©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Horn, Austria)	**Vol. 33**	Fasc. 1	169–177	6. 8. 1993

REM-Untersuchungen an drei mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten

Von

Friederike GLOSSNER*)

Mit 21 Abbildungen

Eingelangt am 6. November 1992

Key words: *Utricularia*, bladder-traps, morphology, glands.

Summary

GLOSSNER F. 1993. SEM-investigations on three central-european *Utricularia*-species. – Phyton (Horn, Austria) 33 (1): 169–177, 21 figures. – German with English summary.

This study presents a SEM-investigation on the bladder-traps of *Utricularia australis* R. BR., *Utricularia intermedia* HAYNE and *Utricularia minor* L. *(Lentibulariaceae)*. Two branched antennae and a few bristle trichomes guard the entrance of the bladder-traps. The interior entrance of *U. australis* is ornamented with glands, consisting of a stalk, a neck cell and a terminal cell. On the external surface there exist button-like glands, of which only the apical cell can be seen with the SEM. These cells are either closed with *U. australis* and *U. minor*, or burst with *U. intermedia* and *U. minor*. With all species investigated, quadrifid glands are distributed over the internal wall of the bladders. The cells of *U. australis* and *U. intermedia* are orientated up and down. With *U. minor* two cell-pairs face the same direction.

Zusammenfassung

GLOSSNER F. 1993. REM-Untersuchungen an drei mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten. – Phyton (Horn, Austria) 33 (1): 169–177, 21 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Diese Studie beinhaltet eine REM-Untersuchung der Fangblasen von *Utricularia australis* R. BR., *Utricularia intermedia* HAYNE und *Utricularia minor* L. *(Lentibulariaceae)*. Der Eingang der Fangblasen ist von einem Paar verzweigter Antennen und einigen Berührborsten gesäumt. Im Inneren des Einganges befinden

*) Mag. F. GLOSSNER, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Salzburg, Hellbrunner Str. 34, A-5020 Salzburg.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sich bei *U. australis* langgestielte Drüsen, die aus einer Basal-, einer Mittel- und einer keulenförmigen Endzelle bestehen. Auf der äußeren Oberfläche der Fangblasen sind bei allen untersuchten Arten knopfförmige Drüsen vorhanden; im REM sind jeweils nur die Endzellen zu erkennen; diese Zellen treten bei *U. australis* und *U. minor* im geschlossenen und bei *U. intermedia* im geplatzten Zustand auf. Bei allen untersuchten Arten sind vierarmige Drüsenendzellen über die innere Blasenwand verteilt. Bei *U. australis* und *U. intermedia* ist je ein Zellpaar nach oben und nach unten orientiert. Bei *U. minor* sind zwei Zellpaare nach der gleichen Seite gerichtet.

Einleitung

Zahlreiche Autoren studierten bereits Bau und Funktion der *Utricularia*-Fangblase. DARWIN 1876 beschrieb die Blasenstruktur von *U. neglecta* L. GOEBEL untersuchte 1889 und 1891 den Aufbau von *U. vulgaris* L. BROCHER 1911, 1927 erkannte als erster die Funktion der Blase als Fang- und Verdauungsorgan. LLOYD 1935 a beschrieb die Funktion der Fangblase an 75 *Utricularia*-Arten. KURZ 1959 bearbeitete die Anatomie und Entwicklungsphysiologie an *U. vulgaris* und *U. intermedia*. KRISTEN legte 1974 TEM-Untersuchungen zur Ontogenie der äußeren Fangblasendrüsen von *U. minor* vor. THURSTON & SEABURY 1975 untersuchten die Fangblasen von *U. biflora* LAM. rasterelektronenmikroskopisch. FINERAN führte 1985 elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ontogenie der Drüsenhaare von *U. monanthos* HOOK. F. durch. 1986 legte TAMARIN eine REM-Studie an *U. vulgaris* L. vor. RICHTER 1990 beschrieb in einer REM-Arbeit die Fangblasen von *U.* cf. *praelonga* ST. HIL. und *U. dichotoma* LAB.

Insgesamt wurden erst drei REM-Untersuchungen an *Utricularia* durchgeführt. Die vorliegende Arbeit soll diese Ergebnisse ergänzen. In einer REM-Studie werden die Fangblasen der aquatischen *U. australis*, *U. intermedia* und *U. minor* beschrieben. Es soll außerdem die Frage nach der Funktion, insbesondere der Fangblasendrüsen, diskutiert werden.

Material und Methoden

Kulturmethoden

Für die Untersuchungen wurden *Utricularia australis* R. BR., *Utricularia intermedia* HAYNE und *Utricularia minor* L. im Botanischen Garten der Universität Salzburg kultiviert. Hierzu dienten zwei Glasbecken, die mit nährstoffarmem Torf ausgelegt und mit Regenwasser gefüllt wurden. Für *U. australis* war eine Wassertiefe von 50 cm und ein 5 cm starker Grund aus Torf erforderlich. Der Torf wurde zusätzlich mit Silikatsteinen abgedeckt. Für *U. intermedia* und *U. minor* war eine 10 cm hohe Wasserschicht und eine 3 cm dicke Lage aus Torf ausreichend. Nach einer Woche hatte sich genügend Zoo-Plankton gebildet und es war möglich, die Utricularien in das Wasser zu setzen. Die Glasbecken wurden ganzjährig im Treibhaus aufgestellt, so daß die Arten bei Wassertemperaturen von etwa 20° C im Sommer und etwa 8° C im Winter kultiviert werden konnten. Tagsüber erreichte die Lichtintensität im Sommer etwa 70 kLx und im Winter etwa 20 kLx.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

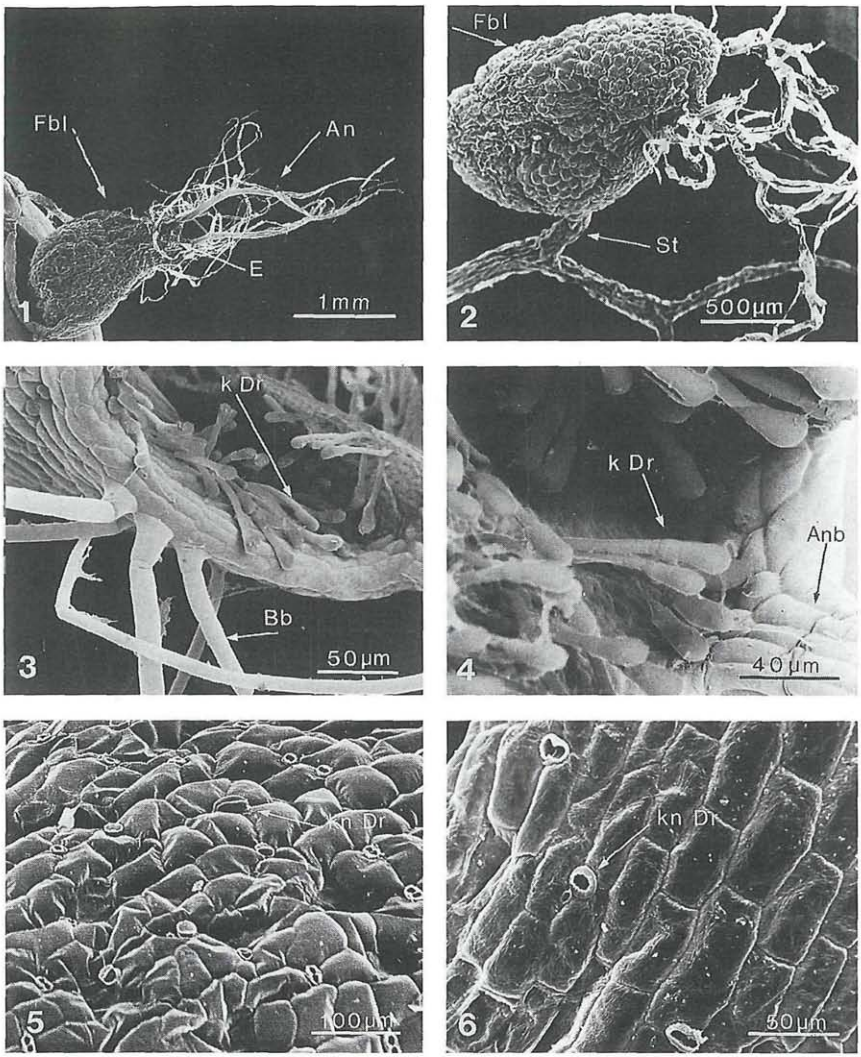


Abb. 1. *Utricularia intermedia.* Fangblase (Fbl) mit Antennen (An) und Eingang (E).

Abb. 2. *Utricularia minor.* Fangblase (Fbl) mit Stiel (St).

Abb. 3. *Utricularia australis.* Fangblaseneingang mit Berührborsten (Bb) und keulenförmigen Drüsen (k Dr).

Abb. 4. *U. australis.* Fangblaseneingang mit keulenförmigen Drüsen (k Dr) und Antennenbasis (Anb).

Abb. 5. *U. intermedia.* Fangblasenaußenseite mit knopfförmigen Drüsen (Kn Dr).

Abb. 6. *U. intermedia.* Fangblasenstiel mit knopfförmigen Drüsen (Kn Dr).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Präparation der Proben für die Rasterelektronenmikroskopie

Handschnittpräparate der *Utricularia*-Fangblasen wurden in Aqua dest. gereinigt und anschließend 30 Minuten in 5% Glutaraldehyd fixiert (bei pH 6,8 und 20° C). Die Entwässerung erfolgte in einer aufsteigenden Alkoholreihe: Je 10 Minuten in 50, 60, 70 und 80%-igem Aethanol und je 15 Minuten in 90, 96 und dreimal in 100%-igem Aethanol. Eine Kritisch-Punkt-Trocknungs-Anlage nach ANDERSON 1951 diente der endgültigen Trocknung der Präparate. Anschließend wurden die Proben auf doppelseitig klebende Objektträger übertragen. Danach konnten die Präparate im Hochvakuum bei 0,0133 Pa mit einer leitenden Kohle–Gold-Schicht bedampft werden. Das Besputtern erfolgte bei 13,3 Pa mit Gold. Die Beobachtungen wurden an einem Stereoscan 2A Rasterelektronenmikroskop durchgeführt. Für die Photos fanden Agfa Pan 12 ASA Filme Verwendung. Die Aufnahmen wurden mit einer Nikon EM Kamera und einem Rodenstock Rodagon Objektiv (1:5,6; f=80 mm) durchgeführt.

Ergebnisse und Diskussion

Die *Utricularia*-Fangblasen sind farblose, linsenförmige Hohlkörper. An der Seite des Einganges zur Fangblase befindet sich ein Paar verzweigter Antennen (Abb. 1). Dieses Antennenpaar soll größere Tiere davon abhalten, die Fangblase zu schädigen, kleineren Tieren jedoch den Weg zum Eingang der Falle weisen. Auf der Ventralseite verbindet ein Stiel die Fangblase mit der Sproßachse (Abb. 2). Bei *U. australis* ragen am unteren Blaseneingang 4 bis 6 Borsten aus der Epidermis (Abb. 3), die bei entsprechender Berührung das Öffnen der Blase verursachen.

Auf der äußeren bzw. inneren Oberfläche einer Fangblase befinden sich zahlreiche, verschieden gestaltete Drüsen. Der Blaseneingang ist mit zahlreichen, gestielten Drüsen besetzt. Sie bestehen aus einer länglichen Basalzelle, einer kleinen Mittelzelle und einer keuligen Endzelle (Abb. 3 und 4). Diese Morphologie beschreiben THURSTON & SEABURY 1975 auch für die Trichome im Blaseneingang von *U. biflora*. Die Endzellen sondern Schleim ab, der offenbar Beute anlocken soll.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß auf der gesamten Blasenoberfläche knopfförmige Drüsen zwischen den Epidermiszellen eingesenkt sind (Abb. 5). Sie sind auch auf dem Blasenstiel zu finden (Abb. 6) und bestehen aus einer Basal-, Stiel- und Endzelle. Diese Drüsen werden mit zunehmendem Wachstum der Pflanze neu gebildet. Die Differenzierung wird eingeleitet durch eine inäquale Teilung der Epidermiszelle. Es entstehen eine Tochterzelle, die zur Basalzelle der Drüse wird und eine größere Zelle, die sich nicht weiter differenziert. Die Basalzelle führt zwei weitere inäquale Teilungen durch, so daß eine scheibenförmige Mittelzelle und eine Endzelle entstehen. Gelegentlich kommt es noch zu einer abschließenden äqualen Teilung, wodurch zwei Endzellen gebildet werden. Diese runden sich schließlich gegeneinander ab. Mit dem REM sind nur Endzellen und ein Teil der Mittelzelle zu erkennen. Die Endzellen weisen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

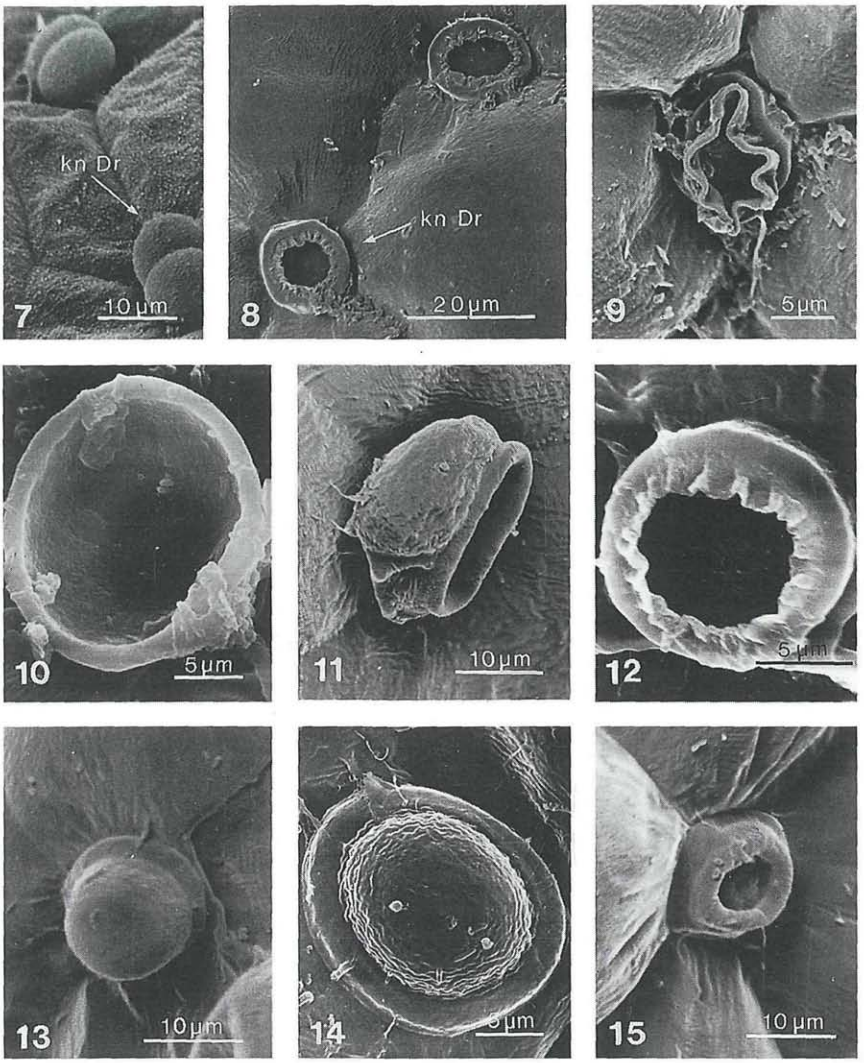


Abb. 7. *U. australis*. Fangblasenaußenseite mit knopfförmigen Drüsen.
Abb. 8–12. *U. intermedia*. Fangblasenaußenseite mit knopfförmigen Drüsen.
Abb. 13–15. *U. minor*. Knopfförmige Drüsen der Fangblasenaußenseite.

bei den untersuchten Arten Unterschiede auf. Bei *U. australis* trägt eine kurze Stielzelle zwei abgerundete Endzellen. Jede Endzelle hat einen Durchmesser von 6,6 µm (Abb. 7). Die Blasenoberfläche von *U. intermedia* weist runde und längliche geschlossene, sowie geplatzte Endzellen mit gekräuseltem oder glattem Rand auf (Abb. 8–12). Die geplatzten Drüsen-

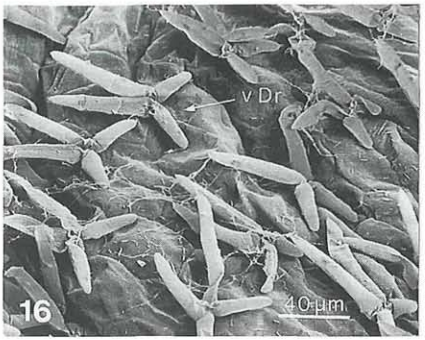
©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

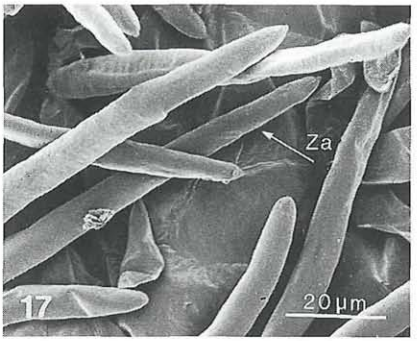
zellen können einen Durchmesser von 20,8 µm erreichen. Bei einer Endzelle ist eine sekundäre Querwand ausgebildet. *U. minor* weist kleinere, geschlossene und geplatzte Endzellen auf. Die geschlossenen, hutförmigen Endzellen haben einen Durchmesser von 11,5 µm. An der Basis dieser Zellen befindet sich ein breiter Rand (Abb. 13 und 14). Die geplatzten, breit becherförmigen Endzellen haben einen Durchmesser von 10 µm und einen breiten Rand (Abb. 15). FINERAN 1985 beobachtet bei *U. monanthos* nur eine Endzelle. Ebenso stellen THURSTON & SEABURY 1975 bei *U. biflora* nur eine knopfförmige Endzelle von 10 µm Durchmesser fest. RICHTER 1990 findet auf der Blasenoberfläche von *U. dichotoma* und *U.* cf. *praelonga* nur rundliche, ungeteilte Endzellen.

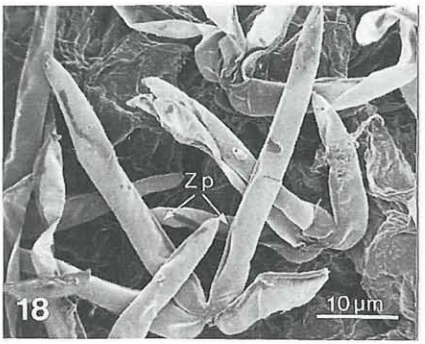
Die Frage, ob den Drüsen die Funktion von metamorphisierten Stomata zugeschrieben werden kann, wird in der Literatur vielfach diskutiert (vgl. MEIERHOFER 1902). Dies ist jedoch nicht anzunehmen, da auf der Blasenoberfläche von *U. intermedia* neben den knopfförmigen Drüsen auch Stomata vorhanden sind. RICHTER 1990 beobachtet auf dem Blasenstiel von *U.* cf. *praelonga* vereinzelt Schließzellen. Die Spaltöffnungsapparate können anscheinend bei submersen Organen nicht gänzlich unterdrückt werden. Die Funktion der äußeren Fangblasendrüsen ist noch nicht geklärt. Eine Schleimproduktion kann ausgeschlossen werden, da die für schleimsezernierende Zellen typischen hypersekretorischen Dictyosomen fehlen und keine granulocrine Sekretion nachweisbar ist (KRISTEN 1974). Die drüsenartigen Epidermisdifferenzierungen könnten als Hydropoten bezeichnet werden. Hydropoten übernehmen einerseits die Funktion, Nährstoffe aus dem Wasser aufzunehmen, andererseits dienen sie als Ausscheidungsorgane. Es könnte sich auch um submerse Trichom-Hydathoden handeln; diese würden im Zusammenwirken mit den Drüsen der Blaseninnenwand Wasser aus der Fangblase ausschleusen. FINERAN 1985 nimmt an, daß die Trichome im frühen Entwicklungsstadium aus dem äußeren Medium Nährstoffe absorbieren; im ausgereiften Zustand der Blase sind die selben Haare dann für die Wassersekretion verantwortlich. Somit würde sich ein Funktionswandel während der Ontogenie ergeben. Eine Untersuchung über den genauen zeitlichen Ablauf dieser Vorgänge wäre von Interesse.

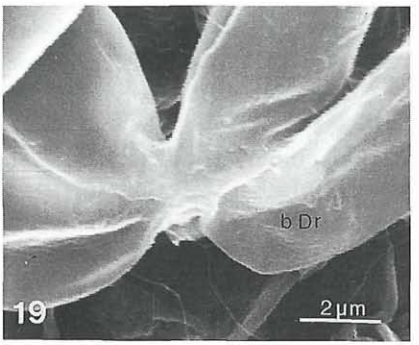
Auf der Innenseite ist das Widerlager der Blase mit zweistrahligen Drüsen besetzt. Auf einer Basalzelle stehen zwei lange, haarförmige Endzellen. Sie sind an der Basis stielartig verengt. VINTEJOUX 1974 bezeichnet sie als Verdauungsdrüsen. Die REM-Untersuchung zeigt, daß die innere Blasenwand mit zahlreichen vierstrahligen, der Wand anliegenden Drüsen besetzt ist. Die linsenförmigen Basalzellen sind, verglichen mit den anderen Zellen der Blasenwandung, sehr klein. Auf einer Basalzelle befinden sich hier zwei Zellpaare. Diese sind bei den untersuchten Arten unterschiedlich gestaltet. Bei *U. australis* ist je ein Zellpaar nach vorn, d. h.

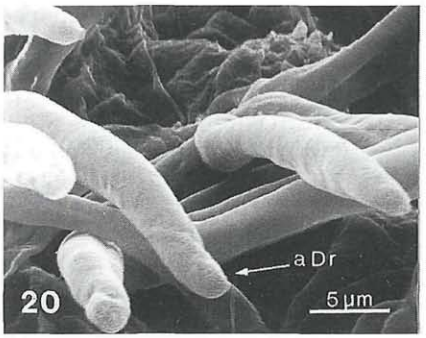
©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at











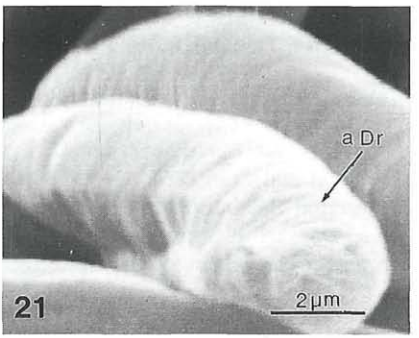


Abb. 16–17. *U. intermedia.* Zellarme (Za) der vierarmigen Drüsen (v Dr).
Abb. 18. *U. minor.* Zellpaar (Zp) einer vierarmigen Drüse.
Abb. 19. *U. minor.* Basaler Drüsenteil (b Dr) eines Zellarmes.
Abb. 20–21. *U. minor.* Apikaler Drüsenteil (a Dr) eines Zellarmes.

zur Fangblasenöffnung bzw. nach hinten orientiert und um 125° abgewinkelt. Auch im völlig entwickelten Zustand bleibt ein Zellpaar kürzer als das andere. Das vordere Zellpaar ist 25 µm lang, während das hintere Zellpaar eine Länge von etwa 57 µm hat (Abb. 16). Die Untersuchungen an

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

U. biflora zeigen, daß die vier Zellarme wie bei *U. australis* parallel zur Blasenoberfläche orientiert sind. Die Zellpaare haben eine Länge von 25 µm und 35 µm. Die beiden Zellpaare von *U. intermedia* sind in die Länge gestreckt und liegen flach der Wand an. Die Länge der Zellpaare beträgt je 74 µm (Abb. 17). Bei *U.* cf. *praelonga* (RICHTER 1990) sind je zwei der annähernd gleich langen Arme parallel zueinander angeordnet. Bei *U. minor* sind die vier Drüsenzellen nach der gleichen Seite ausgerichtet und wie bei *U. vulgaris* (KURZ 1959) nach innen abgewinkelt (Abb. 18). Der untere Zellarm ist um 45° gegen den oberen Zellarm geneigt. Das untere Zellpaar hat eine Länge von etwa 15 µm, während das obere Zellpaar 39 µm lang ist. Die vier Zellen schließen bei allen Arten am unteren Teil zusammen und sind stielartig verengt. Abb. 19 zeigt die Verbindungsstelle der vier Zellen am basalen Drüsenteil von *U. minor*. In Abb. 20 und 21 wird der abgerundete Teil eines Zellarms von *U. minor* verdeutlicht.

Nach KURZ 1959 haben die Drüsen der Blaseninnenseite zunächst die Aufgabe, überschüssiges Füllwasser zu resorbieren und es durch die Blasenwand nach außen abzugeben. VINTEJOUX 1973 a, b hat an *U. neglecta* cytochemische Untersuchungen durchgeführt und in den vierarmigen Drüsen eine Phosphatase-Aktivität festgestellt. ADOWA 1924 a, b weist in den Fangblasen von *U. vulgaris* verschiedene Proteasen nach. Eine weitere Funktion besteht also auch in der Abgabe von Verdauungsfermenten; eine anschließende Absorption der Verdauungsprodukte ist anzunehmen.

Weitere anatomische und cytochemische Untersuchungen an *Utricularia*-Arten sollten durchgeführt werden, um die genaue Funktion der beteiligten Drüsenzellen zu klären.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. D. FUERNKRANZ (Institut für Botanik, Universität Salzburg) und Frau Dr. E. STOCKER-WOERGOETTER (Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Salzburg) für Diskussionen und für die Durchsicht des Manuskriptes. Herrn Doz. Dr. P. SIMONSBERGER (Institut für Zoologie, Universität Salzburg) danke ich für die Einführung in die REM-Technik.

Literatur

ANDERSON T. T. 1951. Techniques for the preservation of three dimensional structure in preparing specimens for the electron microscope. – Trans. New York Acad. Sci., Ser. 11 (13): 130.

ADOWA N. A. 1924 a. Zur Frage nach den Fermenten von *U. vulgaris* (I). – Biochem. Z. 150: 101–107.

— 1924 b. Zur Frage nach den Fermenten von *U. vulgaris* (II). – Biochem. Z. 153: 506–509.

BROCHER L. 1911. Le problème de l'Utriculaire. – Ann. Biol. Lacustre 5: 33–46.

— 1927. A propos de la capture d'anophèles par les Utriculaires. – Ann. Parasitol. Humaine et Comp. 5: 46–47.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

DARWIN CH. 1876. Insektenfangende Pflanzen, 406 pp. – Stuttgart.

FINERAN B. A. 1985. Glandular trichomes in *Utricularia* – a review of their structure and function. – Israel. J. Bot. 34: 295–330.

GOEBEL K. 1889. Der Aufbau von *Utricularia* (IV). – Flora 72: 291–297.

— 1891. Morphologische und biologische Studien (V): *Utricularia*. – Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 9: 41–119.

KRISTEN U. 1974. Ultrastructure and development of the exterior trap glands of *Utricularia minor*. – Cytobiologie 9: 321–330.

KURZ L. 1959. Anatomische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an *Utricularia*. – Beitr. Biol. Pfl. 35: 111–135.

LLOYD F. E. 1935 a. *Utricularia*. – Biol. Reviews 10: 72–110.

— 1935 b. Struktur und Funktion des Eintrittsmechanismus bei *Utricularia*. – Beih. bot. Zentralblatt 54: 292–320.

— 1942. The carnivorous plants, 270 pp. – New York.

MEIERHOFER H. 1902. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Utricularia*-Blase. – Flora 90: 84–108.

RICHTER U. 1990. Die Fangblasen von *Utricularia* cf. *praelonga* ST. HIL. und *Utricularia dichotoma* LAB. – eine rasterelektronenmikroskopische Untersuchung. – Flora 184: 21–30.

THURSTON E. L. & SEABURY F. 1975. A scanning electron microscopic study of the utricle trichomes in *Utricularia biflora* LAM. – Bot. Graz 136: 87–93.

TAMARIN A. L. 1986. Fine structure of the surface of *Utricularia vulgaris* animal traps. – Byull. Mock. O-BA Isspyt prir. otd. Biol. 91: 33–46.

VINTEJOUX C. 1973 a. Aspects ultrastructuraux de la sécrétion de mucilages chez une plante aquatique carnivore: *L'Utricularia neglecta* L. *(Lentibulariaceae)*. – Compt. rend. Séances Acad. Sci. 277: 1745–1748.

— 1973 b. Ultrastructure of certain secretory cells of trapping organs of a carnivorous plant: *Utricularia*. – J. Microscopie 17: 107–108.

— 1974. Ultrastructural and cytochemical observations on the digestive glands of *Utricularia neglecta* L. *(Lentibulariaceae)*. Distribution of protease and acid phosphatase activities. – Port. Acta Biol. 14: 463–474

Phyton (Horn, Austria) 33 (1): 177–178 (1993)

Recensio*)

REINHARD Hans R., GÖLZ Peter, PETER Ruedi & WILDERMUTH Hansruedi 1991. Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. – Lex 8°, X+348 Seiten, zahlreiche Abbildungen; Kunststoffband. – Fotorotar AG, Druck + Verlag, CH-8132 Egg. – ISBN 3-905647-01-0.

*) Siehe auch Seiten 31, 40, 50, 86, 120 und 137.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 33_1

Autor(en)/Author(s): Glossner Friederike

Artikel/Article: REM Untersuchungen an drei mitteleuropäischen Utricularia-Arten. 169-177