

Die Fangvorrichtung der Utriculariablase.

Von

A. Th. Czaja.

Mit 9 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Historisches und bisheriger Stand der Kenntnisse von der Blase.

In der botanischen Literatur des vorigen Jahrhunderts findet sich eine Reihe von Ansätzen, den so überaus reizvollen Fangapparat der Utriculariablase zu erklären. Unter den Untersuchungen mögen nur die bemerkenswertesten von Darwin, Cohn und Büsgen Erwähnung finden, welche jedoch keine endgültigen und befriedigenden Ergebnisse brachten. Dieser negative Ausfall mag seinen Grund hauptsächlich darin haben, daß man den Vorgang des Tierfanges nicht systematisch untersuchte, besonders die Rolle des Tieres nicht durch einen künstlichen Eingriff zu ersetzen suchte. Was man daher an Tatsachen wirklich gewann, hatte meist nur den Wert von Zufallsbeobachtungen. Daneben erfuhren die Entwicklungsgeschichte der Blasen und besonders ihre anatomischen Verhältnisse weitgehende, wenn nicht vollständige Klarlegung. In diesem Zusammenhange sind zu nennen Hovelacque, vor allem Goebel und einige seiner Schüler, Schimper, Gislén u. a. Der Entomolog Brocher greift dann im Jahre 1911 das »Utricularia-problem« wieder auf. Er experimentiert jedoch nicht, sondern nach bloßem Beobachten der Pflanzen stellt er einige nichts weniger als gewagte Hypothese auf. Die erste gründlichere Untersuchung ist die von Merl (1921). Die früheren litten sämtlich an dem Mangel der Erkenntnis, daß die Blasen sich in zwei ganz verschiedenen Zuständen darstellen können, in einem reaktionsfähigen — ich führe hier meine eigenen Be-

zeichnungen ein, deren Berechtigung sich im Verlaufe der Untersuchungen herausstellen wird — und in einem reaktionsunfähigen. Merl zeigte nun, daß beide Zustände nur durch eine nach Minuten zu messende Zeitspanne voneinander getrennt sind, daß der reaktionsunfähige im Verlaufe von mindestens 15 Minuten in den reaktionsfähigen übergeht. Die Reaktion selbst erfolgt augenblicklich. Diese letztere Tatsache kannten schon die früheren Untersucher und gerade sie versetzte jene Autoren immer wieder von neuem in Erstaunen. Sodann finden die sichtbaren Vorgänge an der Blase während der Reaktion Klarlegung. Darnach sind im reaktionsfähigen oder im Zustande der Spannung die Flanken des linsenförmigen Organes eingedellt, im Augenblick der Reaktion aber geht diese Einziehung teilweise zurück. Die Klappe schlägt dabei leicht zurück, macht eine schmale Öffnung frei und schließt sich ebenso schnell wieder. Bei der Reaktion wird ein Wasserstrom eingesogen. Ausgelöst wird der Vorgang durch Berühren der vier Borsten auf der Klappe. An physiologischen Ergebnissen findet Merl folgendes. Durch Einwirken chemischer Agentien in wässriger Lösung, ebenso durch den elektrischen Strom, tritt keine Auslösung der Reaktion ein; ergebnislos verliefen auch Versuche mit Verminderung des Wasserdruckes im Versuchsgefäß. Bei allen Temperaturen zwischen $+50^{\circ}$ und $+1^{\circ}$ C zeigten sich die Blasen noch reaktionsfähig. Denselben geringen Erfolg hatte Merl bei Versuchen, die Blase durch narkotisch wirksame Stoffe vorübergehend außer Funktion zu setzen. Weitere Versuche mit plasmolysierenden Mitteln brachten keine eindeutigen Ergebnisse. Auf diese letzteren wird später bei der Untersuchung der Membran der Blase zurückzukommen sein. Merl kommt nach diesen mit wenig positiven Ergebnissen beendeten Versuchen zu dem Schlusse, daß die Reaktionsfähigkeit der Blase eng an den turgeszenten Zustand gebunden ist. Er findet es am nächstliegenden, sie mit den Reizvorgängen bei *Aldrovandia* und *Dionaea* zu vergleichen, doch hindern ihn die nicht eben eindeutigen oben erwähnten Ergebnisse an der endgültigen Stellungnahme.

Meine eigenen Untersuchungen im Jahre 1921 waren fast völlig abgeschlossen, als Merls Arbeit im Druck erschien. Die

Darstellung erfolgt daher völlig unabhängig von der Merls, ergänzt durch einige wenige Versuche aus dem Sommer 1922.

Meinem Chef, Herrn Professor Renner, bin ich für die Anregung zu den Untersuchungen sehr zu Danke verpflichtet.

II. Eigene Untersuchungen.

Die Methode der Untersuchung und das Material.

Da sich die Bauchseite und die Öffnung der Blase mit der morphologischen Oberseite des Blattes dem Beschauer zukehrt, so braucht man nur ein Blatt mit der Oberseite physikalisch nach oben zu legen, um die Öffnung in einer für alle möglichen Operationen günstigen Lage zu haben. Wie später noch erörtert wird, kann man mit den Blasen an abgetrennten Blättern unbeschadet experimentieren. Als Untersuchungsgefäße gelangten kleine Esmarch-Doppelschalen von 36 mm Durchmesser und etwa 12 mm Höhe zur Verwendung. Sie eignen sich gut zum Einlegen ganzer Blätter oder Blattstücke, besonders dann, wenn die Lösungen stunden- oder tagelang einwirken sollen, ferner auch zur mikroskopischen Beobachtung. Die künstliche Auslösung der Klappenreaktion geschah mit einer feinen Präpariernadel, deren spitzes Ende auf etwa 1 mm rechtwinklig umgebogen war. Die Beobachtung erfolgte mit dem binokularen Regaudschen Stativ mit Objektiv a_3 und den orthoskopischen Okularen $f = 15$ mm und $f = 9$ mm¹⁾.

Untersucht wurden die Blasen von *U. intermedia* und *U. neglecta*, die allein in der Umgebung Jenas vorkommen. Einige Beobachtungen wurden auch an *U. vulgaris* gewonnen.

A. Der Bau der Blase.

1. Die Gestalt der Blase und ihre Änderung durch das Springen.

Durch die Untersuchungen Merls ist, wie eingangs schon erwähnt, bekannt geworden, welche sichtbaren Anzeichen jeweils mit den beiden Zuständen der Blase verbunden sind und welche Änderungen durch die Reaktion eintreten. Zum besseren Verständnis der nachfolgenden Ausführungen möge daher kurz

¹⁾ Diese Okulare wurden mir von den Zeißwerken durch Herrn Prof. Siedentopf in dankenswerter Weise vorgeschlagen und zur Verfügung gestellt.

an das allernötigste über die Gestalt und die Änderungen erinnert werden.

Die Blase ist ein mehr oder weniger rundlicher, abgeflachter Körper von etwa linsenförmiger Gestalt. Zur Orientierung bestimmter Gegenden an der Blase diene die Abb. 1. Die flachen Seiten sind jedoch nicht gleichmäßig eben oder schwach gewölbt, sondern dicht hinter der Öffnung liegt jederseits eine Einziehung, die sich von hier flach weiter erstreckt bis zum Ansatz des Stielchens, und die Bauchseite besonders in ihrem

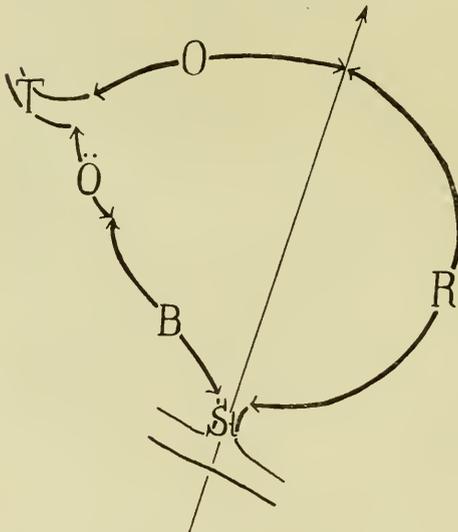


Abb. 1.

unteren Teile besonders verjüngt erscheinen läßt (von vorn betrachtet!). Die Öffnung steht trichterförmig erweitert über diesen flachen Teil der Blase vor, während die Rückenseite gleichmäßig gewölbt ist. Unter der Öffnung läßt sich auf der Bauchseite ein vortretender Wulst erkennen. Wird nun die Blase auf die oben beschriebene Weise zum Springen gebracht, so ist für den Beobachter das sichtliche Verblassen der anfänglich

tiefen Schatten neben der leichten Erschütterung die zunächst am meisten hervortretende Veränderung. Dieses Verblassen beruht aber nur auf einer Verringerung der Tiefe der beiden seitlichen Furchen, die hinter der Öffnung nach abwärts verlaufen. Verfolgt man den Akt des Springens bei Vorderansicht der Blase — diese also von der Bauchseite gesehen — so erhellt gleich ein wesentlicher Umstand, der zu der Verflachung beiträgt: die sich von dem Unterrand der Öffnung bis zur Ansatzstelle des Stielchens konisch verjüngende Bauchseite verbreitert sich plötzlich, oben stärker, nach unten zu weniger. Der oben erwähnte Wulst unter der Öffnung verliert gleich-

zeitig an Deutlichkeit. Die anfangs leicht seitlich zusammengedrückte Öffnung wird durch jene Verbreiterung der Bauchseite ebenfalls ein wenig verbreitert. Weitere Gestaltsänderungen treten nicht auf.

2. Die mechanischen Einrichtungen der Blase.

a) Die Federung der Blase und ihre Lokalisation.

Es geht aus den eben mitgeteilten Beobachtungen hervor, daß Spannungen in dem Blasenkörper vorhanden sein müssen, die derartige Gestaltsänderungen reversibel ermöglichen. Nimmt man eine losgetrennte Blase zwischen zwei Finger, so spürt man sehr deutlich, daß sie ein festes federndes Gebilde ist, welches sich seitlich zusammendrücken läßt, dann aber gleich wieder die alte Gestalt annimmt (wenn es nicht zerdrückt wurde!). Führt man nun einen Rasiermesserschnitt so durch die Blase, daß die Öffnung in senkrechter Richtung halbiert, die Bauchseite bis zum Stielchen, die Oberseite bis zum Beginn der starken Rückenkrümmung eingeschnitten wird, so klaffen die beiden Längshälften der Blase weit auseinander infolge einer federartigen Spannung des Gewebes beider Längshälften, die ihren Angelpunkt — besser Angellinie — im Verlaufe des Leitbündels auf der Rückenseite hat. Fertigt man dünne Querschnitte durch die Blase an, welche dicht unterhalb der Öffnung von der Bauch- zur Rückenseite verlaufen, so blähen sich diese entlang der Flanken auf. Das gleiche tritt ein, wenn man mit dem Rasiermesser den oberen Teil der Blase mit der Öffnung wegschneidet, so daß nur je der untere Teil der Bauch- und Rückenseite stehen bleiben¹. Auch der hierbei abgeschnittene obere Teil der Blase bläht sich leicht auf. Untersucht man die Blase in dieser Weise weiter, so ergibt sich außer der Rückenfederung keine weitere mehr, welche die Seitenwände nach außen vorzuwölben sucht. Die Rückenfederung wird leicht verständlich, wenn man auf einem Querschnitt durch die Blase die Gegend der Rückenseite betrachtet. Hier fällt sofort auf, daß die Zellen der inneren Wandschichte in der Biegung höher und breiter sind, als die der Seitenwände, zugleich befinden sie

¹) Diese letztere Operation hat Cohn (1875) schon ausgeführt und dabei jene Gewebespannung festgestellt.

sich aber nicht in gleich günstiger Lage wie die Zellen der Seitenwände, ihren Turgor zu entfalten, daher die Spannung. Die Gewebespannung der Seitenwände wird wahrscheinlich noch dadurch erhöht, daß die Luft in den zahlreichen Interzellularen eine Menge von federnden Kissen bildet. Bei der Spannung der Blase wird die Luft dann leicht zusammengedrückt und erhöht so die Spannung der Flanken.

b) Die Einrichtungen der Falle in der Blasenöffnung.

a) Das Polster.

Der Unterrand der Blasenöffnung wird gebildet von einem oben abgeflachten, nach unten zu rasch in die Wandung über-

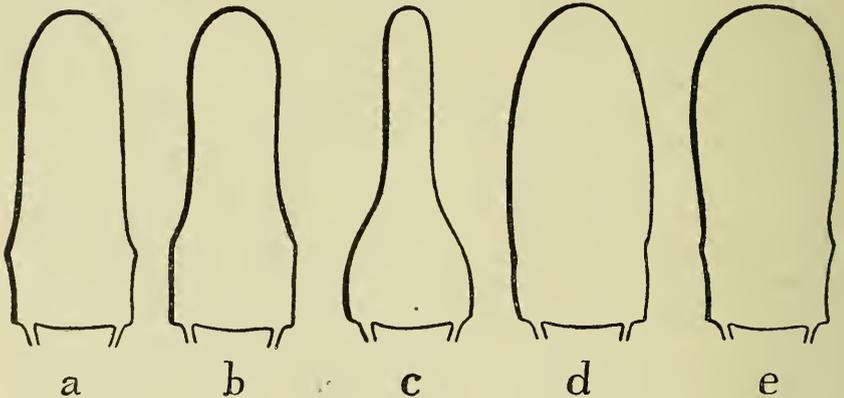


Abb. 2.

gehenden, großzelligen Polster. Die seitlichen Enden dieses Gewebekörpers sind langausgezogen, spitz und greifen ein wenig auf die Seitenwände über. Er ist mondförmig gebogen, enthält jedoch keine Art von Spannung, denn wenn man die Blase in entgegengesetzter Weise aufschneidet, wie es oben ausgeführt wurde, also entlang der Rückenkante vom Stielchen bis etwa zur Hälfte der Oberseite, so bleiben die beiden Längshälften aneinander haften. Das Polster stellt andererseits aber ein Gegengewicht gegen die Rückenfederung und die Eindellung der Seitenwände im Zustande der Spannung dar. Durchschneidet man nämlich vorsichtig mit einem feinen Skalpell an einer reaktionsfähigen Blase nur das Polster, in der Mediane, dann

wölben sich die Seitenflächen vor, in einem Grade natürlich, wie ihn die sonst noch unverletzte Blase gestattet. Abb. 2 gibt in *a* die Ansicht der entspannten Blase von oben, in *d* diejenige der Blase mit durchschnittenem Polster; *b* stellt die gespannte Blase dar¹. Auf der Oberseite des Polsters befindet sich der bekannte Komplex von dichtgestellten Köpfchenhaaren, den Goebel als Pflasterepithel bezeichnet. Die Köpfchen dieser Haare sind zweizellig und stehen quer zu dem kurzen zweizelligen Stiele. Die Haarköpfchen stehen parallel zu der Vorderkante der Öffnung, also auch parallel zu dem unteren Rande der Klappe. Bemerkenswert an ihrer Anordnung ist jedoch ihre verschiedene Größe. Vom inneren zum äußeren Rande zu nimmt ihre Dicke ab, dagegen die Länge zu. Man könnte diesen Belag des Polsters etwa mit einer Feile vergleichen, deren Hieb von einem zum anderen Ende immer feiner wird. Die Bedeutung dieser Eigenart erhellt aus den Ausführungen über das Gesamtbild des Fangmechanismus.

β) Die Klappe mit den vier Borsten.

Die Klappe ist ein gewölbtes, infolge seiner Konstruktion stark federndes Gebilde. Zur näheren Erläuterung diene die halbschematische Abb. 3², welche die Klappe von vorn und die Abb. 4, welche die Klappe im Schnitt mit den Borsten zeigt. Die Klappe hat keine einheitliche Wölbung, sondern zeigt verschieden stark gewölbte Teile. Der mittlere stark gewölbte Teil *GFF'G'H* stellt etwa einen Kugelausschnitt dar. Der darunterliegende schmale Rand *DD'* nimmt an dieser Wölbung teil. Der obere halbringförmige Teil mit dem Bogen *ECE'* ist flach und schräg gegen die zentrale halbe Kalotte aufgekrümmt (vgl. Abb. 4), die Zipfel endlich zu beiden Seiten *BDE* und

¹) Obwohl diese Zeichnungen der Blase von oben und die Erkenntnis, daß die verschiedenen Zustände der Blase in dieser Ansicht besonders deutlich zum Ausdruck kommen, ursprünglich sind, möchte ich nicht verschweigen, daß früher schon in einer Veröffentlichung aus Laienkreisen ähnliche, wenn auch nicht ganz zutreffende Zeichnungen wiedergegeben sind (L. Schulze, Mikrokosmos 1920/21, Heft 3). Die zum Teil sehr unsachlichen Ausführungen, ebenso die zwei weiteren Veröffentlichungen des gleichen Verf.s „Kleinwelt 1915“ und von Schikora, Mikrokosmos 1919/20, können hier übergangen werden.

²) Abb. 3, 4 und 5 sind halbschematisch.

$B' D' E'$, sind wieder flach und stehen durch den Gelenkstreifen FEG und $F' E' G'$ mit den übrigen in Verbindung. Die Klappe ist entlang der Linie BCB' in die Öffnung oben und seitlich eingewachsen. Zu bemerken ist hier noch, daß die Zeichnung die Klappe mehr oder weniger flach ausgebreitet darstellt, während sie in der Blase noch seitlich zusammengedrückt ist, also in der Richtung von B nach A und von B' nach A . Von unten gegen die Klappe gesehen, erhält man dann also etwa das Bild Abb. 5. Auf dem freigelassenen Feld Z stehen die vier Borsten. Die Funktion dieser einzelnen Abschnitte der

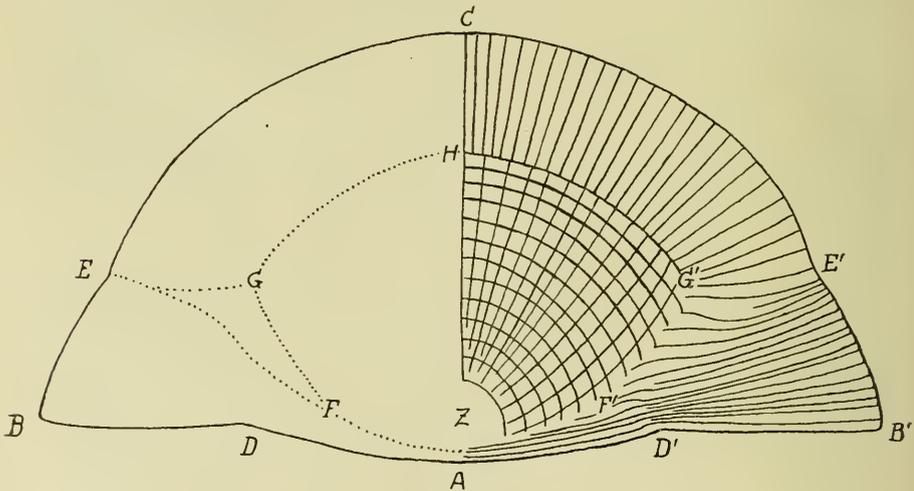


Abb. 3.

Klappe ist verschieden und je nach dieser ist auch die Zellstruktur eine andere. Die Abb. 3 gibt den Umriß der leicht ausgebreiteten Klappe, jedoch nicht deren zelligen Bau, sondern nur halbschematisch die Richtung der Zellen- und Wandzüge, gleichermaßen statische Linien, wieder. Der zentrale, kalottenförmige Teil, die eigentliche, gewölbte Klappe, zeigt die bogenförmigen Züge parallel GHG' und die senkrecht zu diesen und radial verlaufen. Die Wände dieser Zellen sind stark gewellt, die Zellen selbst etwa isodiametrisch. Dadurch wird eine gewisse Starrheit der Form erreicht, also die notwendige Federung. Der halbringförmige, obere Teil besteht aus gestreckten, mit

leicht welligen Längswänden versehenen Zellen, angeordnet in der Richtung der Radien. Er ist gegen den halbkalottenförmigen Teil abgeknickt (vgl. Abb. 4) wie die Krempe an einem Hute und bildet den Übergang des zentralen Teiles zur Wand. Er selbst ist federnd, durch den Knick wird die Aufhängung des mittleren Teiles ebenfalls federnd bewirkt und außerdem läßt die Art seiner Zellaussteifung ein seitliches Biegen zu, aber nur geringe

Biegung in der Richtung der Linie *CH*. Die dreieckigen Streifen *ABE* und *AB'E'* sind Verschlußstreifen und müssen sich in ihrer Quererstreckung mehr oder weniger biegen lassen. Der mittlere Teil liegt dem Polster auf und ist schmal, die seitlichen Teile liegen ebenfalls auf, sind zugleich aber entlang den Linien *BE* und *B'E'* eingewachsen. Sie bestehen aus sehr schmalen, langgestreckten Zellen mit senkrechten Verdickungsleisten und erlauben ein Biegen in geringem Umfange quer zu ihrer Längserstreckung. Spannt sich

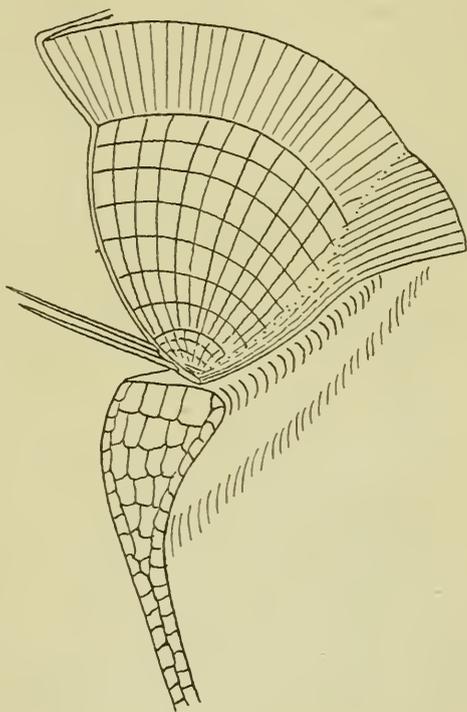


Abb. 4.

die Blase, so wird er in der Längsrichtung gebogen und erhöht dadurch die Federung der Klappe. Die beiden dreieckigen Gelenkstreifen *FEG* und *F'E'G'* bilden den Übergang vom Verschlußstreifen zum zentralen Teil. Sie bestehen aus großen Zellen mit wenigen Verstärkungsleisten und stellen Gelenke dar zwischen dem Verschlußstreifen und dem zentralen Teil. Die Borsten stehen in dem Feld *Z*, und zwar eingesenkt in ein sehr engmaschiges Gewebe. Vom Grunde der Borsten zum unteren Rande, in der

Verlängerung ihrer Richtung, gehen ebenfalls langgestreckte, aber sehr enge Zellen aus (vgl. Abb. 6). Sie steifen in diesem kurzen Stück den unteren Rand der Klappe gegen ein Biegen in der Quererstreckung aus, eine Tatsache, deren Bedeutung aus dem Zusammenhang des letzten Abschnittes hervorgehen

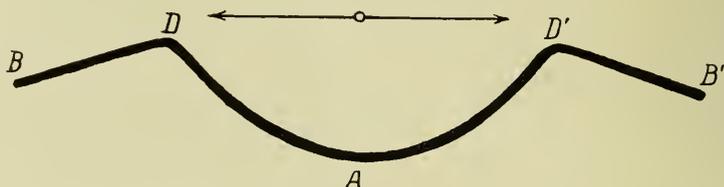


Abb. 5.

wird. Die statischen Linien setzen einer Biegung in ihrer Längserstreckung durch die Art des Zellbaues großen Widerstand

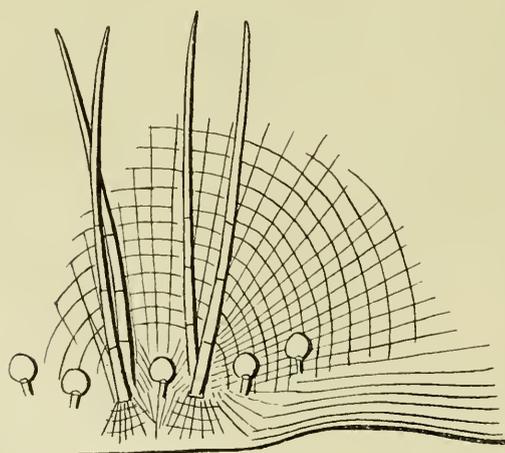


Abb. 6.

entgegen, wodurch Federung des betreffenden Flächenstückes erreicht wird, eine Biegung quer zu den statischen Linien ist infolge der Zellaussteifungen durch Leisten auf den zu der Fläche der Klappe senkrechten Wänden bis zu einem gewissen Grade möglich, jedoch ebenfalls unter Federung. Es erhellt hieraus, daß der zentrale Teil der Klappe mit

dem Netz von solchen statischen Linien die größte Federung haben muß. Der hier analysierte Zellenbau ist der der inneren Wandschichte der Klappe. Die äußere besteht aus wesentlich kleineren und schwächer ausgesteiften Zellen.

Merl gibt in seiner Arbeit einen Längsschnitt durch die Klappe mit den Borsten, aber wahrscheinlich infolge der Fixie-

rung und weiteren Behandlung ist die Klappe stark deformiert worden, wie man es an Mikrotomschnitten leicht beobachten kann. Die Klappe müßte in ihrem unteren Ende viel stärker gebogen sein, die Borsten daher weiter abstehen und etwa die Tangente an diesen Teil bilden. Die richtigen Lageverhältnisse sind aus Abb. 4 ersichtlich.

B. Die Funktion der Blase.

Der nun folgende Teil der Untersuchungen geht aus von den mehrfach bestätigten und allgemein anerkannten Tatsachen, daß die Blasen Ernährungsorgane sind, ferner, daß sie im normalen Zustande nur Flüssigkeit führen. Die gelegentlich in ihnen zu beobachtenden Luftblasen sind erst sekundär, durch Verweilen an der Luft, in sie hineingekommen.

1. Die Reaktion isolierter Blasen.

Von Wert mußte die Kenntnis sein, inwieweit die Blasen in ihrer Reaktions- und Regenerationsfähigkeit selbständig und inwieweit sie an das sie tragende Blatt bzw. den Sproß gebunden sind. Es zeigte sich, wie schon unter dem Abschnitt »Methodik« vorweggenommen wurde, und was Merl schon fand, daß die Blasen sehr gut reagieren, wenn man einzelne abgetrennte Blätter oder Blattstücke zur Untersuchung verwendet. Aber noch mehr! Schneidet man die Blasen vorsichtig an ihrem Stielchen ab und läßt man sie dann frei in dem Beobachtungsschälchen schwimmen, so behalten sie tagelang die Fähigkeit zu reagieren. Bei diesen letzteren Versuchen zeigt sich, wie heftig die Schluckbewegung der Blase erfolgt. Wurden diese isolierten Gebilde nämlich mit der eingangs erwähnten gebogenen Nadel an den Borsten berührt, so sprang die Blase, gleichzeitig aber glitt sie, weil der berührende Gast unbeweglich war, über die gekrümmte Nadel herüber, so daß die Krümmung selbst noch mit in den Hohlraum hineingelangte. Durch Schütteln allein wurde diese auch nicht wieder frei, sondern konnte erst mit Hilfe einer zweiten Nadel wieder abgestreift werden. Das trat ein bei den doch sehr kleinen Blasen der *U. neglecta* und *U. intermedia*. Diese Heftigkeit der Schluckbewegung muß es aber verständlich machen, daß neben

kleinen oder größeren Wasserinsekten junge Fischchen und selbst Kaulquappen (vgl. die Abbildung in Gräbners Lehrbuch der Pflanzengeographie S. 247) festgehalten werden, wahrscheinlich aber nur bei unserer größten Art, der *U. vulgaris*. Alle weiteren Versuche hatten sich daher nach diesen Befunden ausschließlich mit der Blase selbst zu befassen.

2. Zur Physiologie der Blasenreaktion.

Eine Reihe von Versuchen, welche anfänglich unternommen wurden, die Reaktion der Blase durch den elektrischen Strom auszulösen, zeitigte trotz verschiedenster Variation der Bedingungen kein befriedigendes Ergebnis. Es gelang wohl endlich die Reaktion einmal herbeizuführen, doch dabei erlitt die Blase dauernde Schädigung, die eine weitere Funktion unmöglich machte. Die so behandelten Blasen nahmen binnen kurzem die aufgetriebene Gestalt an, welche man bei verletzten oder sonstwie funktionsunfähig gewordenen Blasen stets sehen kann. Diese ergebnislosen Versuche ließen zu dem Schluß kommen, daß auch in den Fällen, in denen die Reaktion wirklich einmal eintrat, diese nicht durch die spezifische Wirkung des elektrischen Stromes eingetreten war, sondern durch irgendwelche anderen Eingriffe auf die Blase, die zugleich oder im Gefolge der Behandlungsweise eintraten. Im weiteren Verlaufe der Darlegungen wird das noch erhellen.

Weiter wurde versucht, die Reaktionsfähigkeit der Blasen durch Narkose zu sistieren. Zur Verwendung gelangten Lösungen von Alkohol, Äther und Chloroform. Auch bei diesen Versuchen trat die gleiche Ungewißheit der Ergebnisse ein: Entweder blieben bei schwachen Konzentrationen die Blasen reaktionsfähig, oder bei stärkeren traten Schädigungen auf, die jede weitere Reaktion unmöglich machten.

Auf diese Weise war jedenfalls dem Mechanismus der Blasen nicht beizukommen, ein Schluß, in dem ich nach dem Bekanntwerden der Merl'schen, in der Einleitung schon ausführlich erörterten Ergebnisse nur noch bestärkt wurde.

Die Zeit, welche zwischen zwei Reaktionen verstreichen muß, stellte ich bei optimaler Reaktion zu 30 Minuten fest. Kürzere Zeiten können auch schon genügen — Merl fand 15 Minuten — doch ist die Schluckbewegung dann nicht so energisch.

3. Der Verschuß der Blase mittels der Klappe.

Wie immer wieder zu sehen ist, dellen sich bei der Regeneration der Spannung die Flanken der Blase ein, zugleich wird die Bauchseite, von vorn betrachtet, ein wenig schmaler, außerdem treten die die Öffnung seitlich begrenzenden Wandteile schärfer hervor, alles das als Folge der seitlichen Einziehungen. Die Untersuchung dieser langsamen Spannung und der bei Berührung momentan erfolgenden Entspannung führte zu der naheliegenden Frage: Fußt das Zustandekommen der Spannung auf aktiver oder passiver Bewegung gewisser Blasenteile? Diese Frage war jedoch nicht ursprünglich, sondern primär war die: Spielen beim Funktionieren der Blase Druckunterschiede zwischen der Innen- und Außenflüssigkeit eine Rolle? Diese Frage ließ sich aber nur beantworten durch Nachprüfen des Verschlusses der Öffnung. Im behandelnden Falle müßte der Verschuß der Blase vollkommen dicht sein, denn sonst könnte ein Druckunterschied nicht zustande kommen. Es leuchtet ein, daß mit dieser Frage auch jene nach aktiver oder passiver Bewegung gewisser Blasenteile aufs engste verknüpft ist. Zur Beantwortung mußte der Verschuß der Blase gestört werden, jedoch so, daß die Störung reversibel war; deshalb wurden gut reagierende Blasen mit dem Ende eines dünnen Menschenhaares berührt, und zwar mit aller Vorsicht so, daß bei der Schluckbewegung das freie Ende in die Öffnung hineingelangte und stecken blieb. Darauf schnitt ich das Haar vorsichtig kurz über der Öffnung ab, und zwar bei einer Reihe von Blasen an demselben Blatte, während bei einigen diese Manipulation nicht vorgenommen wurde, damit sie als Kontrollen dienen konnten. Die so entstandene Lücke im Verschuß der Blase zu beiden Seiten des Haares ist natürlich nur sehr gering. Es zeigte sich im Verlaufe von Stunden bis mehreren Tagen, daß die so behandelten Blasen sich nicht wieder spannten, während die Kontrollen ganz normal reagierten. Zeitlich gestaffelt wurden dann die Haarstücke aus den Öffnungen der Blasen vorsichtig entfernt, und bei sämtlichen von dem Hindernis befreiten Blasen trat nach Verlauf der bekannten Zeit die normale Spannung wieder ein und sie reagierten unverändert weiter. Das Ergebnis dieser Versuche besagt zweierlei: 1. wird

der Verschluß der Blase gestört, so bleibt erneute Spannung aus und 2. die Spannung der Blase wird nicht durch eine aktive Bewegung irgendeines Blasenteiles hervorgerufen, denn sonst hätten auch bei der geringen Störung des Verschlusses die Blasen von neuem gespannt werden müssen. Über den Verschluß der Blase ist damit jedoch noch nichts Endgültiges ausgesagt. Um weitere Anhaltspunkte zu gewinnen, legte ich Blätter mit Blasen in Farblösungen, z. B. Kongorot und Methylenblau. Das Ergebnis war in jedem Falle das gleiche: intakte, reaktionsfähige Blasen zeigten in ihrem Lumen selbst nach Tagen nicht die geringste Spur von Farbstoff, während nicht mehr funktionsfähige Blasen ihn in das Lumen aufnahmen. Sind weiterhin die Blasen verletzt oder ist der Verschluß durch Einführen eines der erwähnten Haarstücke in die Öffnung gestört, so wird auch dann der Farbstoff in das Innere der Blase aufgenommen. Hier soll einstweilen die einfache Feststellung der Tatsache genügen, weiter unten bei den Ausführungen über gewisse Haargebilde der Blase wird auf die Einzelheiten näher eingegangen werden.

In diesem Zusammenhange muß ich den Ausführungen Mayrs (Beih. Bot. Centralbl. 1915) insofern widersprechen, als er das Vorhandensein von Hydropoten bei *Utricularia leugnet* und die gesamte Nährstoffaufnahme durch die kutikularisierte Membran vor sich gehen läßt. Die Membranen von Blättern und Blasen nehmen zwar keinen Farbstoff auf, jedoch besondere Haargebilde an den beiden Organen, auf die später noch einzugehen sein wird.

4. Die Membran der Blase.

Wenn die Fähigkeit der Blasen zu reagieren auf Turgorschwankungen beruhte, so müßte sie sich mit künstlicher Änderung des Turgors ebenfalls ändern. Um das zu prüfen, wurden Blätter mit intakten, reaktionsfähigen Blasen in Lösungen von Kalisalpeter und Glycerin eingelegt, in Lösungen also, welche allgemein als Plasmolytika Verwendung finden. Nach einiger Zeit zeigte sich, daß in der 5proz. Salpeterlösung in den Zellen des Blattes und der Blasen normale Plasmolyse eingetreten war. Die Blattzipfel hingen schlaff nach unten, die Blasen selbst waren entspannt, reaktionsunfähig und schlaff. In der 5proz.

Glyzerinlösung¹ waren die Blattzipfel noch nicht plasmolysiert, die Blasen dagegen gespannt und reaktionsfähig. Es fiel jedoch auf, daß die Spannung etwas stärker war als gewöhnlich, die Eindellung tiefer, die Schatten also dunkler. Die Wandzellen der Blasen zeigten keine Plasmolyse, die Blattzellen erst bei etwas stärkerer Glyzerinlösung. In höherer Konzentration des Glyzerins trat im wesentlichen keine Änderung im Verhalten der Blasen auf. Wohl steigerte sich die Spannung der Blasen, d. h. die Eindellung wurde immer tiefer (Abb. 2c). Damit hörte

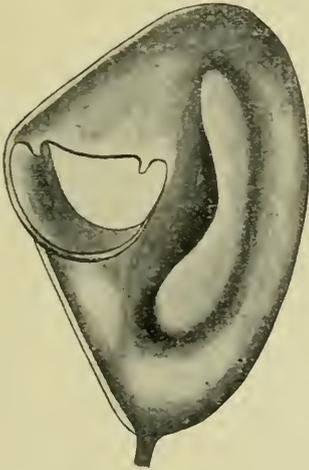


Abb. 7.

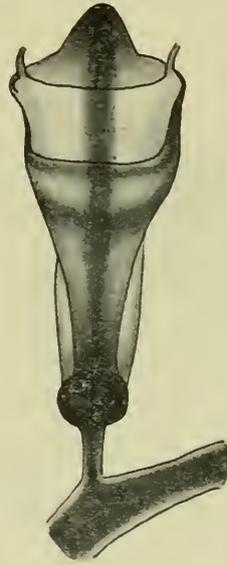


Abb. 8.

aber auch die Reaktionsfähigkeit der Blasen auf, es war sogar nicht möglich, mit Gewalt die Nadel unter die Klappe zu zwingen. Bei geeigneter Konzentration kann man beobachten, daß das Lumen der Blase völlig verschwunden ist, die beiden Seitenwände also in der Mitte mit ihren Innenseiten aufeinanderstoßen. Von vorn betrachtet sieht man dann einen dunklen

¹) Bei den Angaben über die Konzentrationen ist in Betracht zu ziehen, daß sie während des Versuches geringer sind, als die Prozentzahl angibt, denn zum Versuche werden die Blätter aus dem Wassergefäß in die Lösung gebracht, wobei von dem Wasser immer etwas haften bleiben muß.

Streifen sich von dem oberen Rande über die Öffnung hinweg bis zum Stielchen hinziehen, eben die aneinanderliegenden Seitenwände, die nun als dicke Schicht dunkel erscheinen. Die Abb. 7 und 8 erläutern diesen Zustand¹. Zu erwähnen ist hier noch, daß in diesem Zustande das Blasenlumen noch nicht ganz verschwunden ist, sondern nur so weit, wie es der Bau der Blase erlaubt, denn sonst müßten ja die Wände entlang der Kanten brechen. Ein schmaler Flüssigkeitsraum ist also am äußersten Rande



Abb. 9.

noch übriggeblieben. Steigerte man die Konzentration des Glycerins immer mehr, bis zu 30%, so nahm damit auch die Spannung der Blasen zu. Bei noch höherer Konzentration kollabierten die Blasen vollständig, was in Abb. 9 dargestellt ist. Das gleiche Verhalten zeigten die Blasen in Lösungen entsprechender Konzentration von Rohrzucker und wie sich nach weiterer Prüfung herausstellte, in einer ganzen Reihe weiterer indifferenten organischer Stoffe, auf die im einzelnen hier nicht näher eingegangen werden soll und über die außer in einer vorläufigen Mitteilung² nach Abschluß der Untersuchungen an geeignetem Orte berichtet werden wird. Was besagt aber dieses eigenartige Verhalten

der Blasen in den betreffenden Lösungen, hier also vorläufig nur in Glycerin- und Rohrzuckerlösungen? Nichts weniger, als daß diese Stoffe in wässriger Lösung die Wandzellen der intakten reaktionsfähigen Blase nicht zu plasmolysieren vermögen, d. h. aber, sie können nicht durch die Außenwand der Blase hindurchtreten, oder endlich, die lückenlos zusammenschließenden und nach außen gekehrten Membranstücke der

¹) In Abb. 7 und 8 sind Klappe und Haarbildungen der Einfachheit nicht eingezeichnet.

²) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, im Druck. "

Wandzellen der Außenschichte bilden ein geschlossenes Ganzes und sind selektivpermeabel. Glycerin- und Rohrzuckerlösung vermochten nicht von außen nach innen hindurch zu treten, wohl aber mußte Wasser von innen nach außen gelangen. Das eigenartige Verhalten der Blasen in den betreffenden Lösungen erklärt sich demnach folgendermaßen: Die Glycerinlösung als Außenflüssigkeit muß an der Blasenwand haltmachen. Infolge ihrer höheren osmotischen Energie entzieht sie aber den Wandzellen Wasser, welches diese aus dem Blasenlumen ergänzen. Dieser Vorgang geht mit steigender Konzentration des Glycerins bis zur völligen Erschöpfung der Blasenflüssigkeit (Abb. 7). Ist die Konzentration des Glycerins aber hoch genug, so geht der Wasserentzug noch weiter, indem auch der Zellsaft der Wandzellen von dem Glycerin aufgesogen wird. In diesem Zustande sind die Blasen kollabiert. Aus diesem Verhalten ergibt sich für die Art des Funktionierens der Blasen folgendes: die Spannung der Blasen im normalen Zustande ist für die gute Funktion des Mechanismus hinreichend, sie stellt jedoch keinen Maximalwert dar, denn sie läßt sich künstlich noch erhöhen durch den eben geschilderten Prozeß des Wasserentzuges: also Wasserentzug innerhalb gewisser Grenzen erhält die Blasen reaktionsfähig, ihre Spannung wird dadurch erhöht. Schon Merl fand, daß sich die Blasen schwer plasmolysieren lassen und ungleiches Verhalten zeigen. In Kalisalpeter stellte ich die Grenzplasmolyse an halbierten Blasen zwischen $\frac{1}{5}$ und $\frac{1}{2}$ G.-Mol. fest, also zu etwa 10—11 Atm. Aus dem oben dargelegten Verhalten eignen sich ganze Blasen nicht zu osmotischen Untersuchungen, sondern höchstens halbierte oder Wandstücke: die Kontinuität der Außenmembran muß aufgehoben sein. Auch hat Merl mit Rohrzuckerlösungen bis $\frac{1}{2}$ G.-Mol. gearbeitet, ja, er hat gesehen, daß sich die Blasen stärker spannen und reaktionsunfähig werden, doch das Wesentliche dabei nicht erkannt, was oben dargelegt wurde. Bringt man intakte und reaktionsfähige Blasen in Lösungen, welche die Membranen zu durchdringen vermögen, z. B. Äthylalkohol, so tritt, je nach der Konzentration, verschiedenes ein: bei geringen Konzentrationen bleiben die Blasen noch nach Stunden reaktionsfähig, bei mittleren entspannen sie sich zusehend, bei stärkeren entspannen sie sich momentan und

blähen sich sofort stark auf (Abb. 2e). Dieses Aufblähen tritt nach Tagen auch bei niederer Konzentration, nach Stunden bei mittlerer ein und ist ein Anzeichen für die Abtötung der Blasen zellen. Nach diesem Verhalten der Blasen kann man also leicht feststellen, ob ein Stoff die Membran durchdringt oder nicht. Dringt er ein, dann entspannt sich die Blase bei geeigneter Konzentration und bläht sich auf, dringt er nicht ein, dann überspannt sich die Blase, wird reaktionsunfähig und bei genügend hoher Konzentration kollabiert sie vollständig.

Es fragt sich endlich noch, wie das langandauernde Beibehalten der Spannung zu deuten ist, wenn die Blasen lange Zeit keine Flüssigkeitszufuhr von außen durch Reaktion erhalten. In diesem Falle muß offenbar die Wassermenge ins Gewicht fallen, welche trotz des vollkommenen Verschlusses der Öffnung und trotz des erhöhten Membranwiderstandes durch die Außenwand in das Lumen hineingelangt. Zweifellos ist die Außenwand nicht absolut undurchlässig auch für die nichteindringenden Stoffe, denn wie bei der Erörterung der Haarbildungen dargestellt wird, ist die Außenfläche der Blase ebenfalls mit resorbierenden Köpfchenhaaren besetzt. Diese nehmen Farbstoffe leicht auf, werden ferner in Glycerin plasmolysiert. Die durch sie geförderte Substanzmenge ist aber offenbar so gering, daß sie niemals zu irgendeiner Veränderung der benachbarten Zellen führt, es fragt sich überhaupt, ob diese in die umgebenden Zellen wirklich hineingelangt. Die Flüssigkeitsmenge jedenfalls, welche durch diese Gebilde aufgenommen wird, muß infolge ihrer geringen Oberfläche gegenüber der gewaltigen der Haare im Innern völlig verschwinden. In dem eben in Erwägung gezogenen Falle wird die Zugspannung der Lumenflüssigkeit dem Resorptionszug das Gleichgewicht halten müssen, die Resorption wird einfach unterbunden oder besser nur in dem Umfange zugelassen, wie der eben erwähnte Wasserzutritt durch die Außenwand es gestattet.

5. Die Haargebilde der Blase.

Die Haarbildungen der Blase finden erst hier Erörterung, weil die nötigen Voraussetzungen zum Verständnis der Funktion

der Haare im Innern der Blase in den vorausgehenden Kapiteln erst erfüllt sein mußten. Die sogenannten Tentakel oder Antennen, jene beiden langen und verzweigten Gebilde links und rechts über der Öffnung, gelten wohl allgemein schon seit langem nur als Wegweiser zum Eingang der Blase. An ihnen entlang gleiten die Gäste zur Öffnung hin. Die gleiche Funktion haben die den Eingang zu beiden Seiten einfassenden langen Haare. In ihrer Gesamtheit erweitern sie die Öffnung trichterförmig. Für die Funktion des Fangapparates haben sie keine Bedeutung, denn schneidet man sie ab, so leidet darunter die Funktionsfähigkeit der Blasen nicht im geringsten. Die Klappe ist außer den vier Borsten von einer Menge von kürzer oder länger gestielten Köpfchenhaaren besetzt, welche sämtlich der Schleimabsonderung dienen. Das dichte Haarpolster am Unterrande der Öffnung wurde weiter oben schon besprochen. Einen sehr interessanten Haarbesatz weist der Innenraum der Blase auf, nämlich die schon erwähnten und bekannten vierarmigen Haare. Sie nehmen aus sehr verdünnten Farbstofflösungen den Farbstoff begierig auf. Sie eignen sich ebenfalls vortrefflich als Indikatoren für den Versuch über die Prüfung des Blasenverschlusses. Schon von mehreren Autoren ist ihnen die Resorption der Blasenflüssigkeit zugeschrieben worden. Nach dem Verhalten gegenüber Farbstofflösungen, außerdem in Anbetracht ihrer großen Zahl und der gewaltigen, wirksamen Oberfläche, welche sie in ihrer Gesamtheit entfalten, können nur sie allein als resorbierende Organe im Innern der Blase in Betracht kommen. Sie sind also die treibende Feder des hübschen Mechanismus. Den zahlreichen Untersuchern scheint bisher entgangen zu sein, daß in jedem der vier Arme ein Oxalatkristall vorhanden ist, der an jungen Blasen klein, an alten aber beträchtlich größer ist und offenbar direkt oder indirekt zu der Funktion der Haare in Beziehung stehen muß. Eine weitere Gruppe von resorbierenden Haaren überzieht die Außenwand sowohl der Blasen als auch der Blattzipfel. Das sind die kleinen knopfförmigen Haare. Sie nehmen ebenfalls lebhaft Farbstoff auf, jedoch nicht die Zellmembranen. Aus diesem Grunde müssen sie als die eingangs erwähnten Hydro-

poden gelten, welche Mayr (1915) für *Utricularia* nicht feststellen konnte¹.

Für die Wirkungsweise der vier Borsten ist noch eine Beobachtung von besonderem Werte, die man eigentlich an jeder funktionsfähigen Blase machen kann, die aber erst größere Auffälligkeit erlangt, wenn die Spannung der Blase überhöht, die Reaktion also ein wenig erschwert ist. Zupft man nämlich die Borsten in der Richtung von oben nach unten, also von der Öffnung zum Stielchen zu, so erfolgt die Reaktion leichter, als wenn man sie etwa transversal zu dieser Richtung berührt. Diese bevorzugte Richtung in der Berührungsempfindlichkeit findet aber ihre Erklärung sofort, wenn die hier vertretene Auffassung über die Wirkungsweise der Borsten: Dèformation des Klappenunterrandes und leichtes Abheben vom Polster, in Rücksicht gezogen wird.

6. Das Gesamtbild des Fangmechanismus der Blase.

Die Utriculariablase stellt sich nun nach den mitgeteilten Untersuchungen dar als kleiner, linsenförmiger, harter aber elastischer Hohlkörper, dessen flache Seitenwände infolge hoher Turgeszenz das Bestreben haben, sich nach außen vorzuwölben. Dabei werden sie unterstützt von der in der Rückenlinie lokalisierten Federung. In der funktionsfähigen Blase wird diesem Ausdehnungsbestreben jedoch nur beschränkt Raum gegeben, denn unmittelbar unter der Öffnung liegt ein schmales, mond-förmig gebogenes Polster, welches mit seinen spitzen Enden ein kurzes Stück auf die Flanken übergreift. Dieses Polster wirkt einer weiteren Vorwölbung der Flanken entgegen, ebenso aber auch einer besonderen Eindellung nach innen. Die Öffnung ist mit der gewölbten, stark elastischen Klappe verschlossen, welche einen fast geradlinigen Unterrand besitzt, während die übrige Begrenzung etwa einen Halbkreis darstellt. Längs dieser

¹) Riede (Flora, 1921, 114) läßt zwar nur in geringen Ausnahmefällen die Hydropoten als aufnehmende Organe gelten, rechnet sie vielmehr ihrer eigentlichen Funktion nach zum Sekretionssystem. Einen vollkommen einwandfreien Beweis vermag er allerdings nicht zu erbringen. Wurzellose Wasserpflanzen, besonders *Utricularia* unter abnormen Versuchsbedingungen, wenn nämlich die Bildung von Blasen verhindert wird, scheinen sich seiner Deutung nicht fügen zu wollen. Einige geplante Versuche dürften darüber Klarheit bringen.

halbkreisförmigen Kontur ist die Klappe oben und seitlich in die Öffnung eingewachsen. Der untere Rand, infolge der Kallotengestalt der Klappe auch gebogen, liegt dem Polster unterhalb der Öffnung in seiner ganzen Ausdehnung auf. Auf dem Polster stehen parallel der freien Randlinie der Klappe angeordnet Drüsenhaare. Die zweizelligen Köpfchen sind jedoch breiter als lang, so daß sich der Rand der Klappe an sie anlegen kann. Die vierarmigen Haare im Innern der Blase haben das Vermögen, stark zu resorbieren. Im reaktionsunfähigen Zustande liegen die Flanken der Blase mehr oder weniger flach. Die sehr zahlreichen Haare im Innern resorbieren infolge ihrer großen Oberfläche sehr energisch. Der Verschuß der Blase durch die Klappe ist aber vollkommen dicht, unterstützt durch reichliche Schleimabsonderung. Ferner ist die Klappe nach außen vorgewölbt und durch die Art des Anwachsens unfähig, sich nach innen einzustülpen. Geht nun die Resorption der Lumenflüssigkeit unentwegt weiter, so muß sich das durch die Blasenwände begrenzte Lumen verkleinern, falls kein Wasser von außen nachströmt. Das ist jedoch nicht möglich, einmal, weil die Innenflüssigkeit von zwei Schichten turgeszenter Zellen und nicht nur von einer Membran begrenzt ist, und diese Wasser nicht ohne weiteres abgeben, ferner aber ist keine offene Verbindung mit dem Außenwasser durch die Öffnung vorhanden. Die durch die Konstruktion der Blase freigelassene einzige Möglichkeit ist die, daß sich die dünnen, aus zwei Zellschichten bestehenden Seitenwände der Blase nach einwärts wölben, jedoch nicht aktiv, sondern durch den Kohäsionszug der geringer werdenden Wassermenge im Innern, vermehrt um den Gegen- druck der Außenflüssigkeit. Diese Verkleinerung des Lumens hat aber ganz bestimmte untere Grenzen, nämlich 1. folgen die Flanken nur so weit, wie sie infolge ihrer Turgeszenz nachgeben können, 2. wie die Gegenwirkung der Rückenfederung und das Polster unter der Öffnung ein Nachgeben gestatten. Andererseits darf die Zugspannung im Innern den in Atmosphären umgerechneten osmotischen Druck der Wandzellen nicht überschreiten, denn sonst würde natürlich ein dauernder Nachschub von Wasser ins Innere des Lumens stattfinden. Ein Nachströmen von Wasser durch die Wandzellen hindurch kann einmal wegen

der infolge des Filtrationswiderstandes nur sehr geringen Menge, ferner wegen der durch die Selektivpermeabilität der Außenmembran herabgeminderten Durchlässigkeit und endlich gegenüber der großen Oberfläche der resorbierenden Haare im Innern vernachlässigt werden und fällt, wie die Versuche zeigen, praktisch gar nicht ins Gewicht. Durch das Einziehen der beiden Flanken ändert sich die mechanische Konstellation der Blase. Die Enden des Polsters werden einander innerhalb geringer Grenzen genähert und damit erhält die Klappe erhöhte Spannung und wird mit dem Unterrande gegen das Polster gedrückt¹. Somit wird sie in eine Zwangslage gebracht, in welcher sie das Bestreben hat, sich einwärts zurückzuziehen, daran aber durch den stetigen Druck der beiden Flanken gehindert und in dieser Lage festgehalten wird. Je größer also die Spannung der Blase wird, um so fester ist der Verschuß der Öffnung, um so stärker ist auch die Feder (Klappe) gespannt und um so geringer wird endlich die Höhe der Abdichtung der Klappe gegen das Polster. Oben wurde des sogenannten Pflasterepithels auf dem Polster Erwähnung getan und gezeigt, daß die Riefen, welche durch die Reihen von Haaren gebildet werden, von innen nach außen zu immer feiner werden. Indem nun die Klappe gegen das Polster gedrückt wird, wird wahrscheinlich noch mit Schleimabsonderung die Abdichtung der Klappe gegen das Polster größer. Mit zunehmender Spannung muß sich der Unterrand der Klappe dem Außenrande des Polsters um einen geringen Betrag nähern, wobei er aber auf immer feinere Haarleisten gerät. Die vier Borsten auf der Klappe sind so inseriert, daß durch einen Zug auf sie nach unten (dem Stieichen zugewandt!) der Unterrand der Klappe infolge Hebelwirkung von dem Polster leicht abgehoben wird, was aber um so leichter geschieht, je größer die Spannung der Blase ist, denn je weiter diese dem Außenrande des Polsters genähert ist, um so geringer ist auch die Höhe der abdichtenden Leiste, um so geringer braucht also auch nur die Deformation des Unterrandes der Klappe zu sein, um den vollkommen dichten Verschuß zu

¹) Cohn meinte, die Flüssigkeit im Innern der Blase drücke, gleichsam *à tergo*, die Klappe gegen das Polster, bedenkt jedoch nicht, daß auf diese Weise der Mechanismus nicht funktionieren kann.

stören. Durch diesen Anlaß wird die potentielle Energie ausgelöst, welche durch die Konstellation der Blasenteile und ihr Zusammenwirken gewonnen wurde. Der Unterdruck im Blasenlumen gleicht sich augenblicklich aus, die Flanken schnellen in ihre Ruhelage zurück, ebenso das Polster unter der Öffnung und die Klappe. Bei dem Zurückschnellen der Flanken und des Polsters wird aber auf die kalottenförmig nach außen gewölbte Klappe ein von der Mitte nach beiden Seiten gerichteter Zug ausgeübt, weil sie ja seitlich an den Flanken angewachsen ist. Dadurch wird ihr Unterrand gestreckt, vom Polster ein wenig entfernt und die schmale Öffnung entsteht, durch welche der Wasserstrom energisch eingesaugt wird. Im selben Augenblick jedoch nehmen Flanken, Polster und Klappe ihre Ruhelage wieder ein, wodurch die Klappe an das Polster angedrückt wird und der Verschuß der Blase wieder hergestellt ist. Diese weitläufig geschilderten Teilprozesse vollziehen sich natürlich gleichzeitig und augenblicklich. Darauf beginnt die Spannung der Blase von neuem. Nach 15—20 Minuten kann die nächste Reaktion erfolgen.

Ergebnisse.

1. Die Fähigkeit zur Regeneration der Spannung der Blase liegt in dieser selbst und steht in keiner Beziehung zu den sie tragenden Organen des Pflanzenkörpers, den Blättern, denn losgetrennte Blasen reagieren und spannen sich genau so wie an den Blättern verbliebene.
2. Aufhebung des Turgors der Wandzellen durch Plasmolytika, z. B. 5% KNO_3 , läßt die Spannung der Blasen zurückgehen und unterbindet somit ihre Funktionsfähigkeit.
3. Der Verschuß der Blase durch die Klappe ist vollkommen.
4. Die Fähigkeit der Regeneration der Spannung ist abhängig von dem vollkommenen Verschuß der Blasenöffnung. Wird dieser gestört, so ist damit die Blase außer Funktion gesetzt. Ist die Störung reversibel, so kehrt mit ihrer Beseitigung die Fähigkeit zu erneuter Spannung der Blase zurück.
5. Die flachen Seitenwände der Blase haben infolge ihrer Konstruktion und Turgeszzenz das Bestreben, sich nach außen vorzuwölben. Der Bau der Blase und besonders

- das halbmondförmige Gewebepolster am Unterrande der Öffnung hält sie in einer mittleren Lage fest. Werden diese Hemmungen beseitigt, so wölben sie sich nach außen vor.
6. Die vier Borsten auf der Klappe haben mit dem Mechanismus der Blase direkt nichts zu tun. Sie übertragen hebelartig einen Berührungsdruck auf die Klappe und heben sie dadurch von der geriefen Unterlage (Haare mit quergestellten Köpfchen) ab.
 7. Berührung der Borsten in der Richtung von oben nach unten — also in der Richtung der Mediane von der Öffnung zum Stielchen zu — führt leichter zum Auslösen der Reaktion, als die transversal zu dieser Richtung.
 8. Die Funktion der Blase ist gebunden:
 - a) an vollkommenen Verschuß der Öffnung,
 - b) an den wirksamen Bau der Blasenwand.
 9. Die äußere Membran der Blase als Gesamtheit derjenigen Wandteile aller Zellen, welche an das Außenmedium grenzen, ist selektivpermeabel. Sie läßt einwertige Alkohole in wäßriger Lösung und ähnliche Substanzen durchtreten, mehrwertige Alkohole, Kohlehydrate und ähnliche Substanzen in ebenfalls wäßriger Lösung dagegen nicht.
 10. Im Falle der permeierenden Substanzen wird die Spannung der Blase sehr bald, z. T. fast momentan aufgehoben, die Blase bläht sich dann stark auf; durch die nichtpermeierenden dagegen wird infolge von Wasserentzug die Spannung der Blase erhöht bis zur Funktionsunfähigkeit, bis zum Verschwinden des Lumens, endlich bis zum völligen Kollabieren der Blase und der Wandzellen.
 11. Die Funktion der Blase beruht nicht auf Turgorschwankungen; Aufhebung des Turgors macht allerdings ein Funktionieren unmöglich.
 12. Die vierarmigen Haare an der Innenwand der Blase dienen der Resorption der Blasenflüssigkeit und stellen somit die treibende Feder des Fangmechanismus dar.
 13. Der Vorgang des Tierfanges der Utriculariablase ist kein Reizvorgang, sondern ein rein mechanischer, ermöglicht durch die mechanischen Einrichtungen der Blase, bedingt durch das energische Resorbieren der Blasenflüssigkeit

durch die vierarmigen Haare im Innern, wodurch eine Zugspannung im Blasenlumen entsteht. Diese wird bei der Reaktion momentan ausgeglichen.

Jena, August 1922.

Literatur.

- Brocher, Frank, Le problème de l'Utriculaire. (Ann. de Biol. lacustre. 1911. 5.)
- Büsgen, M., Über die Art und Bedeutung des Thierfangs bei *Utricularia vulgaris* L. (Ber. D. Bot. Ges. 1888. 6.)
- Cohn, Ferd., Über die Funktion der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia*. (Beitr. Biol. Pflanzen. 1875. 1.)
- Czaja, A. Th., Über ein allseitig geschlossenes, selektivpermeables System. Vorl. Mitt. (Ber. D. Bot. Ges. Im Druck.)
- Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Deutsch von Carus. (Stuttgart 1876.)
- Gislén, Torsten, Beiträge zur Anatomie der Gattung *Utricularia*. (Arkiv för Botanik 1918/19. 15, Nr. 9.)
- Goebel, K., Der Aufbau der *Utricularia*. (Flora 1889. 72.)
- , Pflanzenbiologische Schilderungen 1—2. (Marburg 1889—1893.)
- , Morphologische und biologische Studien: V. *Utricularia*. (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1891. 9.)
- , Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
- , Desgl. XV. Regeneration bei *Utricularia*. (Flora. 1904. 93.)
- Goepfert, Die Schläuche von *Utricularia*. (Bot. Ztg. 1847.)
- Hovelacque, M., Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. (Paris 1888.)
- Kamiński, F., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. (Bot. Ztg. 1877.)
- Luetzelburg, Ph. von, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. (Flora 1910. 100.)
- Meierhofer, H., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Utriculariablase. (Flora 1902. 90.)
- Meister, Fr., Beiträge zur Kenntnis der europäischen Arten von *Utricularia*. (Mem. de l'Herb. Boissier. 1900. Nr. 2.)
- Merl, E. M., Biologische Studien über die Utriculariablase. (Flora 1921. 115.)
- Merz, M., Beiträge zur Anatomie und Samenentwicklung der Utricularien und *Pinguicula*. Diss. (Bern 1897.)
- Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. (Monatshefte Berliner Akad. 1869.)
- Schenk, H., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. (Jahrb. wiss. Bot. 1887. 18.)
- Schimper, A. F. W., Notizen über insektenfressende Pflanzen. (Bot. Ztg. 1882. 40.)
- Ule, E., Über Standortanpassungen einiger Utricularien in Brasilien. (Ber. D. Bot. Ges. 1898. 16.)
- Warming, E., Bidrag til Kundskaben om Lentibulariaceae. (Vidensk. Medd. fra naturhist. Forening. Kjøbenhavn. 1874.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Czaja Alphons Theodor

Artikel/Article: [Die Fangvorrichtung der Utriculariablase. 705-729](#)