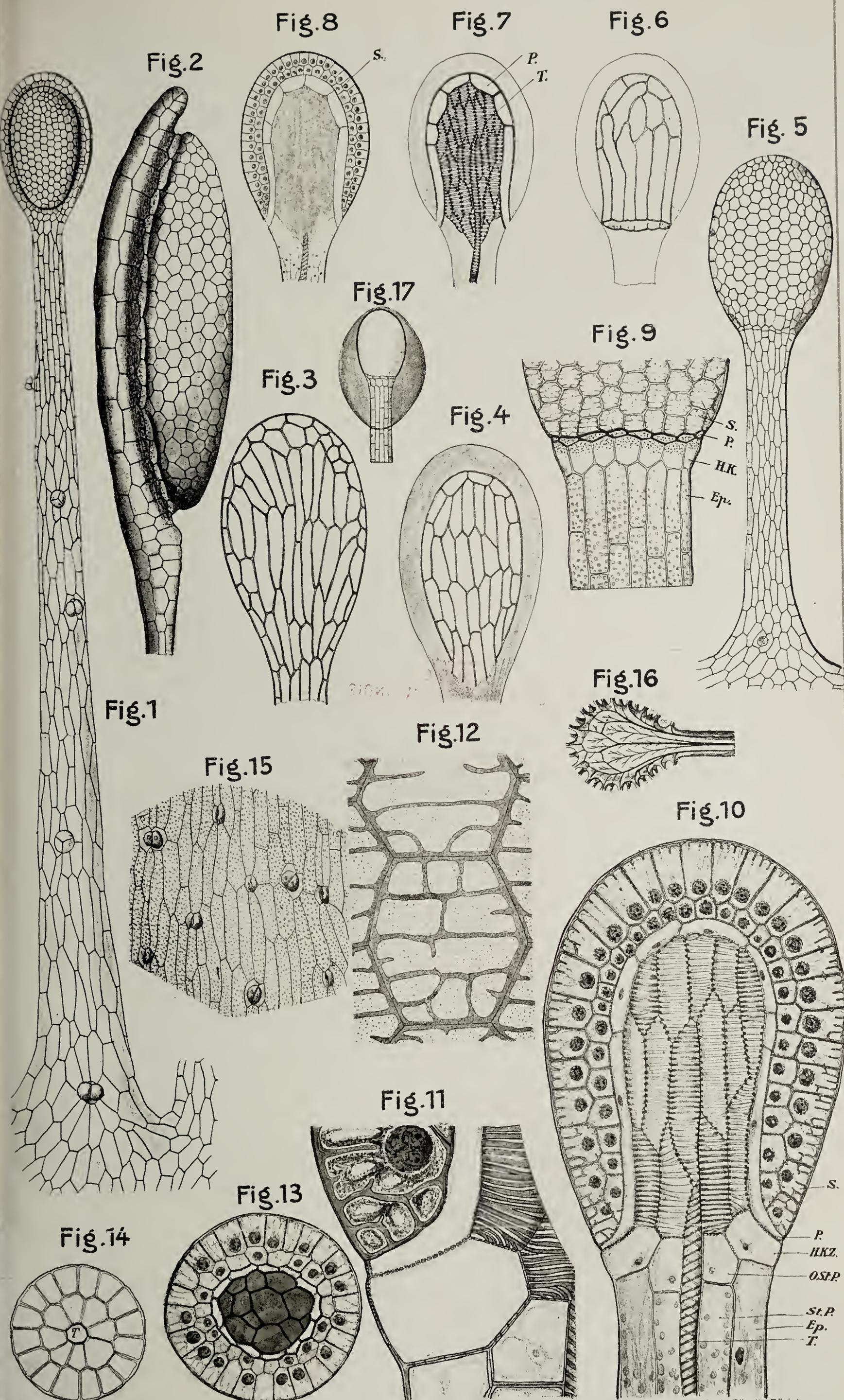


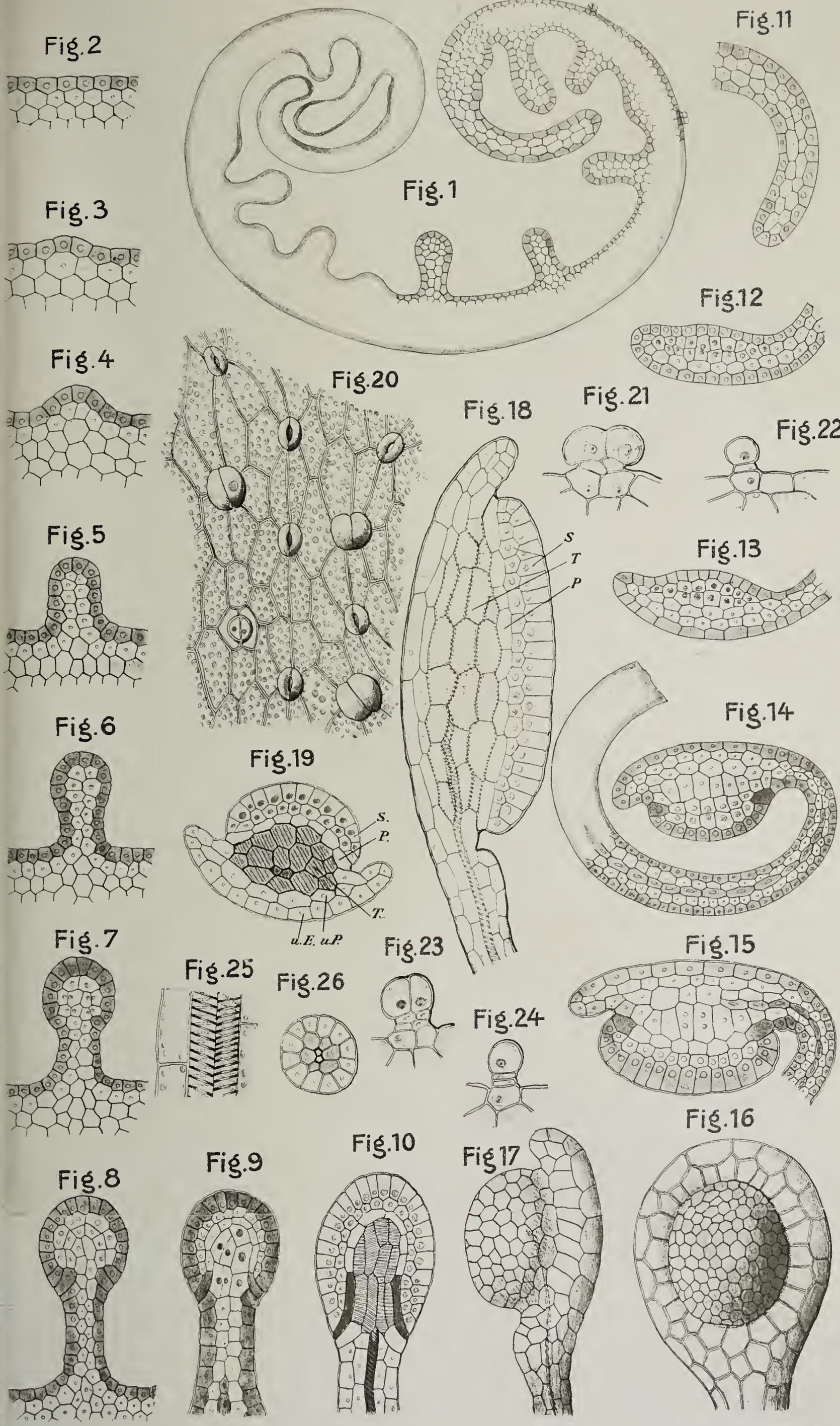
Fig. 11



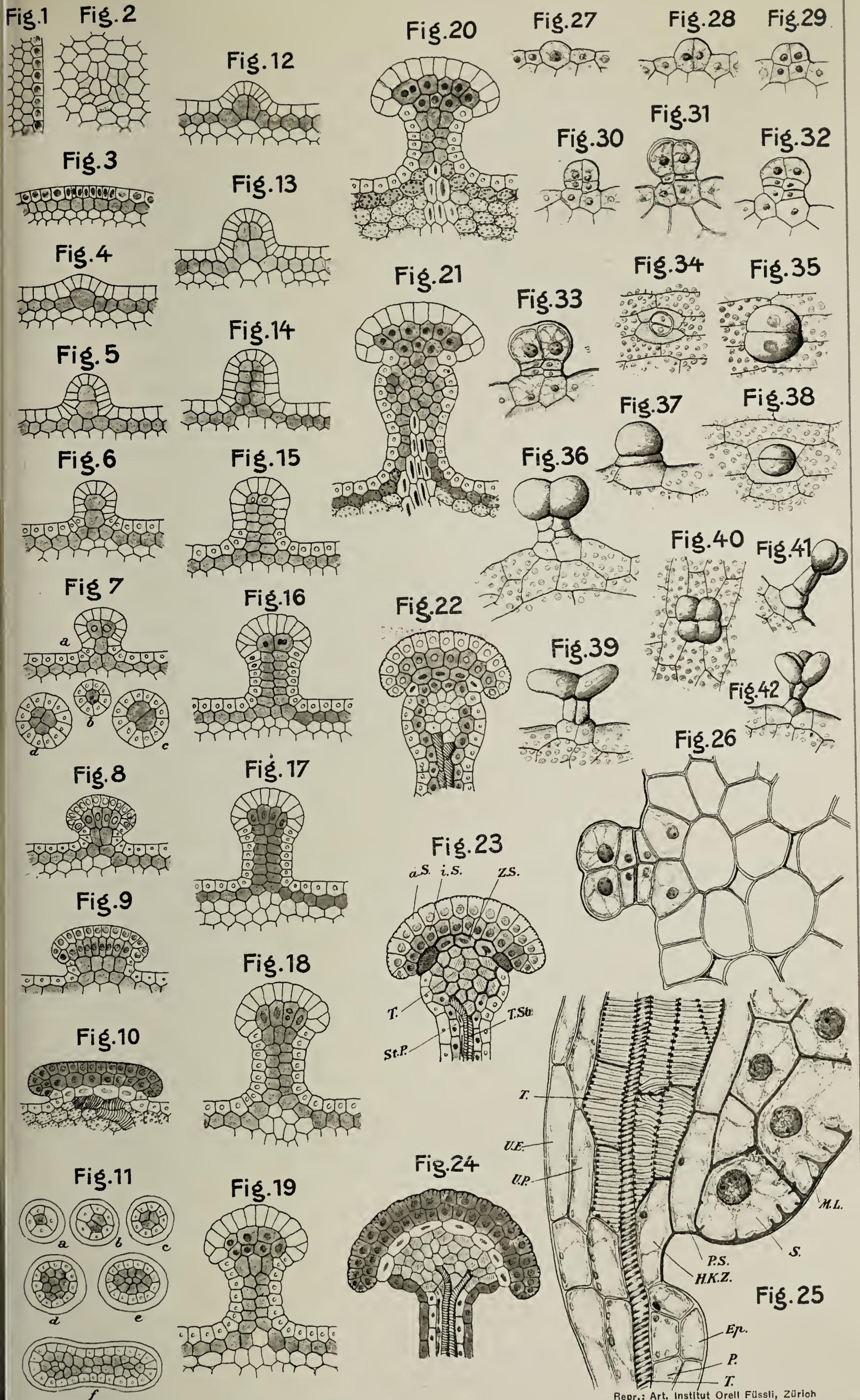
Repr.: Art. Institut Orell Füssl, Zürich.



Repr.: Art. Institut Orell Füssli, Zürich.



Repr.: Art. Institut Orell Füssli, Zürich



Repr.: Art. Institut Orell Füssli, Zürich

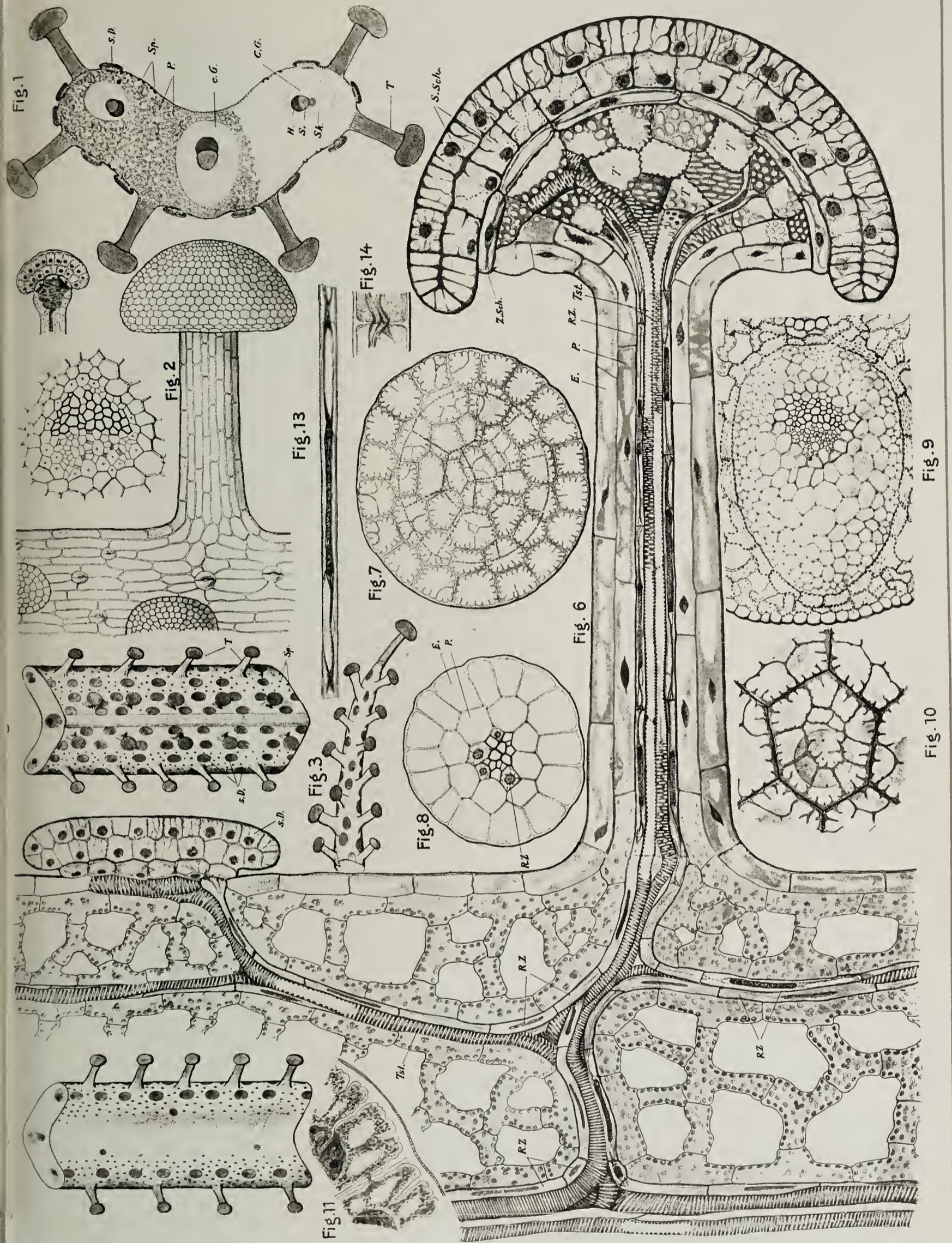




Fig. 1



Fig. 2

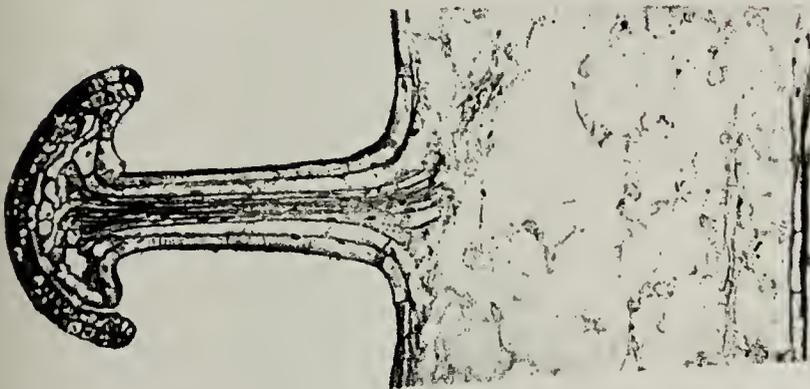


Fig. 3

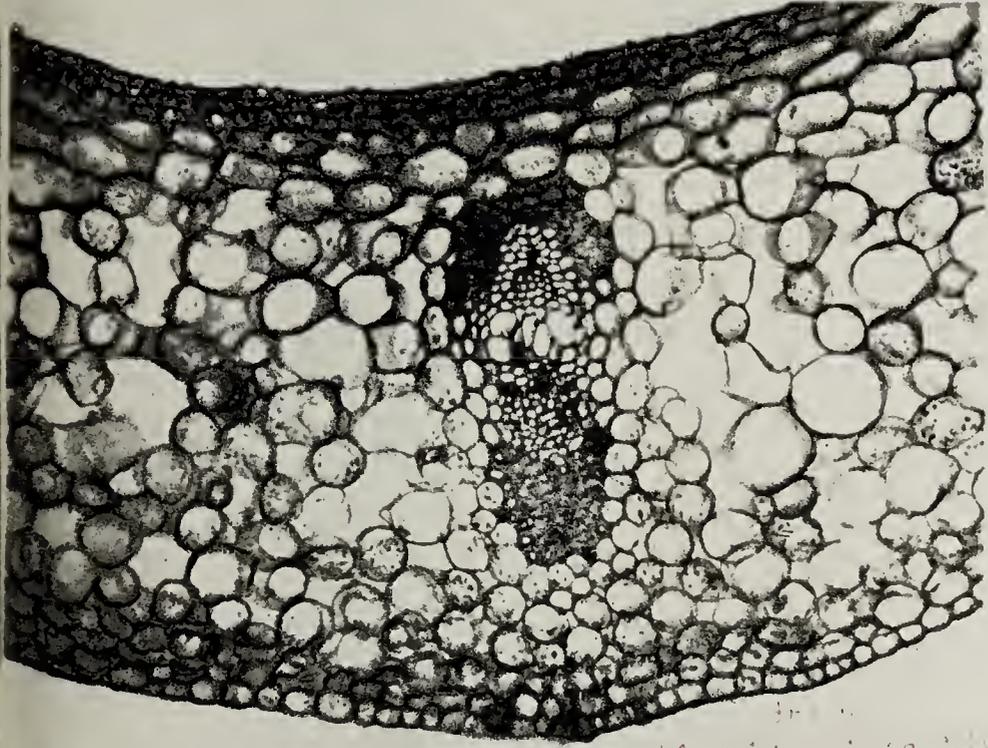


Fig. 9

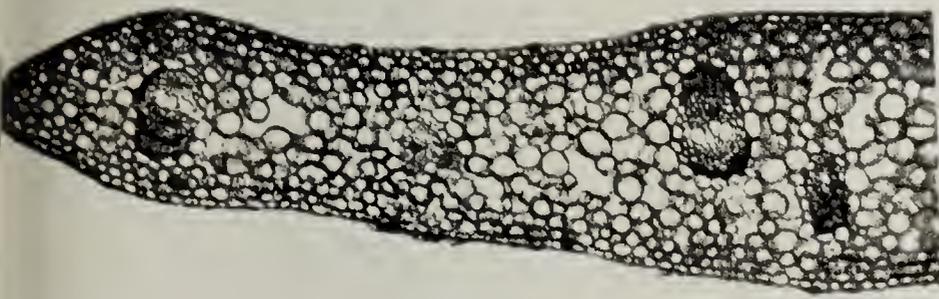


Fig. 8

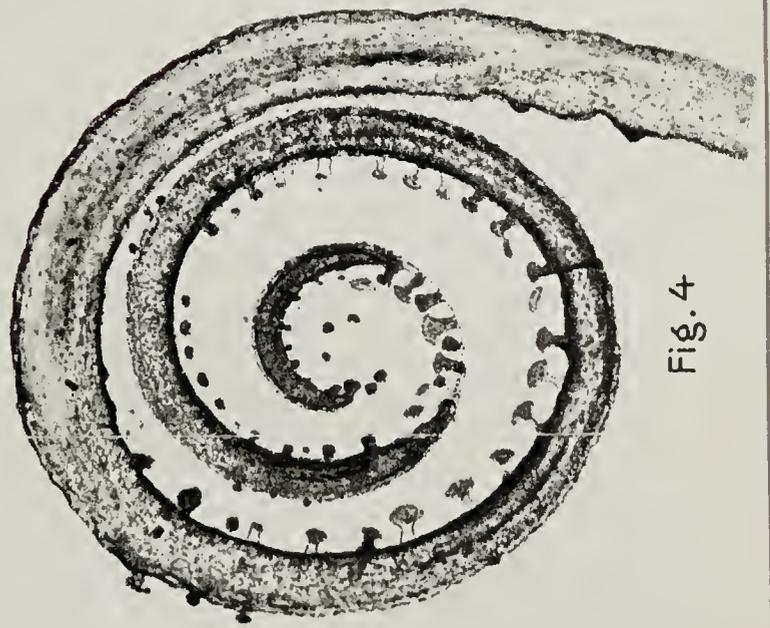


Fig. 4

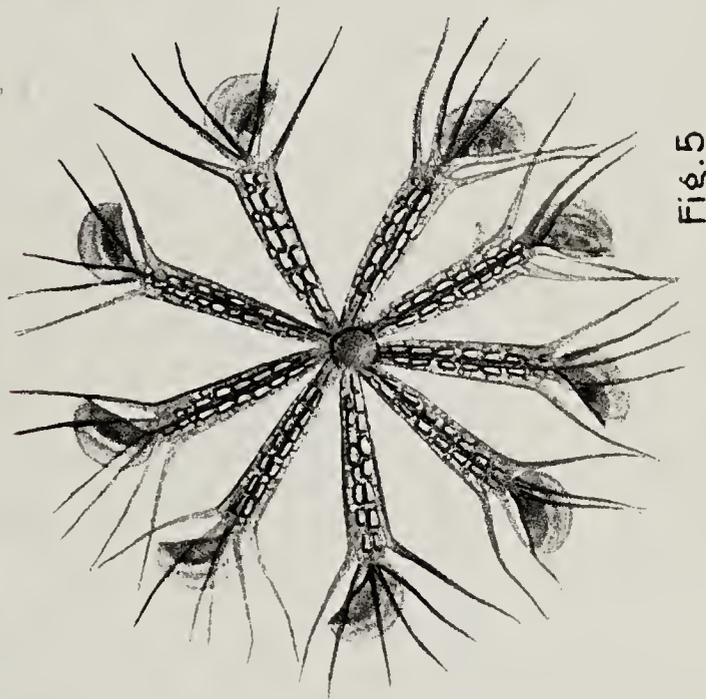


Fig. 5

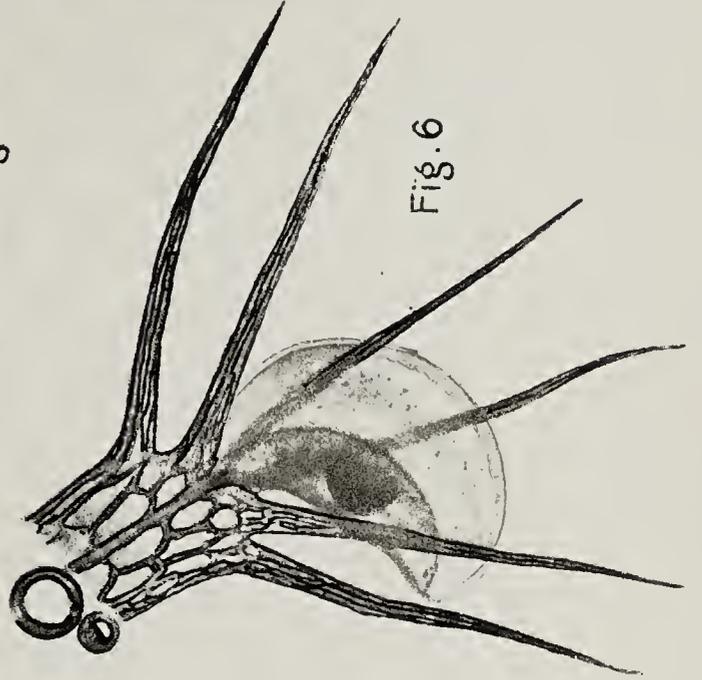


Fig. 6

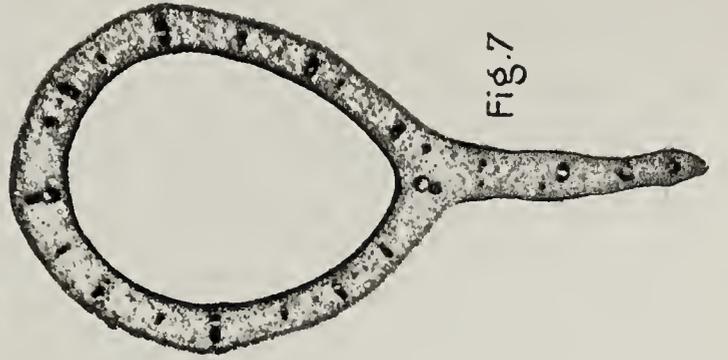


Fig. 7