Flora Colonia 9/10 (2001-2006), 143-157

Die verborgenen Geheimnisse der Venusfliegenfalle

Manfred Weidner
unter Mitarbeit von Gabriele Patten und Arne Molis
(Botanisches Institut der Universität zu Köln)

Dionaea muscipula Ellis, die Venusfliegenfalle, kennt man und weiss: Es handelt sich um eine fleischfressende Pflanze, eine Carnivore also, die nach dem Prinzip der Klappfalle mit ihren Blättern kleine Insekten fängt und sie 'verdaut', um auf diese Weise ihre Nährstoffbilanz aufzubessern. Beschäftigt man sich indes eingehender mit der Venusfliegenfalle, stößt man auf etliche Fragen, die sich einer trivialen Erklärung entziehen. Jeder der nachfolgend in Frageform gekleideten Teilaspekte der Biologie der Venusfliegenfalle beinhaltet ein 'verborgenes Geheimnis', das in diesem Artikel gelüftet werden soll, soweit dies der gegenwärtige Stand der Forschung erlaubt. Wir wollen fragen: Wie nehmen die Klappfallen eine potentielle Beute wahr und lösen daraufhin die Schließbewegung aus? Wie bringen es die Fallenblätter zustande, sich in weit weniger als einer Sekunde zu schließen und so die Beute zuverlässig zwischen den mit langen Randzähnen bewehrten Fallenhälften zu fixieren? Wie lange dauert es, bis ein Fallenblatt erneut einsatzbereit ist, falls ein Fangversuch fehlgeschlagen bzw. nachdem der Verdauungsvorgang abgeschlossen ist – oder hat sich ein Fangorgan nach einmaligem Einsatz bereits erschöpft? Wie verläuft die extrazelluläre Verdauung der Beute und der nachfolgende Konsum der pflanzenverwertbaren tierischen Abbauprodukte? Welche Nährstoffe führt sich die Pflanze auf diese Weise zu und warum ist sie darauf angewiesen – und ist sie dies überhaupt? Vor allem aber, wie erklärt sich das in der Natur einzigartige Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle?

Im Zusammenhang mit der Venusfliegenfalle kennzeichnet der Begriff 'Zeitgedächtnis' treffend den Trick, mittels dessen die Venusfliegenfalle wirkungsvoll zwischen nichttierischen und deshalb für sie wertlosen Objekten, kleinen herabfallenden Steinchen etwa die keine Schließbewegung lohnen, und lebender, d.h. ernährungsphysiologisch wertvoller Beute unterscheiden kann. Der angewandte Kunstgriff beruht auf einem verhaltens-ökologischen Sachverhalt. Während auftreffende tote Objekte bestenfalls eine der Fühlbosten berühren, von denen auf der Oberseite jeder Fallenhälfte im allgemeinen nur drei vorhanden sind, reizen kleine, mobile Käfer (oder andere Insekten) nach dem ersten Berührungsvorgang mit hoher Wahrscheinlichkeit erneut die gleiche oder eine andere Fühlborste und erst dieser zweite Reizvorgang ist es, der den Fallenschluss auslöst – vorausgesetzt, zwischen beiden Berühungsreizen ist nur eine begrenzte Zeitspanne verstrichen. Das bedeutet: die Information darüber, dass eine Erstreizung stattgefunden hat, wird für 20-60 Sekunden – das ist in etwa der Rahmen dieses Zeitgedächtnisses – gespeichert. Sobald dieses Zeitlimit überschritten ist, wird der nächste Reiz erneut als Erstreiz registriert; folglich bleibt die Klappfalle geöffnet,

und dies so lange, bis zwei Reize in genügend dichter Abfolge registriert werden. Diese geringe Fluchtchance für besonders Bewegungsfaule wird offensichtlich in Kauf genommen, minimiert doch unser pflanzlicher Räuber durch diese genialen Diskriminierungs-Mechanismus 'lebendig oder tot' irrtümliche Fallenschlüsse, was sich sehr positiv auf die Energie- und Stoffbilanz des entsprechenden Fallenblattes und damit der gesamten Pflanze auswirkt. Da – im Gegensatz zum Fallenschluss – jeder Öffnungsvorgang, der auf eine vergebliche Fangbewegung folgt, ein beträchtliches Maß an Stoffwechselenergie erfordert, die anderenfalls beispielsweise zur Ausbildung neuer Fallenblätter oder auch zur Blütenbildung zur Verfügung stünde.

Will man dem Zeitgedächtnis von *Dionaea muscipula* wissenschaftlich auf den Grund gehen, sieht man sich mit zwei Problemen konfrontiert. Erstens, welche Einflüsse äusserer, d.h. ökologischer, und organismuseigener, d.h. entwicklungsbiologischer Faktoren auf das Zeitgedächtnis existieren? Das ist die Frage nach der physiologischen Bandbreite des Phänomens. Zweitens, welcher biochemisch/ biophysikalische Mechanismus liegt dem Zeitgedächtnis zu Grunde? Das ist die Frage nach den molekularen Abläufen, auf die sich das Zeitgedächtnis zurückführen lässt. Selbstverständlich befruchten sich beide Forschungsansätze wechselseitig und lassen Rückschlüsse auf den jeweils anderen Teilaspekt zu.

Am Botanischen Institut der Universität zu Köln hat meine Arbeitsgruppe umfangreiche Untersuchungen zum Zeitgedächtnis durchgeführt (Patten 2001, Molis 2001, Weidner et al. 2006). Auch die – oben bereits angeschnittene – Frage nach der Reizübertragung von den Fühlborsten zu den bewegungsaktiven Zellen bzw. Geweben der Blattspreite der Fallenblätter wurde in begrenztem Maße in diese Untersuchungen mit einbezogen. Dementsprechend wird im Folgenden schwerpunktmäßig über diese beiden 'verborgenen Geheimnisse' der Venusfliegenfalle berichtet, ohne jedoch die übrigen völlig auszuklammern, schließlich darf der Leser eine möglichst abgerundete Darstellung erwarten. Nun aber zunächst die wichtigsten Fakten zum 'memory effect', wie das Zeitgedächtnis in der angelsächsischen Literatur bezeichnet wird!

Ein Schlüsselbefund unserer Untersuchungen ist die inverse Temperaturcharakteristik des Zeitgedächtnisses, eine Formulierung, die zum Ausdruck bringen soll, dass die 'Gedächtnisleistung' der Venusfliegenfalle mit steigender Temperatur nicht zu- sondern vielmehr abnimmt (Abb. 1): Reizt man Fallenblätter im Abstand von 60 Sekunden (s) zweimal, so schließen sich bei 15 °C ca. 90 % aller Klappfallen, während es bei 35 °C gerade noch 10 % sind; beide Temperaturen liegen wohlgemerkt im normalen ökologischen Temperaturbereich von *Dionaea muscipula*. Dieses Ergebnis ist aber nur scheinbar ein Widerspruch zum biologischen Erfahrungswissen, wonach biologische Prozesse bei Temperaturerhöhung beschleunigt, mit sinkender Temperatur hingegen verlangsamt ablaufen. Offenbar ist es so, dass der Prozess, der die Dauer des Zeitgedächtnisses begrenzt, dies umso rascher bewerkstelligt, desto wärmer es ist. In Übereinstimmung mit dem temperaturphysiologischen Paradigma wird dieser Vorgang also beschleunigt. Die Frage, welcher Mechanismus – heutigem Kenntnisstand zufolge – diesem Prozess zugrunde liegt, macht bereits neugierig auf den molekularen Ansatz zur Erklärung des Zeitgedächtnisses; diese Frage soll jedoch zurückgestellt werden, da zunächst noch weitere Informationen zur Phänologie des 'memory effect' beleuchtet werden sollen.

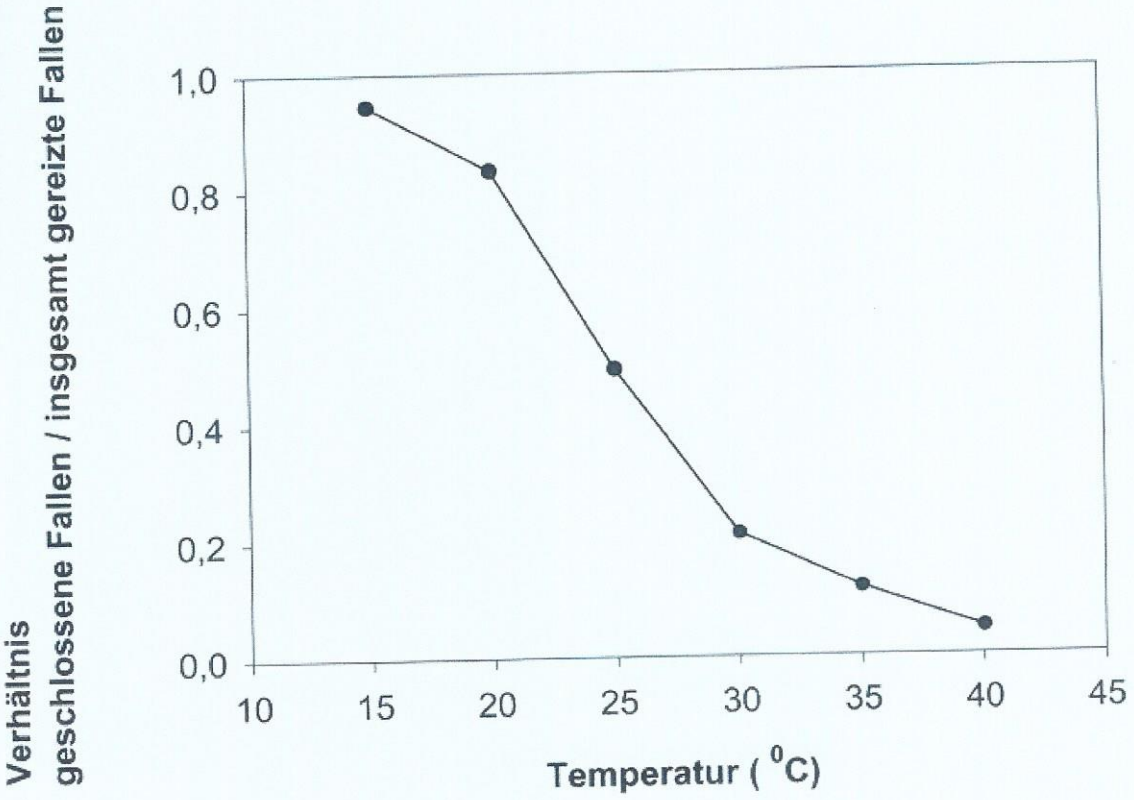


Abb. 1: Temperaturkurve des Zeitgedächtnisses. Bei einem vorgegebenen Zeitintervall zwischen Erst- und Zweitreiz von 60 s reagieren bei 15 °C mehr als 90 % der Blätter mit Fallenschluss, bei 35 °C sind es gerade noch 10 %; d.h. es liegt eine inverse Temperaturabhängigkeit vor. Der sigmoide (s-förmige) Kurvenverlauf ist für eine tiefergehende Interpretation bedeutsam.

Die folgenden Befunde zum Zeitgedächtnis basieren mit hoher Wahrscheinlichkeit alle auf einer gemeinsamen Grundlage:

- Hält man die Venusfalle vor Beginn der Versuche unter Kurztagsbedingungen (8 Std. Licht/16 Std. Dunkel), so verkürzt sich das Zeitgedächtnis um ca. 15 s gegenüber einer Dauerlicht-Vorbehandlung.
- Anfang Mai ist unabhängig vom individuellen Fallenalter das Zeitgedächtnis länger als Ende Juni; es lässt sich also ein jahreszeitlicher Einfluss feststellen.
- Die ältesten Fallen (≥ 6 Wochen alt) besitzen das längste Zeitgedächtnis; je jünger die Blätter sind, desto kürzer fällt ihr Zeitgedächtnis aus (Abb. 2).
- Vormittags ist das Zeitgedächtnis weitaus stärker vom Reizintervall abhängig, als dies in der Mittagszeit und am Nachmittag der Fall ist.
- Bei Klappfallen, die sich erst vor ca. einer Woche entfaltet haben, schließen sich bei einem vorgegebenen Zeitintervall von 45 s nur 10 % der Testblätter, bei den 'Senioren' reagieren hingegen 65 % bei diesem Abstand zwischen Erst- und Zweitreiz. Nicht immer zeigt sich also die Jugend dem Alter überlegen!

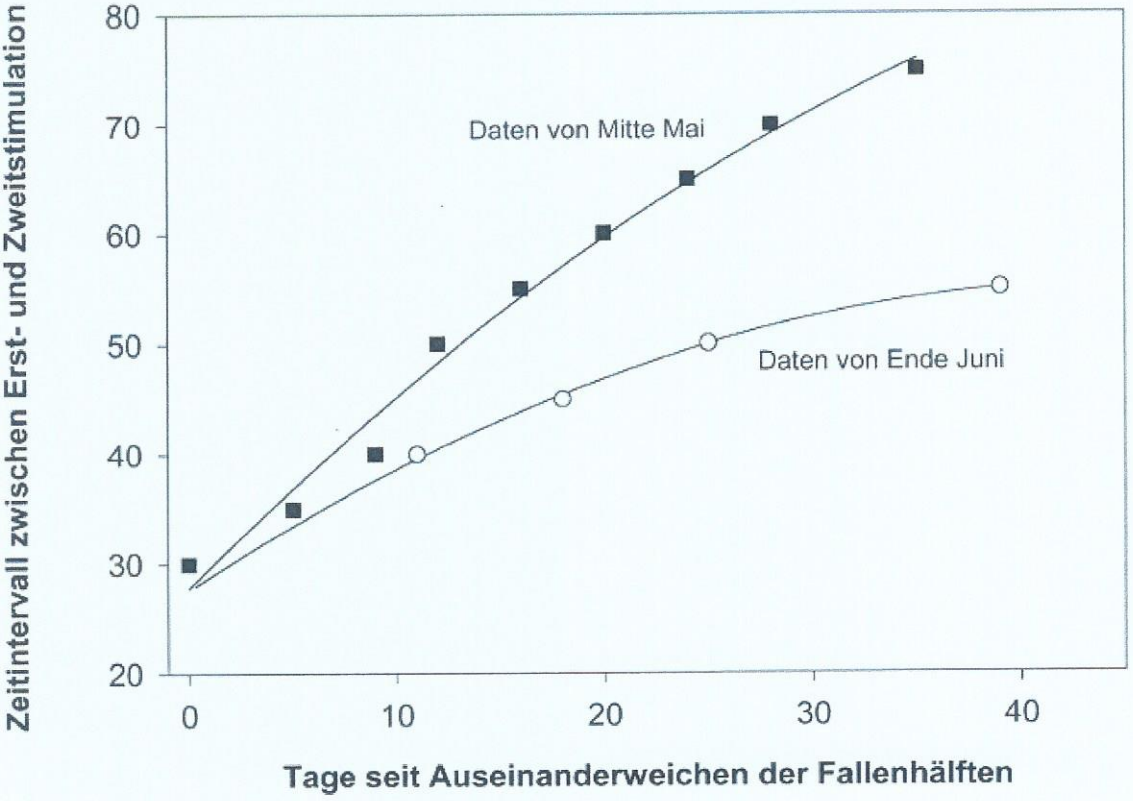


Abb. 2: Das Alter der untersuchten Klappfallen spielt ebenso eine Rolle für das Zeitgedächtnis, wie die Jahreszeit, d.h. das jeweilige entwicklungsbiologische Stadium der Pflanze.

Was verbindet nun diese fünf, auf den ersten Blick doch recht verschiedenen Befunde? Es ist die Annahme, dass das Zeitgedächtnis aus dem Grund nicht starr angelegt sondern variabel ist, weil es sowohl durch Außenfaktoren als auch durch die jeweilige physiologische Konstitution der einzelnen Klappfallen – durch endogene Faktoren also – beeinflussbar ist, wobei sicherlich die ökologischen Einflüsse ebenfalls über eine Beeinflussung des Stoff- und Energiewechsels, z.B. über die erzielte Photosyntheseleistung, wirken; auch hormonell regulierte Vorgänge, etwa das Altern, werden über Außeneinflüsse, z.B. die Umgebungstemperatur, moduliert.
Exemplarisch soll dies verdeutlicht werden. Die Klappfallenbewegung weist insgesamt mehrere energiebedürftige Teilprozesse auf, darunter auch das Zeitgedächtnis. Vermutlich verfügen ältere, voll ausgewachsene Fallen, aber auch solche, denen ein vergleichsweise höherer Lichtgenuss (Dauerlicht) zugestanden wird, über größere Energiereserven die für den Bewegungsablauf mobilisiert werden können, als junge Blätter, die außerdem – oder sogar vorrangig – ihr Wachstum gewährleisten müssen, oder auch als Blätter mit aus Lichtmangel eingeschränkter Photosyntheseleistung und damit verminderten Reserven an energiereichen Stoffwechselprodukten. Fasst man alle Messergebnisse aus den oben aufgelisteten Experimenten zusammen, erhält man quasi einen 'Gesamt-Durchschnittswert' für das Zeitgedächtnis; er liegt bei den von uns untersuchten Pflanzen bei 52 s (Abb. 3).

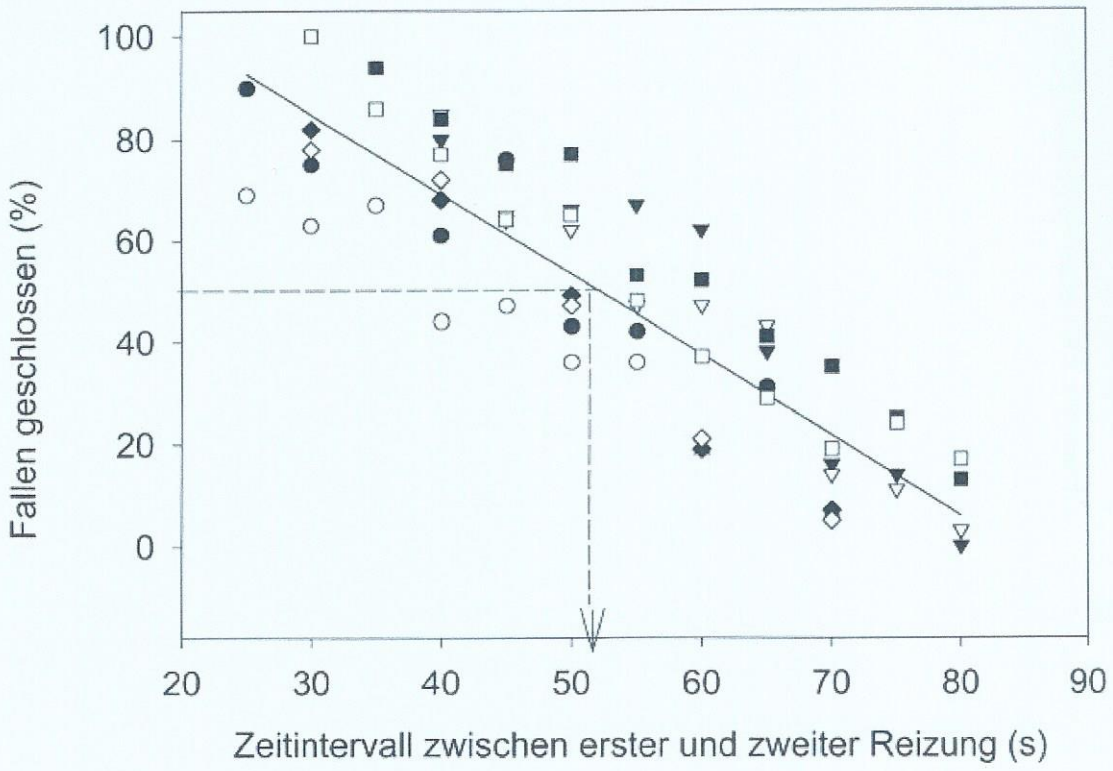


Abb. 3: Unter dem Zeitgedächtnis verstehen wir im Rahmen unserer Untersuchungen per Definition das Zeitintervall, bei dem 50 % der getesteten Klappfallen sich schließen (siehe gestrichelte Linien). Auf diese Weise wurde ein 'Generalwert' für das Zeitgedächnis ermittelt, er beträgt 52 s. Zu diesem Zweck wurden die Daten zahlreicher Experimente, von denen im Text einige genannt werden, zusammengefasst. Dieser Wert gilt nur für die von uns untersuchte Population von *Dionaea muscipula.*

Als ein indirektes Indiz für diesen allgemein-energetischen Gesichtspunkt lässt sich auch der Befund werten, dass ausnahmsweise, mit einem Anteil von einigen Prozent, ein Fallenschluss bereits nach erstmaliger Reizung eintritt (Abb. 4), und zwar geschieht dies bei erhöhter Temperatur etwa dreimal häufiger, als unter kühlen Bedingungen. Der Gedanke liegt nahe, dass bei diesen, quasi 'hyperpotenten' Klappfallen bereits nach einer einmaligen Reizung ein Zustand erreicht wird, der normalerweise – durchaus erwünscht (s.o.) – einer zweifachen Reizung vorbehalten ist, nämlich die erfolgreiche Aktivierung des motorischen Apparates, der den Fallenschluss herbeiführt. Die hierbei beobachtete positive Temperatur-Abhängigkeit stützt diese Interpretation; schließlich steigert eine Temperatur-erhöhung – wie wir wissen – die allgemeine Stoffwechselaktivität – warum nicht damit auch die Tendenz zum Fallenschluss nach Einfachreizung?

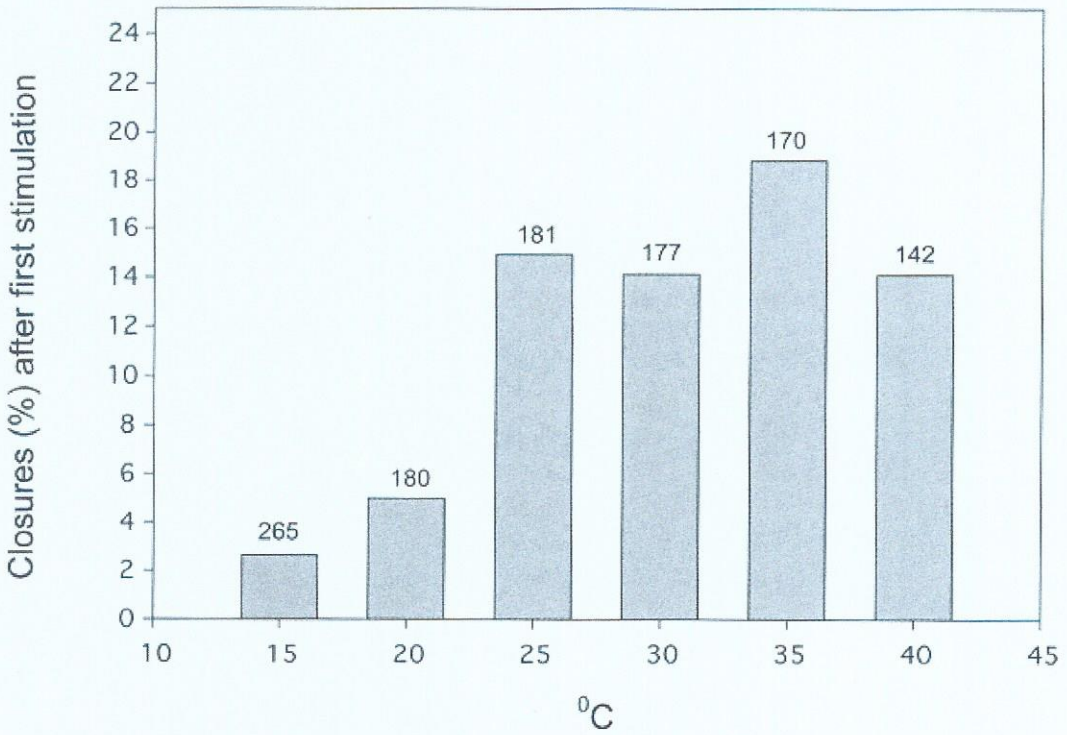


Abb. 4: Auch ein einziger Reiz kann bereits den Fallenschluss auslösen, besonders bei höheren Temperaturen; mögliche Ursachen werden im Text genannt. Die Zahlen benennen die Anzahl der Fallen im Experiment.

Eingangs wurde bereits erwähnt, dass jede Fallenhälfte drei Fühlhaare aufweist; nur in seltenen Fällen sind es 4 oder auch 5. Für die Fangstrategie der Venusfliegenfalle sollte es dabei eigentlich bedeutungslos sein, ob Erst- und Zweitreiz über die gleiche Fühlborste perzipiert (wahrgenommen) werden, oder ob am Fallenschluss nacheinander zwei verschiedene berührungsempfindliche Haare stimuliert werden, die zudem entweder auf ein- und derselben oder auf gegenüberliegenden Fallenhälften positioniert sind. Dem ist jedoch nicht so (Abb. 5). Während bei einem Zeitintervall von 20 s zwischen beiden Reizungen keinerlei Unterschied auftritt zwischen der zweifachen Stimulierung derselben Fühlborste oder, alternativ, der Reizung zweier benachbarter 'trigger hairs' (angelsächsischer Ausdruck) entweder auf derselben oder auf der anderen Seite der Mittelrippe, ergab sich bei Verlängerung der Zeitintervalls auf 25 s bzw. 30 s ein differenziertes Bild. Bei 25 s reagierten im ersten Fall (gleiche Fühlborste zweimal gereizt) wiederum alle drei Varianten zu 100 %, bei der zweiten Alternative ergab sich hingegen eine Abstufung 100 % / 60 % / 20 %. Beim längsten Zeitintervall trat bei Reizung gegenüberliegender 'trigger hairs' überhaupt keine Reaktion mehr auf, benachbarte Fühlborsten brachten es gerade noch auf 30 % Fallenschluss. Welche Schlüsse lassen sich aus diesem bemerkenswerten Ergebnis ziehen? Zweifellos setzt der primäre

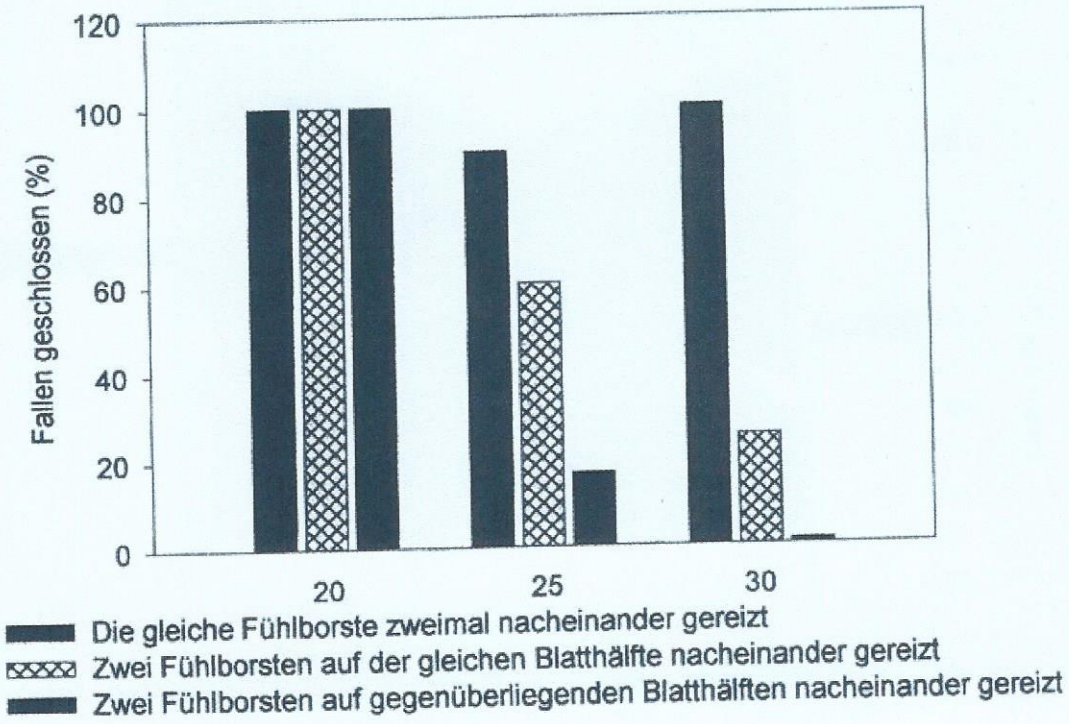


Abb. 5: Die Dauer des Zeitgedächtnisses hängt stark davon ab, welche Fühlborste beim zweiten Reiz aktiviert wird.

Reizvorgang einer beliebigen Fühlborste das Zeitgedächtnis in Gang, die Zeitschaltuhr tickt. Sie tickt offensichtlich umso länger, je geringer beim Zweitreiz der Abstand zu der beim ersten Mal stimulierten Fühlborste ist (bei Doppelreizung derselben Fühlborste ist ja der Abstand null). Das kann aber nur bedeuten, dass zwar alle übrigen Fühlborsten der Klappfalle von diesem Ereignis per Fernübertragung in Kenntnis gesetzt werden, dies aber mit distanzabhängiger Abschwächung geschieht. Um welche Art der Signalübermittlung handelt es sich hierbei? Zunächst kann man feststellen, dass es sich bei der Informationsweiterleitung an die übrigen Fühlborsten 'Erstreiz ist erfolgt' und bei der Signalweiterleitung zu denjenigen Zellen, die dann die Klappbewegung auslösen um den gleichen Übertragungsvorgang handelt. Weithin bekannt dürfte sein, dass es sich dabei um Aktionspotentiale handelt, die bei der Sinnpflanze (*Mimosa pudica*) eingehend beschrieben wurden und die durchaus analog zu Nerven-Aktionspotentialen sind (Abb. 6). Dies zeigt, dass auch pflanzliche Zellen die Fähigkeit besitzen, ihr Membranpotential schnell und reversibel zu verändern: Ausgehend von einem Ruhepotential folgen hierbei rasch hintereinander eine schnelle Depolarisierung (K^+-Ausstrom) am Plasmalemma[1] – der extrazelluläre Raum ist jetzt 50-100 mV weniger stark negativ, als im Zustand des Ruhepotentials – dann folgt im Sekundenabstand eine ebenso rasche Repolarisation (Cl^--Ausstrom). Diese sukzedanen Ladungsverschiebungen generieren einen sogenannten Aktionspotential-'Spike' (=AP) mit einer zeitlichen

[1] äußere Plasmagrenzmembran des Protoplasten

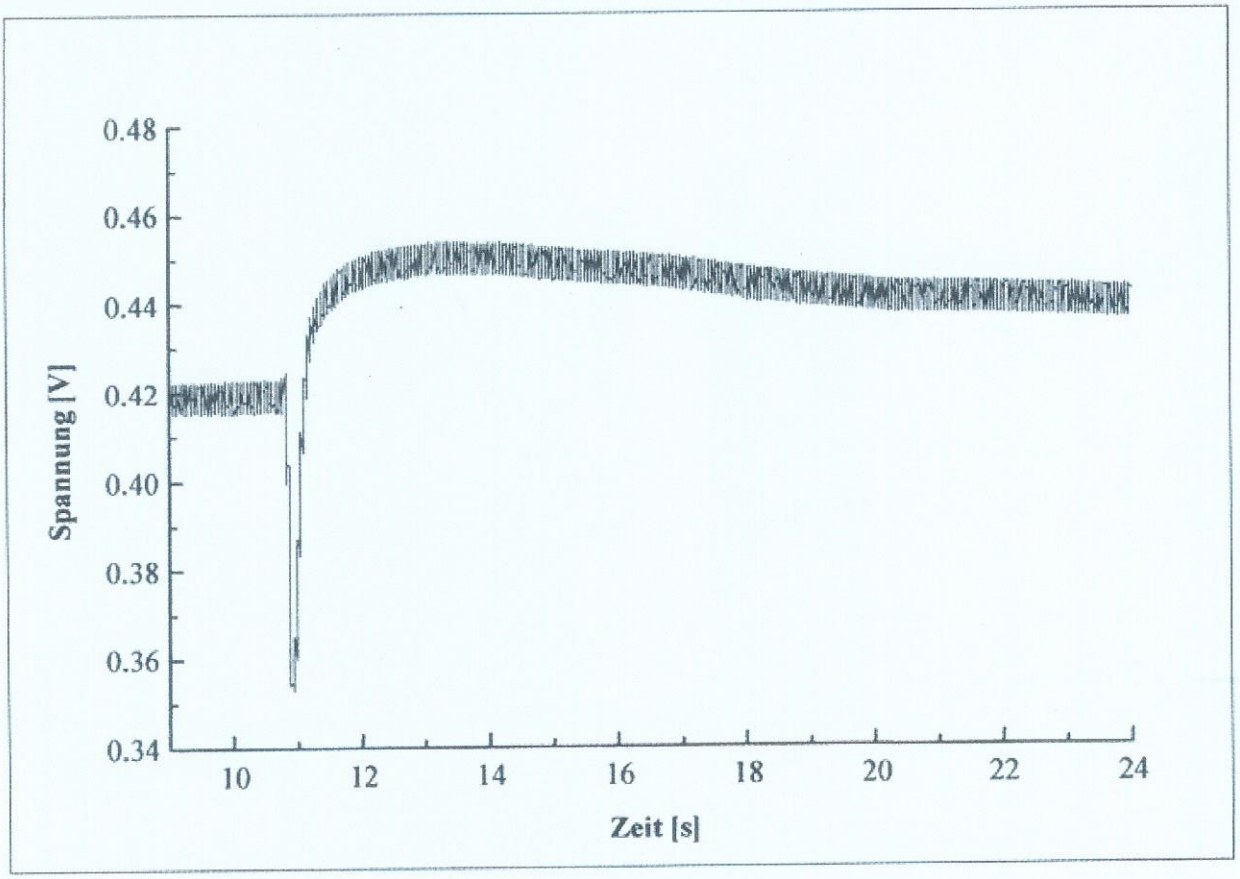
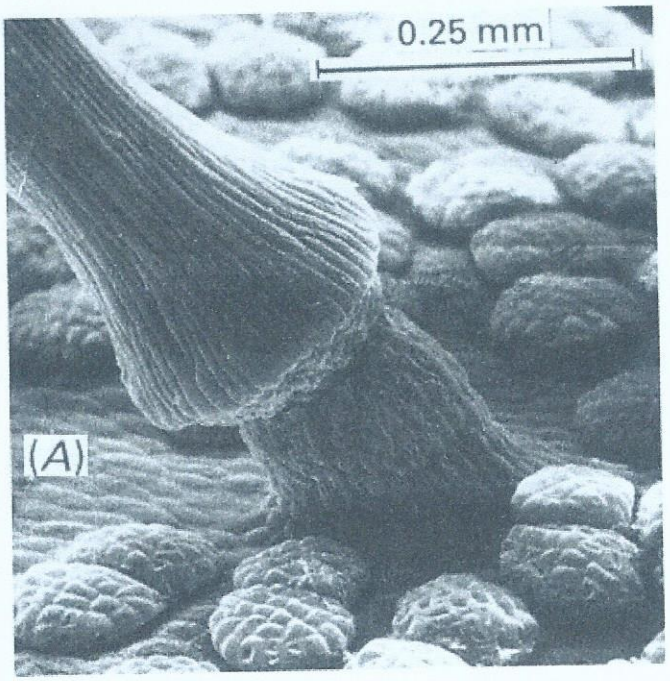


Abb. 6: Beispiel eines Aktionspotentials (AP), das mit einer extrem dünnen (0,4 mm Ø) Stahlnadel an der Aussenseite (= Unterseite) der Blattspreite eines Fallenblattes abgeleitet wurde. Abgebildet ist die digitalisierte Aufzeichnung, mittels derer im Computer die Amplitudenhöhe und andere Parameter des AP-Peaks ermittelt werden können.

Ausdehnung von etwa 2 s. Das AP-Signal pflanzt sich als zirkuläre Welle (wie der Stein, den man ins Wasser wirft) von Zelle zu Zelle über die ganze Blattspreite hinweg fort. Zielorte sind, wie bereits erwähnt, sowohl die anderen Fühlborsten als auch die Abschnitte der Blattspreite, welche für die Klappbewegung 'zuständig' sind. Generiert wird das Aktionspotential durch dehnungsaktivierte Calciumkanäle, die sich in besonderen Zellen, oberhalb des Hautgelenks der Fühlborsten (als Einschnürung erkennbar) befinden, welche bei Berührung geringfügig deformiert werden und einen Calcium-Einstrom in diese Zellen auslösen; sie stellen die eigentlichen Mechanosensoren der Venusfliegenfalle dar (Abb. 7). Der erhöhte Ca^{++}-Pegel seinerseits aktiviert nacheinander zuerst die Kalium- und danach die Chloridkanäle, die das primäre Aktionspotential hervorbringen. Dieses breitet sich aus, indem jede Zelle die noch nicht vom AP erfassten Nachbarzellen depolarisiert/repolarisiert. Die bereits vom AP durchlaufenen Zellen befinden sich danach in einer Refraktärphase[2]. Das heißt, sie können nicht sofort erneut ein Aktionspotential aufbauen. Dies sorgt für die gerichtete Ausbreitung.

[2] absolute Erholungsphase, während der die Zellen nicht reizbar sind



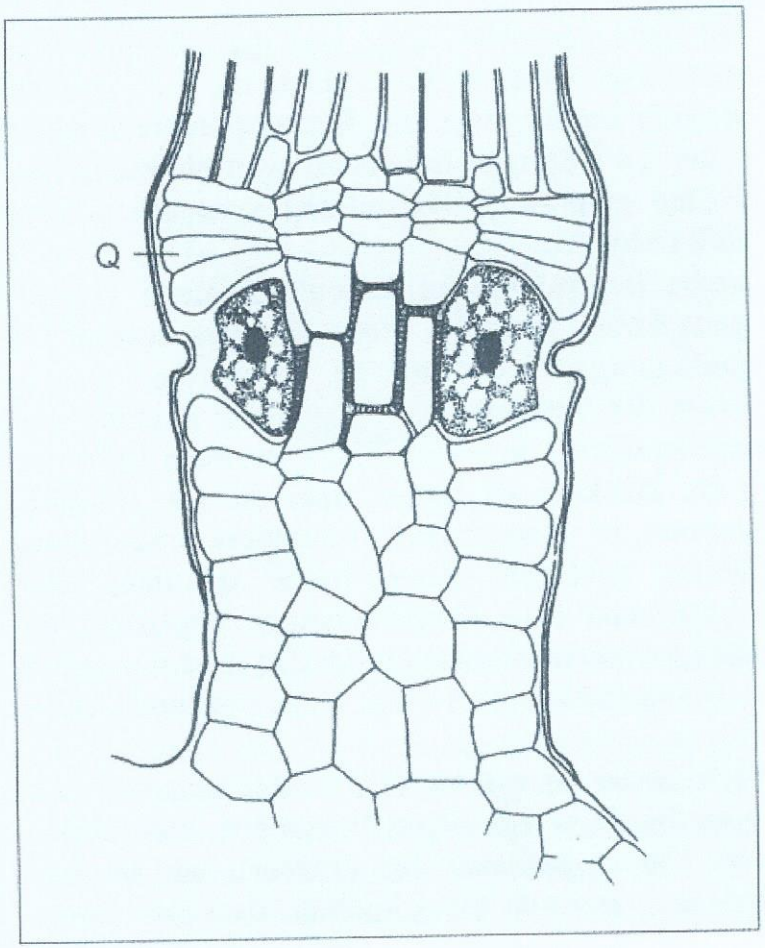


Abb. 7: Fühlborste der Venusfliegenfalle. Abgebildet ist eine Rasterelektronenoptische (REM-) Aufnahme (oben) und ein gezeichneter Längsschnitt, auf dem mit 'Q' die erregbaren querovalen Zellen dargestellt sind (unten) (Einzelheiten im Text).

Nachdem nun einige unverzichtbare elektrophysiologische Grundlagen gelegt sind, können wir uns der Kernfrage des Phänomens 'Zeitgedächtnis' zuwenden: Wie bringt es die Venusfliegenfalle zustande, in ihren Blättern die Information "ein Erstreiz ist erfolgt" für eine begrenzte Zeit zu speichern, um sodann bei einem zweiten Reiz Beute zu machen, sofern letzterer rechtzeitig erfolgt? Die derzeit gültige Hypothese ist folgende. Jedes Aktionspotential führt in der betreffenden Zelle zu einem abrupten und kurzen Calcium-Einstrom ins Cytosol, ähnlich dem bei den dehnungsaktivierten Ca^{++}-Kanälen in den Fühlborsten. Für das Zeitgedächtnis und dessen variable Dauer entscheidend ist, dass in einem gegenläufigen Prozess energieabhängige Ca^{++}-Pumpen kontinuierlich und stetig Calciumionen wieder aus dem Cytoplasma hinaus pumpen. Dies geschieht, zum einen in den extrazellulären 'freien Raum', bestehend aus Zellwand und Interzellularen, zum anderen in die Zisternen des endoplasmatischen Reticulums (ER). Erreicht nun ein zweites Aktionspotential die gleiche Zelle ehe das ursprüngliche, niedrige intrazelluläre Ausgangsniveau an Calcium wieder erreicht ist, so wird der Ca^{++}-Spiegel nicht nur erneut angehoben, sondern – und das ist entscheidend – es wird das beim ersten Calciumeinstrom erreichte cytosolische Ca^{++}-Niveau überschritten. Postuliert man nun einen intrazellulären Calcium-Schwellenwert, der oberhalb des mit dem ersten Aktionspotential bestenfalls erreichbaren Wertes liegt, so gilt: Die Schließbewegung der Klappfalle wird dann ausgelöst, wenn mit dem Zweitreiz der Schwellenwert erreicht oder überschritten wird. Waren jedoch die Ca^{++}-Pumpen zwischen dem Durchlaufen zweier aufeinander folgender Aktionspotentiale zu lange aktiv, ist dies nicht gegeben, da der Ca^{2+}-Spiegel bereits zu weit abgefallen ist; die Falle bleibt deshalb geöffnet. Eine graphische Darstellung verdeutlicht dieses hypothetische Interpretationsmodell (Abb. 8).

Etliche experimentelle Beobachtungen stehen mit dieser Hypothese in Einklang. Wenn das Zeitgedächtnis je nach den vorherrschenden ökologischen und physiologischen Bedingungen (s.o.) lang ist, beruht dies – so darf nun gefolgert werden – darauf, dass der Schwellenwert besonders deutlich überschritten wurde, oder dass der Schwellenwert – der ja ebenfalls variieren kann – im gegebenen Fall besonders niedrig ist. Denkbar ist ferner, dass die Ca^{++}-Pumpen zur Entfernung cytosolischen Calciums in diesem Fall besonders träge agieren. In geradezu exemplarischer Weise wird an dieser Stelle deutlich, dass eine plausible Arbeitshypothese umgehend neue Fragestellungen impliziert, die dann wiederum experimentell bestätigt werden müssen. In der Tat sind wir hier an den derzeitigen Grenzen unserer Erkenntnisse über das Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle angelangt.

Zu Beginn wurden außer dem Aspekt 'Zeitgedächtnis', weitere 'verborgene Geheimnisse' aus der Biologie der Venusfliegenfalle angeführt. Denen wollen wir uns jetzt zuwenden. Da ist zunächst das Problem, wie es die Venusfliegenfalle schafft, die Klappfallen so rasch zu schließen, dass der Beute das Entkommen schwer gemacht wird. Zum einen ist das Beutetier wegen der langen, sich beim Schließen verzahnenden Borstenhaar-Leisten am Außenrand der Blatthälften bereits gefangen, noch bevor die Fallen vollständig geschlossen sind. Erst nach und nach, und zwar ausschließlich wenn Beute gemacht wurde, pressen sich die Blatthälften fest gegeneinander und immobilisieren das Beuteobjekt. Zum andern erfolgt der

thigmonastische[3] Fallenschluss so extrem rasch, dass dieser Vorgang als eine der schnellsten pflanzlichen Bewegungen überhaupt zu gelten hat. Bis vor kurzem ging man bei der Venusfliegenfalle von einer besonders rasch ablaufenden raschen Turgorbewegung aus. Es wurde vermutet, dass im kritischen Moment ein bereits bestehendes osmotisches Ungleichgewicht einen Wasserstrom auslöst, der zum plötzlichen Erschlaffen bestimmter 'motorischer' Zellen in einer Scharnier-Region nahe der Mittelrippe des Fangblattes und damit zum Zuklappen der Fallen führt. Dies wäre eine Analogie zum nastischen Bewegungsablauf in den Pulvini[4] der Mimose. Im Falle besonders rasch ablaufender Bewegungen erhielt diese

Hypothese zum Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle
(Erläuterung, siehe Text)

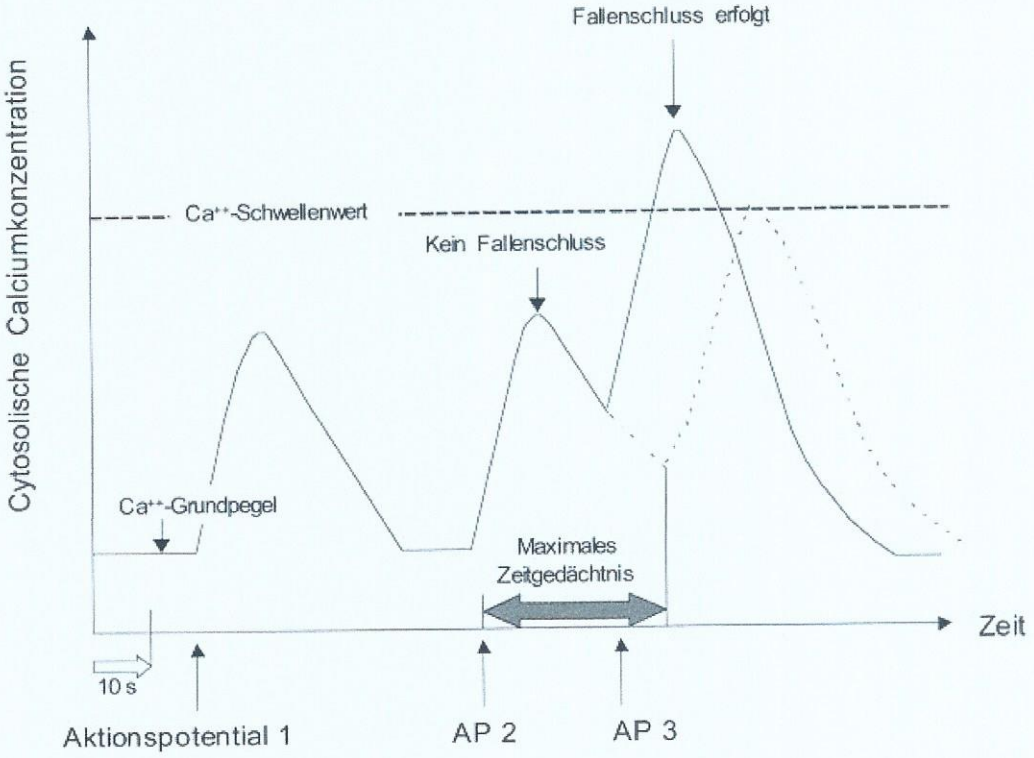


Abb. 8: Hypothese zum biochemisch-biophysikalischen Mechanismus, der dem Zeitgedächtnis nach derzeitigem Kenntnisstand zugrundeliegt. Der zeitliche Abstand zwischen AP 1 und AP 2 ist zu groß, als dass ein Fallenschluss erfolgen könnte; das Zeitgedächtnis ist überschritten, der Ca^{++}-Schwellenwert wird nicht erreicht. Das Zeitintervall zwischen AP 2 und AP 3 liegt innerhalb des Zeitgedächtnisses, der Ca^{++}-Schwellenwert wird überschritten, die Falle klappt zu. Die gepunktete Linie markiert den Verlauf der cytosolischen Calciumkonzentration, wenn das Zeitgedächtnis voll ausgeschöpft wird; die cytosolische Calciumkonzentration erreicht dann gerade noch den Ca^{++}-Schwellenwert.

---

[3] biomechanisch festgelegte Bewegung nach Berühren
[4] Hautgelenke

Vorstellung neues Gewicht durch die Entdeckung von Aquaporinen, bzw. den daraus gebildeten Wasserporen in den Plasmagrenzmembranen pflanzlicher Zellen, nachdem diese 'Wasserporen' ursprünglich für tierische Zellen charakterisiert worden waren. Diese 'Wasserkanäle' in der Membran werden energieabhängig geöffnet und geschlossen. Im geöffneten Zustand erlauben sie einen vielfach größeren bzw. rascheren Wasserausstrom und damit entsprechend raschere Bewegungsabläufe als die ursprüngliche Vorstellung einer diffus ablaufenden Wasserdiffusion durch die Membranen (Modell Pfeffer'sche Zelle).
Man freute sich zu früh. Erstens gibt es bei der Venusfliegenfalle gar keine Hautgelenke, bzw. kein räumlich lokalisierbares Scharnier, ausgestattet mit Motorzellen. Vielmehr ändern fast alle Zellen im Mesophyll der Blattspreite bei der Klappbewegung ihre Form, dies jedoch nur minimal. Zweitens hat man berechnet, dass selbst unter Einbeziehung der Wasserkanäle die real gemessenen Geschwindigkeiten gar nicht erreichbar sind; schließlich vollzieht sich der Fallenschluss innnerhalb von nur 100-200 Millisekunden. Guter Rat war nun teuer. Dann erschien 2005 (Forterre et al.) eine Veröffentlichung, die dieses verborgene Geheimnis der Venusfliegenfalle wohl endgültig gelöst hat. Postuliert wird ein sogenannter "snap buckle"-Mechanismus, sinngemäß übersetzt mit Schnappdeckel-Mechanismus. Wer kennt nicht den Blechfrosch, der mit minimalem Kraftaufwand blitzartig von einer stabilen Position in eine andere umklappt; der Zwischenzustand ist extrem labil. Einen solchen 'Knallfrosch' stellt quasi auch die Klappfalle dar. Im geöffneten Zustand sind die beiden Fallenhälften leicht konkav nach außen gekrümmt während sie in geschlossenem Zustand konvex gewölbt erscheinen, d.h. die Krümmungsrichtung hat sich umgekehrt (Abb. 9). Als auslösende Kraft für das Umklappen der Spreitenhälften von der einen in die andere stabile Position genügt eine ganz geringe, mit nur minimalem Wasserausstrom verbundene, und damit extrem rasch erreichbare Turgoränderung. Diese erfasst annähernd gleichzeitig alle Zellen der Blattspreite, wenn durch einen Zweitreiz der Ca^{++}-Schwellenwert (s.o.) überschrittten ist. Die damit verbundene, sehr geringe Formänderung der Zellgeometrie reicht aus, um das Umklappen herbeizuführen.
Erst nach etwa einem Tag öffnen sich geschlossene Fallen allmählich wieder, falls keine Beute zu verdauen ist. Diese vergleichsweise langsame Öffnungsbewegung ist ein Wachstumsvorgang, d.h. die Blattspreiten-Hälften wachsen flächenhaft und nehmen dabei wieder den konkaven Ausgangszustand ein, was natürlich mit einer Blattvergrößerung einhergeht. Bei künstlicher mechanischer Reizung, d.h. ohne Beuteerwerb, lässt sich bei ein und derselben Klappfalle die Fangreaktion 5-mal oder mehr auslösen, vorausgesetzt man gesteht dem Blatt jedes Mal die notwendige Erholungsphase zu. Erst danach lassen sich Erschöpfungssymptome beobachten – das Wiederöffnen fällt von Mal zu Mal schwerer. Dies verwundert nicht, denn für diesen Teil des Bewegungszyklus müssen die stofflichen und energetischen Reserven des Fallenblattes in weitaus höherem Maße in Anspruch genommen werden, als beim Fallenschluss.
Nach einem Beutefang bleibt die Falle wesentlich länger geschlossen, nämlich solange, bis nach 1-2 Wochen die Beutezersetzung und die Nährstoffresorption abgeschlossen sind. Erst danach wird, sofern ein Insekt das Opfer gewesen ist, der Chitinpanzer freigegeben. Damit sind wir beim letzten der 'verborgenen Geheimnisse' angelangt: der Beuteverwertung. Wenn die Fallenhälften sich in einer schnellen Fangbewegung über dem Insekt geschlossen haben und das

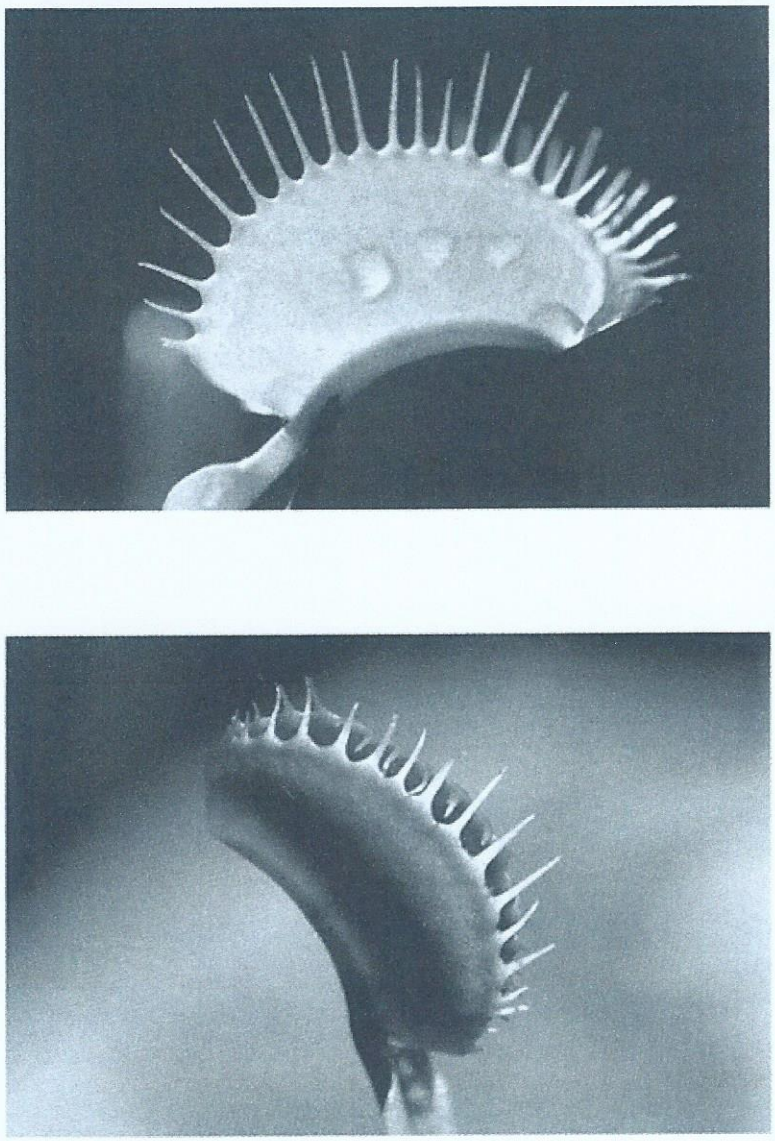


Abb. 9: Offenes und geschlossenes Fallenblatt der Venusfliegenfalle. Man erkennt die Fühlborsten in ihrer typischen Anordnung auf der Falleninnen(ober)seite sowie die Randzähne. Die offene Falle ist konkav nach aussen gekrümmt, die geschlossene hingegen konvex (kugelsegmentförmig) nach innen.

Ineinandergreifen der Randzähne ein Entkommen unmöglich gemacht hat, bleibt zunächst für eingeschränkte Bewegungen der Beute noch genügend Raum. Durch seine Befreiungsversuche berührt ein eingeschlossenes Tier immer wieder aufs Neue die Fühlborsten. Deren andauernde Reizung bewirkt nun, dass sich die Fallenhälften im Zuge einer langsamen Annäherungsbewegung immer enger über der Beute zusammenschließen. Dass in der Tat auch bei diesem Prozess die Fühlborsten, bzw. die dort erzeugten Aktionspotentiale eine Rolle spielen, konnte durch Versuche nachgewiesen werden, bei denen man über hauchdünne Nylonfäden, die an den Fühlborsten befestigt worden waren, diese im Innern der zugeklappten Falle immer

wieder reizte: Nach einigen Stunden hatten sich die beiden Fallenhälften so eng aneinander geschmiegt, als wenn ein herumkrabbelndes Insekt dies bewirkt hätte. Und – man höre und staune – bereits Darwin (1876) hat zur Aufklärung der Annäherungsbewegung einen bis heute gültigen Beitrag geleistet indem er zeigte, dass sich diese sekundäre Fallenschlussbewegung auch chemisch induzieren lässt. Waren es bei ihm Ammonium- und Chloridionen, so erwiesen sich später bestimmte Aminosäuren als besonders wirkungsvoll, wie sie auch von Beutetieren als Bestandteil von Exkrementen ausgeschieden werden.
An dieser Stelle muss noch eine Anmerkung zu Charles Darwin eingeschoben werden. Zwar wurde über die "venus flytrap" (angelsächsische Bezeichnung) schon 1759 vom damaligen Gouverneur von North Carolina, Dobbs, berichtet, was einen Rückschluss auf ihr natürliches Vorkommen erlaubt, und bereits von 1769 datiert eine erste morphologische Charakterisierung der Pflanze durch Ellis in Form eines Briefes an Carl von Linné. Zahlreiche Erstbeobachtungen, auch physiologische, an *Dionaea muscipula* Ellis stammen aber in der Tat von Darwin, der die Venusfliegenfalle als "*the most remarkable of all plants*"[5] bezeichnete. Dem kann man heute weniger als je zuvor widersprechen.
Wie klappt es nun bei der Venusfliegenfalle mit der Verdauung? Etwa 8 Stunden nach dem Beutefang setzt eine Sekretion sauerer Verdaungssäfte (pH 1,5-3,5) durch epidermale Verdaungsdrüsen ein, wodurch das Beutetier zunächst abgetötet wird. Diese Verdauungssäfte stellen einen Cocktail aus sauren Proteasen, Esterasen und Phosphatasen dar, wobei diese Enzyme zusammen mit Pektinschleim in einem peripheren Drüsenband, nahe am Außenrand der Fallenspreite gelegen, sezerniert werden. Die aus der Beute freigesetzten Ammoniumionen und Aminosäuren halten die Enzymsekretion in Gang und verhindern zugleich das vorzeitige Öffnen der Falle. Die Aufnahme der tierischen Abbauprodukte in die Pflanze erfolgt über das gleiche Drüsengewebe, das zu diesem Zweck auch Resorptionszellen enthält. Dieser Vorgang ist also analog zur Resorption von Nährstoffen aus dem Endosperm eines Samens in den Embryo und insofern nicht einzigartig.
Wenn besonders große Beutetiere gefangen worden waren, kann der Fall eintreten, dass das Fallenblatt nach Abschluss des Verdauungsprozesses physiologisch so 'erschöpft' ist, dass es rasch altert und abstirbt, ohne sich noch einmal geöffnet zu haben. Ansonsten können im Abstand von 7 bis 10 Tagen mehrere Verdauungszyklen aufeinanderfolgen. Das Nutzungsprofil der Beute – Stickstoffverbindungen und Phosphat – wirft ein Licht auf die ökologischen Gegebenheiten im natürlichen Verbreitungsgebiet, insbesondere auf die edaphischen Faktoren, d.h. die Mineralstoff-Verfügbarkeit am Standort. Ursprünglich war die Venusfliegenfalle auf einer Länge von ca. 320 km in SW/NO-Richtung in der Küstenebene von South und North Carolina heimisch. Heute ist durch Zersiedlung der Landschaft, durch die Landwirtschaft und durch Sammelwut die Verbreitung dieser fast als endemisch zu bezeichnenden Spezies stark eingeschränkt und in einzelne Habitate aufgespalten.
Die pleistozänen Sande der Golfküste sind extrem nährstoffarm, ihre sauren Böden (pH-Werte um 4) weisen keinen nachweisbaren Gehalt an Nitrat auf, die Ammmonium-Konzentration liegt bei lediglich 2 ppm[6], Phosphat ist mit nur 1 ppm vertreten. Die sandige Ebene ist durchzogen von zahlreichen Flachmooren. In der

---

[5] "die bemerkenswerteste unter allen Pflanzen"
[6] ppm = mg pro kg

Übergangszone zwischen den schwach brackigen Moorgebieten und der umgebenden trockenen Savannenlandschaft mit Kiefern und xeromorphen Gräsern befindet sich das Ökotop der Venusfliegenfalle. Gerade dort sind deren Standortansprüche optimal erfüllt: hohe Lichtintensität, reichlich Wasser und schwacher Konkurrenzdruck durch ernährungsphysiologisch anspruchsvollere Pflanzen sind kennzeichnende Merkmale; nur *Sphagnum*- (Torfmoos-)Arten werden toleriert. Kräftig ausgebildete Rhizome, die jeweils im Frühjahr neu austreiben, machen die Pflanze weitgehend feuerresistent. Nach Bränden, die eventuelle Konkurrenzarten in Schach halten, ist *Dionaea muscipula* deshalb eine der ersten Pflanzen, die neu austreiben.
Nach dieser Darstellung verwundert es nicht, dass in unseren Gartenzentren und, wohl in noch stärkerem Maße, auf der heimischen Fensterbank der Venusfliegenfalle oft eine ebenso jämmerliche wie kurze Existenz beschieden ist: falsches Substrat, ungeeigneter pH-Wert, unnötige Düngung, hartes Wasser und zuviel Schatten lassen *Dionaea muscipula* in vielen Fällen vorzeitig verkümmern und absterben.

Literatur

Darwin, Ch. (1875): Insectivorous plants. Murray, London

Forterre, Y., Skotheim, J. M., Dumais, J. and Mahadevan, L. (2005): Nature 433, 421-425

Patten, G. (2001): Untersuchungen zu den Einflussfaktoren auf den Reizmechanismus, insbesondere auf das 'Zeitgedächtnis' der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Staatsexamensarbeit, Köln

Molis, A. (2001): Der Einfluss von exogenen und endogenen Faktoren auf das Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Staatsexamensarbeit, Köln

Molis, A., Patten, G., and Weidner, M. (2006): The time memory of the Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis) Carnivorous Plant Newsletter 35, 108-118 (Enthält umfangreiche Literaturangaben)

Anschrift des Verfassers:
Dr. Manfred Weidner
Berrenratherstraße 41b, D-50321 Brühl
manfred.weidner@uni-koeln.de