Fleischfressende Pflanzen (*Carnivore*) : Strategien, Strukturen, Funktionen

Dr. Manfred Weidner

1.) Einleitung

Pflanzen benötigen für ihr Wachstum und ihre Entwicklung bekanntlich ‚nur' Licht, Luft und Wasser (samt darin gelöster An- und Kationen). Blau- und/oder Rotlichtquanten als Energiequelle, ferner Kohlendioxid sowie Sauerstoff (für die „atmenden" Teile der Pflanze) und mineralische Nährstoffe (v.a. Nitrat, Phosphat, Sulfat, K^+, Mg^{2+}, Fe^{2+}, Ca^{2+}, Spurenelemente) sind die Ausgangsprodukte für die **C-Photoautotrophie**, d.h. die Bildung pflanzlicher Biomasse *via* **Photosynthese.** Dabei wird CO_2 wird zu Kohlenhydraten reduziert. Pflanzen sind darüber hinaus in der Lage, außer Kohlendioxid (zu Kohlenhydrat) auch Nitrat und Sulfat zu reduzieren und auf diese Weise neben Zuckern, Stärke etc. auch bioverfügbaren Stickstoff und Schwefel für die Lebensform ‚Tier' zu liefern, die C-, N- und S-heterotroph ist

Warum jedoch hat die Evolution Pflanzenarten entstehen und bestehen lassen, die scheinbar ohne Notwendigkeit ihre so vorteilhafte ernährungsphysiologische Autotrophie partiell aufgegeben haben, obwohl die Hauptkomponenten der pflanzlichen Ernährung (Licht, CO_2, Wasser, Mineralstoffe) doch omnipräsent zu sein scheinen? Aus welchem Grund sollten sich Pflanzen tierische Nahrung einverleiben und sich damit in eine ökologische Abhängigkeit von bestimmten tierischen Lebensformen, z.B. Insekten, als ‚Futterquelle' begeben, zumal dies ja mit der Ausbildung von energieaufwendigen Fangmechanismen einhergehen muss?

Zunächst muss man konstatieren, dass Fleisch fressende Pflanzen bei weitem nicht überall vorkommen, sondern Bestandteil bestimmter, wenn auch dem Anschein nach ganz unterschiedlicher Biotope sind. Carnivore Pflanzen treten in alpinen Feuchtgebieten auf, wie etwa das Fettkraut (*Pinguicula* spec.), in tropischen Regenwäldern sind die Kannenpflanzen (*Nepenthes* spec.) beheimatet, dem Sonnentau (*Drosera* spec.) begegnet man in Mooren, die Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*) hat ihr einziges natürliches Vorkommen in den Küstenebenen von Nord- und Süd Carolina, Der Wasserschlauch (*Utricularia* spec.) ist in oligotrophen (= nährstoffarmen) Seen und Tümpeln heimisch, die Schlauchpflanzen (*Sarracenia* spec.) trifft man auf Feuchtwiesen und in sumpfigem Gelände in Nordamerika an.

Allen Carnivoren gemeinsam ist, dass es sich um grüne Blütenpflanzen handelt, die durchaus zur Photosynthese befähigt sind und diese, was die Synthese von Kohlenhydraten anbelangt, ohne Abstriche durchführen. Was treibt die Carnivoren aber trotzdem zur Erbeutung, Aufnahme und Verwertung von tierischer Körpersubstanz? Ein genauerer Blick auf deren natürlichen Standorte könnte uns schlauer machen, wenn nämlich alle diese Biotope eine Gemeinsamkeit aufweisen, welche uns deren simple topographische Charakterisierung nicht offenbart.

Alle natürlichen Standorte sind dadurch geprägt, dass bestimmte Substrateigenschaften übereinstimmen. Durchweg handelt es sich um ‚saure' Böden bzw. Gewässer, gekennzeichnet durch pH-Werte zwischen 2,6 und 4,5. Hochmoore, Zwergstrauchheiden und saure Wälder mit dicker Rohhumusauflage. Huminsäuren reichern sich damit vor allem dann an, wenn das Ausgangsgestein basenarm ist und folglich eine geringe Pufferwirkung (Silikate) besitzt. Die mikrobiologische Zersetzung der toten Biomasse kann aber klimabedingt, z.B. in der (sub)alpinen Vegetationszone, verzögert ist.

Die Folge jeder natürlichen (und auch anthropogenen) Bodenversauerung ist, dass der Prozess der Mineralisation sich als verhältnismäßig schwach ausgeprägt zeigt, weil für die Bodenbakterien und -pilze solche Bedingungen ungünstig sind. Vor allem die gehemmte Rückbildung von Nitrat-N und Phosphat-P aus abgestorbener Biomasse wirkt sich für das Pflanzenwachstum hemmend aus (Prinzip der ‚limitierenden Faktoren'), weshalb solche Standorte artenarm sind. Sie werden nämlich von Spezies die einen durchschnittlichen bis hohen N- und P-Bedarf haben, gemieden. Für Pflanzen hingegen, die sich durch Carnivorie eine zusätzliche N- und P-Quelle erschließen können, stellt diese Mangelsituation eine das Überleben fördernde ökologische Nische dar. Zwar könnten dies Arten im Prinzip auch bei besserer N- und P- Versorgung existieren, wären dann aber dem Konkurrenzdruck der ‚normalen' Pflanzen kaum oder gar nicht gewachsen, die raschwüchsiger und vermehrungsfreudiger sind, sofern sie hinsichtlich ihrer N- und P-Versorgung „aus dem Vollen schöpfen" können.

Auf welche Weise gelangen nun die Tiere konsumierenden Pflanzen an ihre „Fleischtöpfe" und damit an den kostbaren organisch gebundenen Stickstoff (tierische Proteine, Aminosäuren u.a.) bzw. Phosphor (Nukleinsäuren, Zuckerphosphate u.a.)? Pflanzen als sessile Organismen können bekanntlich nicht aktiv jagen um sich tierische Beute einzuverleiben. Dies setzt bei den pflanzlichen Fleischfressern das Vorhandensein von Fangmechanismen voraus, d.h. die Ausbildung spezieller Fallenstrukturen. Man unterscheidet zwischen Klebfallen, Klappfallen, Saug (Schluck-)fallen und Kesselfallen. Diesen Strukturen widmet sich der heutige Mikroskopierkurs. Im Rahmen dieses Kurses wollen wir uns mit den **Klebfallen** des Sonnentaus (*Drosera* spec.), mit der **Klappfalle** der Venusfliegenfalle, mit den **Kesselfallen** der Kannenpflanzen (*Nepenthes* spec.) und der Schlauchpflanzen (*Sarracenia* spec.) beschäftigen. Auch auf den Wasserschlauch (*Utricularia* spec.) mit seinen **Saugblasen** wollen wir unser Augenmerk richten.

2.) Mikroskopische Untersuchungen

Objekt 1
Sonnentau (*Drosera* spec.)

Klebfallen *par excellence* bildet der Sonnentau aus. Ca. 150 *Drosera*-Arten kennt man, die sowohl in tropischen, als auch in gemäßigten Regionen vorkommen, es handelt sich also um sehr ‚erfolgreiche' *Carnivoren*-Gattung; bei uns kommt hauptsächlich der rundblättrige Sonnentau (*Drosera rotundifolia*) vor; Hochmoore und andere bodensaure Feuchtbiotope sind standortoptimal.

Die langstieligen Rosettenblätter des Sonnentaus sind dicht mit sog. **Tentakeln** besetzt, deren **Endköpfchen** einen extrem klebrigen, anhaftenden, fadenziehenden **Schleim** sezernieren, der das Erscheinungsbild von Tautropfen simuliert; deshalb: „Sonnentau" **(Abb. 1).** Bereits bei einer leichten Berührung bleiben vorbei fliegende Insekten an den Tentakeln kleben; je intensiven sie sich zu befreien suchen, desto mehr wird das Beutetier mit Schleim bedeckt. Die Tentakel vieler *Drosera*-Arten tragen sowohl **Mechano-** als auch **Chemosensoren**, die auf Berührungsreize bzw. auf insektenspezifische chemische Signale reagieren (Proteine, Ammoniumsalze, Phosphate) reagieren, wie bereits Charles Darwin herausgefunden hat. Sie lösen eine Einkrümmung des jeweiligen Tentakels aus, wobei die längsten, randständigen Tentakel sich am raschesten einkrümmen. Der Informationsübertragung bei der Krümmbewegung dienen **Aktionspotentiale**, d.h. rasch ablaufende Änderungen des (elektrischen) Potentials der Zellmembranen ‚gereizter' Zellen. Bei der Venusfliegenfalle

(*Dionaea muscipula)*, wo es sich entsprechend verhält, werden wir darauf genauer eingehen (s.u.). Binnen kurzem sind so viele Tentakel umgebogen, dass die Blattspreite wie eine geballte Hand aussieht. Ein Entkommen der Beute ist dann gänzlich unmöglich. Das klebrige Sekret verstopft oft die Tracheen der Beutetiere, so dass sie ersticken, sofern sie nicht aus Erschöpfung sterben. Findet hingegen eine rein physikalische Reizung - z.B. durch Berühren mit einem Glasfaden - statt, öffnen sich die Tentakel rasch wieder und geben die *fake*-Beute frei. Eine Wiederöffnung beobachtet man nach Abschluss des Verdauungsprozesses erst dann wenn der entleerte Chitinpanzer freigegeben wird.

Neben seiner Klebrigkeit haben die Tentakel bzw. ihr Sekret noch zwei andere Aufgaben zu erfüllen, denn mit dem Einfangen und Festhalten der Beute ist es für die carnivore Pflanze nicht getan: Das Beuteobjekt muss ja verdaut werden, um Stickstoff- und Phosphorverbindungen aufzuschließen und für die Pflanze verfügbar zu machen. Die hierfür erforderlichen **(Exo)enzyme** sind ebenfalls im Sekret enthalten. *Last not least* haben die Drüsenköpfchen der Sonnentautentakel noch die Funktion der **Resorption der Verdauungsprodukte**. Ist der Verdauungsprozess abgeschlossen, öffnen sich Tentakel langsam wieder und sind für ein neues Beutemachen bereit. Übrigens: kleine Käsestückchen eignen sich hervorragend als Insektenersatz, wenn man dem Sonnentau einen Streich spielen möchte.

Beobachtungen

Untersuchungsobjekt sind die Tentakel von *Drosera capensis* oder *D. rotundifolia* (Fam. *Droseraceae*). Botanische Gärten (in Sonderfällen), Spezialgärtnereien, aber auch Gartencenter sind Bezugsquellen für *Drosera*. Freilandentnahmen sind tabu!

Der Endabschnitt eines Blattes (ca. 3 mm) wird abgetrennt (Scherchen!) und trocken sowie ohne Deckgläschen auf einen Objektträger überführt (Pinzette). Die Betrachtung der Tentakeln erfolgt mit kleiner (5 x), sodann auch mit mittlerer (10 x, 20 x) Objektivvergrößerung im Durchlicht und - falls möglich - danach auch im Dunkelfeld.

Die stark lichtbrechenden **Sekretkappen/tropfen**, die den kugelig verdickten **Endköpfchen** der Tentakel aufsitzen, fallen sofort auf. Definitionsgemäß handelt es sich bei den *Drosera*-Tentakeln nicht um Drüsen*haare* sondern um **Emergenzen**; diese sind per Definition dadurch gekennzeichnet, dass an deren Ausbildung neben einer oder mehreren Epidermiszellen auch subepidermales Gewebe beteiligt ist. (Die vielleicht bekannteste, aber sicher spektakulärste Emergenz ist das Brennhaar der Brennnessel).

Das Sekret besteht aus **Polysacchariden und Zuckern**; Eine genaue Stoffanalyse der Kohlenhydrate, auf denen die Klebrigkeit beruht war nicht aufzufinden. Außerdem scheiden die Drüsenköpfchen **Verdauungsenzyme** (Esterasen, Proteasen, Phosphatasen) aus, welche die Beute zersetzen, wobei das Chitin-Exoskelett erhalten bleibt. Die Köpfchen sind bei manchen Sonnentau-Arten durch **Anthocyane** rot gefärbt. Diese Färbung zusammen mit dem hellen Glanz des Sekrets hat möglicherweise Anlockfunktion. Nach einigen Minuten platzen die Köpfchen, das Sekret tritt aus und verteilt sich auf dem Objektträger. Also zügig arbeiten!

Bedeckt man die Tentakel nun mit Wasser und deckt das Präparat mit einem Deckglas ab, so erkennt man deutlich, dass die Drüsenköpfchen sich durch sehr **große, epithelartig angeordnete Epidermiszellen** auszeichnen. Diesen Zellen obliegt sowohl die Synthese des klebrigen Sekrets als auch die Resorption der ‚Verdauungsprodukte'. Das klarere Hervortreten dieser Struktur beruht darauf, dass das Sekret mit Wasser mischbar ist und folglich abgewaschen wird.

Auch das **Leitbündel**, das der Wasser- und Assimilatversorgung des Köpfchens aber auch der Ableitung der Verdauungsprodukte tierischen Ursprungs dient, tritt jetzt markant hervor. Besonders die Schraubentracheen des Xylems sind gut zu sehen; das Phloem könnte man u.U. durch Anfärben (z.B. mit Anilinblau) markieren.

Objekt 2
Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*)

Bereits ein erster Blick auf die Blätter der Venusfliegenfalle genügt, um diese als **Klappfalle** (oder Schlagfalle) zu erkennen: Die beiden V-förmig nach oben zeigenden Blatthälften (60 – 80^0) von geöffneten, d.h. fangbereiten Blättern mit ihren langen und kräftigen **Randzähnen** sprechen für sich, zumal das Blatt einen zwar leicht fleischigen aber sehr robusten und steifen Eindruck macht. *D. muscipula* gehört zu den Sonnentaugewächsen (ebenfalls *Droseraceae*) und ist die einzige Art ihrer Gattung. Für ***Charles Darwin*** war sie **die „wundervollste Pflanze der Welt"**. Jedenfalls ist sie zu einer der unglaublichsten Bewegungen im Pflanzenreich fähig: Bei Berührung der Blattspreiten-Oberseite durch ein Insekt (Fliege Käfer) schlagen die beiden Blatthälften eines Fallenblattes innerhalb von Sekundenbruchteilen nach oben zusammen, wobei die Randzähne exakt ineinander greifen.

Zur Wahrnehmung der Berührung dienen mindestens drei (max. 9) **Fühlborsten**, die, gleichmäßig verteilt, auf der Oberseite der Fallenhälften angeordnet sind **(Abb. 2, 4)**. Diese mechanisch operierenden „Bewegungsmelder" verbiegen sich bereits bei leichtester Berührung an einer präformierten ringförmigen Zone, der **Gelenkfurche** nahe ihrer Basis. Deren große berührungssensitive Zellen, die sog. **Rezeptorzellen,** reagieren auf eine Deformation mit einem **elektrischen Signal**, das in fast jeder Hinsicht dem Aktionspotential von Nervenzellen entspricht. Elektronenoptisch zeichnen sie sich durch ein besonders stark entwickeltes Endomembransystem (ER) aus. Das nach einem Berührungsreiz generierte ‚Aktionspotential' verbreitet sich blitzartig über die Blattfläche und löst den Fallenmechanismus (s.u.) aus.

Das elektrische Signal bleibt jedoch wirkungslos - und das ist die eigentliche, geniale Erfindung' der Venusfliegenfalle - falls nicht innerhalb von 20 - 50 s (je nach Blatt und Umweltbedingungen) ein zweiter mechanischer Reiz und damit ein zweites Aktionspotential ausgesendet wird. Dieser Folgereiz kann durchaus auch von einer anderen als der zuerst gereizten Fühlborste ausgehen. Somit verfügt die Venusfliegenfalle über ein **Zeitgedächtnis**, welches dazu dient, einen erfolglosen Fallenschluss möglichst zu verhindern: Nur eine <u>lebende</u> Beute wird - da sie sich ja bewegt - innerhalb eines kurzen Zeitintervalls zwei Berührungsreize ausüben, ein Sandkörnchen etc. in der Regel nicht. Auf diese Weise spart die Pflanze in erheblichem Maße ‚kostbare' Stoffwechselenergie, die zwar nicht für den Fallenschluss aber sehr wohl für die Wiederherstellung der Ausgangssituation (d.h. die Regeneration der Fangbereitschaft) verbraucht wird.

Wie funktioniert dieses Zeitgedächtnis? **(Abb. 3)**. Mit dem **Erstreiz** wird ein zellulärer Mechanismus in Gang gesetzt, der die Voraussetzung dafür schafft, dass ein nachfolgender **zweiter Reiz** den Fallenschluss auslöst, dies aber nur dann wenn er nicht bereits wieder den elektrischen Ausgangszustand erreicht, bzw. einen **Schwellenwert** noch nicht unterschritten hat. Auch hierbei handelt es sich um einen Ionentransportvorgang durch das Plasmalemma (äußere Plasmagrenzmembran). Dieser Ionenflussläuft aber deutlich langsamer ab, als es für pflanzliche Aktionspotentials gilt), woraus die Dauer des Zeitgedächtnisses resultiert (20 – 50 s). Das Zeitgedächtnis wurde bereits von *Brown* 1910 als „Reizgedächtnis" beschrieben.

Unter der Lupe lässt die Blattoberseite der Fallenblätter, neben den Fühlborsten, noch andere Strukturen erkennen, die im Zusammenhang mit der Carnivorie stehen. Dies sind zum einen die **Drüsen**, die bereits mit bloßem Auge wahrgenommen werden können, da sie rot pigmentiert sind (Anthocyane). Sie bedecken - dicht an dicht - die ganze oberseitige

Blattfläche, ausgenommen den Randbereich. Bei genauer Inspektion stellen sich diese Gebilde als flache, **runde kissenförmige Erhebungen** dar. Sie haben eine Doppelfunktion: Zum einen sezernieren sie die **Verdauungsenzyme** zum Abbau von Proteinen und anderen Körpersubstanzen tierischen Ursprungs. Zum anderen übernehmen sie auch die **Resorption der Verdauungsprodukte**. Im geschlossenen Zustand werden die Fallenhälften fest gegeneinander gepresst und bilden eine regelrechte **Verdauungshöhle**.

Im Randbereich des Blattes, dem (UV absorbierenden) peripheren Band, kann man bei Lupenvergrößerung eine **Zone kleinerer Drüsen** erkennen, die Kohlenhydrate sezernieren. Ob dies der Anlockung und der Verlängerung der Verweilzeit von Beutetieren dient (‚Pseudonektar'), ist unklar, wäre aber plausibel.

In der Blattmitte befindet sich das sog. **Motorgewebe**, das aus mehreren Lagen dünnwandiger, schlauchförmiger, senkrecht zur Mittelrippe gestreckter Zellen besteht. Diese Zone wird von zahlreichen Leitbündeln durchzogen. Die Form, Anordnung und gute Wasserversorgung dieser Zellen auf ein osmotisches System hin. Daraus folgt: Der Fallenschluss ist eine **Turgorbewegung**, wobei offenbar bereits ein minimaler Turgorverlust in den motorischen Zellen genügt, um die Blatthälften zusammenklappen zu lassen; der Fallenschluss erfolgt, je nach Autor, innerhalb von nur 0,04 – 0,5 s! Keinesfalls ist der Fallenschluss durch eine Wachstumsbewegung zu erklären, wie man zeitweise glaubte, denn das ginge viel zu langsam vonstatten.

Beobachtungen

Erstes Untersuchungsobjekt sind die **Fühlborsten**. Diese berührungssensitiven Emergenzen auf der oberen Blattlamina sind rötlich gefärbt und deshalb gut zu erkennen, trotz ihrer - verglichen mit den Randzähnen - geringen Größe. Man sucht ein geöffnetes Fallenblatt aus und schneidet es an der Basis des Blattstiels ab, der zum Festhalten des Objektes dient. Der Fallenapparat wird sodann mit einem energischen Schnitt mittig in zwei Hälften zerlegt. Geht man dabei zu zögerlich vor, schnappt die Falle zu und ist für unseren Zweck verloren. Mit einer scharfen (!) Rasierklinge wird durch einen Flächenschnitt durch die obere Epidermis eine der Fühlborsten an der Basis abgetrennt. Mittels einer feinen Pinzette wird das Schnittpräparat auf einen, mit einem Wassertropfen versehenen Objektträger transferiert. Evtl. kann man mit einem zweiten (und dritten) Haar gleichermaßen verfahren; erfahrungsgemäß gelingt ja nicht jede Präparation auf Anhieb.

Folgendes lässt sich nun beobachten: Die Fühlborste gliedert sich von der Spitze bis zu ihrer Verankerung in der oberen Epidermis in vier Abschnitte. **1.** Ein langes, zugespitztes, steifes Endstück; **2.** eine schmale, aber im Querschnitt erweiterte Zone mit quertafelförmigen Zellen; **3.** das eingeschnürte Gelenk mit den „Sinneszellen" (Dehnungsrezeptoren). Diese besitzen verdickte Außenwände mit einer Einschnürung; **4.** das Postament (Sockel) mit dem die Fühlborste im Blatt verankert ist.

Anschließend wenden wir uns der Untersuchung der **Drüsenpolster** zu, die ja sowohl der Ausscheidung (Sekretion) der Verdauungsenzyme als auch der Aufnahme (Absorption) der Verdauungsprodukte dienen. Fast mühelos gelingt mit einer scharfen Rasierklinge ein Flächenschnitt durch den Bereich der oberen Epidermis einer Fallenblatt-Hälfte (wir brauchen dazu kein neues Blatt zu opfern). Besonders am Rand der Schnitte – d.h. wo diese besonders dünn sind – kann man die Drüsen leicht als **rot gefärbte runde Zellhaufen** erkennen, die an einen kleinen Fußball erinnern. Die Anordnung der Zellen ist, ähnlich den Feldern eines Fußballs, sehr regelmäßig. Bei der Betrachtung dieser Strukturen im Blattquerschnitt würde man allerdings feststellen, dass die Gebilde abgeflacht und somit eher linsenförmig sind. Wer mag, soll's probieren!

Objekt 3
Kannenpflanze (*Nepenthes* spec.)

Die Kannenpflanzen gehören zur Familie der *Nepenthaceae* mit der einzigen Gattung *Nepenthes*. Sie ist seit 1753 im Westen bekannt. Es handelt sich bei den ca. 100 Kannenpflanzen-Arten ausschließlich um **tropische Gewächse** mit einem Verbreitungsschwerpunkt in Süd-Ost-Asien, besonders auf Borneo. Zwei Arten kommen endemisch in Madagaskar vor. Alle Vertreter sind Carnivoren vom **Kesselfallentyp**. Wie alle fleischfressenden Pflanzen sind sie auf nährstoffarmen, erodierten Böden (nach Kahlschlag) verbreitet, wo sie in geringerem Maße der Konkurrenz anspruchsvollerer Spezies (v.a. N-, P-, S-, Mg- Verfügbarkeit) ausgesetzt sind; auch Epiphyten kommen vor. In anderer ökologischer Hinsicht sind sie jedoch durchaus anspruchsvoll: Um Kannen auszubilden (und zu unterhalten) benötigen sie eine hohe Relative Luftfeuchte ($\geq$ 75 %) sowie Temperaturen um 30^0 C. Ihr Lichtbedarf ist hoch, für die Kannenbildung ist der UV-Anteil wichtig.

Die Blattgestalt von *Nepenthes* ist in morphologischer Hinsicht einzigartig **(Abb. 5):** Unstrittig ist, dass es sich um eine besondere Variante eines Schlauchblattes handelt. Der **Mittelteil des Blattes**, ist ein Hohlgebilde, dessen Entstehung (Histogenese) bis heute kontrovers diskutiert wird, weshalb darauf nicht eingegangen werden soll. Bei *Sarracenia* (s.u.) stellt sich die Frage nach der Ontogenese des Fallenblattes in gleicher Weise.

Die **Blattspitze** ist als sog. „Deckel", als **Operculum,** ausgebildet, dem man die Funktion zuschreibt, den wässrigen Kanneninhalt und die darin gelösten Verdauungssekrete vor einer übermäßigen Verdünnung durch heftige Tropenregen zu schützen. Das scheint fraglich, da der Deckel steil aufwärts zeigt: Richtig ist, dass er während der Kannenentwicklung geschlossen ist und so die die Hohlform der ‚unreifen' Kanne schützend überdacht.

Den **basalen Teil des Blattes** bildet eine **Ranke** von mitunter erheblicher Länge. Dieser Teil dient der optimalen räumlichen Positionierung und Fixierung der Kannen. Die Ranken sind hohl und dienen bestimmten Ameisenarten als Wohnquartier.

Bemerkenswert ist die Ausgestaltung des Kannenrandes, das sog. **Peristom**. Das nach innen umgekrempelte Peristom ist extrem glatt und leicht benetzbar (Aquaplaning!), sowie gerippt (radial verlaufende Rillen). Es produziert außerdem erhebliche Mengen von Nektar. Diese Eigenschaften prädestinieren diese Zone dafür, Insekten etc. anzulocken und sie dann ins Innere der Kanne abstürzen zu lassen, weil sie am Rand keinen Halt finden. Bezeichnenderweise ist die Innenwand des Kessels wachsbeschichtet (‚epicuticuläre Wachsschüppchen') und folglich für die abgestürzten Beutetiere unbezwingbar, zumal der nach innen überstehende Kannenrand ein zusätzliches Hindernis darstellt. Es handelt sich also hierbei - im Gegensatz zur Venusfliegenfalle - um eine passive Falle.

Manche Arten bilden zweierlei Kesselfallen aus: untere oder **Boden-Kannen** und obere oder **Luft-Kannen**; dies gilt z.B. für *Nepenthes lowii*. Jede Kannenart ist morphologisch an die zu erwartende Beute angepasst (http://www.drosophyllum.com/deutsch/nepentheshoch.htm).

Der pH-Wert (Säuregrad) des Kanneninhaltes ist sehr niedrig ($\leq$ 3); außerdem ist die Oberflächenspannung herabgesetzt (biol. Detergentien!). Zusätzlich zu den Verdauungsenzymen trägt dies dazu bei, dass den Beutetieren kein längeres Überleben im „Cocktail" beschieden ist, den die *Nepenthes*-Kannen produzieren.

Beobachtungen

Das Untersuchungsmaterial, Kannen von *Nepenthes* spec. stammt aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn. Spezialgärtnereinen bieten Kannenpflanzen an; ob sie bei der häuslichen Aufzucht zur Kannenbildung gelangen, hängt davon ab, ob die nicht einfachen Kulturbedingungen eingehalten werden (s.o.).

Erster Untersuchungsgegenstand sind die **Verdauungsdrüsen** im basalen Teil der Kanneninnenwand. Ein Schlauchblatt wird entleert. Dabei wird die Beute inspiziert. Die Kannenflüssigkeit kann mittels Indikatorpapier auf ihren pH-Wert untersucht werden. Nachdem die Kanne längs halbiert wurde, wird im unteren Teil der Innenwand mit einer scharfen Rasierklinge ein oberflächennaher Flächenschnitt geführt und dieser auf einen Objektträger übertragen (Wassertropfen!). Man erkennt sofort die dicht an dicht stehenden die rundlichen Drüsen, die sich - einseitig leicht eingesenkt – als flache kissenförmige Strukturen präsentieren, ganz ähnlich den Verdauungsdrüsen der Venusfliegenfalle. Im Gegensatz zu letzteren heben sie sich farblich nicht vom umgebenden Gewebe ab.

Unsere zweite Untersuchung gilt dem **Peristom**. Mit der Lupe, bzw. im Auflicht bei schwächster Mikroskopvergrößerung, lassen sich bei Trockenpräparaten die eng gestellten radialen Rillen gut erkennen, die den Kannenrand kennzeichnen. Wer es sich zutraut, kann – quer zur Verlaufsrichtung der Rillen - einen Querschnitt durch das Gewebe des Peristoms anfertigen. Die Rillen sind deutlich zu sehen, die Nektarien hingegen entziehen sich der Beobachtung bei dieser Schnittführung.

Objekt 4
Schlauchpflanze (*Sarracenia* spec.)

Sarracenien sind im Osten und Südosten der USA heimisch, man kennt 8 Spezies. Es handelt sich, wie bei *Nepenthes* um Kesselfallen-Carnivorie **(Abb. 6).** Nicht alle Arten (*Sarracenia purpureum*) besitzen ein **Operculum**, wenn vorhanden, schreibt man dem Deckel die Funktion des Regenschutzes zu. Ranken kommen nirgends vor, vielmehr geht die langgezogene, schlauchförmige Kanne ungestielt in den extrem gestauchten Spross über, der meist submers liegt. Das **Peristom** ist nicht gezähnt, wie bei Nepenthes, sondern glattrandig; es produziert ein nektarähnliches Sekret, das auf Insekten leicht narkotisierend wirken soll (Coniin).

Das Operculum, und - noch viel ausgeprägter - der mittlere Teil des Schlauches ist mit schräg abwärts gerichteten steifen **Haaren** (Trichome) versehen, deren Funktion wohl darin zu sehen ist, dass sie ein Wiederaufstiegshemmnis für die kleinen Beutetiere darstellen. **Verdauungsdrüsen** entdeckt man nirgends. Dies hat zur der Vermutung geführt, dass bei *Sarracenia* Bakterien für den Aufschluss der tierischen Biomasse im flüssigkeitsgefüllten Teil des Schlauches sorgen. Die Absorption der freigesetzten Aminosäuren usw. erfolgt dann über die gesamte Epidermis; bei manchen Spezies soll es jedoch auch **Absorptionshaare** geben.

Beobachtungen

Wir fertigen zunächst Flächenschnitte durch den **mittleren Teil des Deckels** (Operculum) an und richten unser Augenmerk hauptsächlich auf die markanten, schräg inserierten, einzelligen **Haare**. Deren Zellwand zeichnet eine auffällige Längsriffelung aus, die wohl Vesteifungsfunktion hat, denn nirgendwo wird man ein abgeknicktes, oder gebogenes Haar finden. Ferner erkennt man die typisch verzahnten Epidermiszellen, wie man sie gemeinhin kennt, besonders wenn es sich um Turgor-gestützte Blätter handelt. Auch die eingestreuten **Spaltöffnungen** (Stomata) vom Helleborustyp sind gut zu sehen. Querschnitte zeigen, dass

es sich um **amphistomatische Blätter** handelt: Stomata treten in der oberen und unteren Epidermis auf.

Die Blattoberseite gibt sich bei amphistomatischen Blättern eindeutig nur dadurch zu erkennen, dass bei quergeschnitttenen Leitbündeln/Blattnerven generell das **Phloem zur Blattoberseite** zeigt, während das **Xylem zur Blattunterseite** hin orientiert ist. Dementsprechend ist bei den Kannen von *Nepenthes* und den Schläuchen von *Sarracenia* die Blattoberseite innen gelegen. Folgerichtig befinden sich die Sekretionsdrüsen der Kannenpflanze und die Haare der Schlauchpflanze auf der Blattoberseite.

Auf Flächenschnitten im **unteren Drittel des *Sarracenia*-Schlauches** ist die Anzahl von Trichomen/Flächeneinheit weitaus größer als im Bereich des Operculums; die Haare sind außerdem um ein vielfaches länger als dort. Kleininsekten, Milben etc. versperren sie deshalb wirkungsvoll den Fluchtweg nach oben/außen. Sitzende oder gestielte **Sekretionsdrüsen sind nicht zu erkennen**.

Objekt 5
Gemeiner Wasserschlauch (*Utricularia vulgaris*)

Der Wasserschlauch mit 6 heimischen Arten, von denen aber nur *Utricularia vulgaris* häufig in stehenden Gewässern vorkommt, bildet an langen dünnen, mit gefiederten Blättern ausgestatteten Sprossen **Saug-** bzw. **Schluckblasen** aus **(Abb. 7).** Der Fangmechanismus beruht auf der Erzeugung eines osmotisch verursachten Wasseraustransportes aus der Blase, die sich in geschlossenem Zustand befindet. Durch die aktive **Abgabe von Ionen** (K^+, Cl^- u.a.) aus dem Füllwasser nach außen durch die Blasenwand kommt es zu einem **osmotischen Wasserausstrom**, sichtbar an der Eindellung der elastischen Wand. Der negative hydrostatische Druck wird aufgehoben, wenn die **Antennenborsten** berührt und verbogen werden – etwa durch ein kleines Wassertier (z.B. Kleinkrebse, Protozoen). Dann öffnet sich die Ventilklappe schlagartig, Wasser strömt in die Blase ein und reißt nach dem **Schluckfallenprinzip** die Beute mit sich. Anschließend geht die Ventilöffnung in ihre Ausgangsstellung zurück und verschließt die Falle; der Ionen- undWasserefflux setzt wieder ein.

Beobachtungen

Da die Fangblasen von *Utricularia* nur 1-3mm groß sind, kann/muss dieses Objekt als Totalpräparat untersucht werden. Man positioniert einen Sprossabschnitt mit mehreren Blasen in Wasser auf einem Objektträger und legt mit Vorsicht ein Deckglas auf.

Ein fadenförmiger Spross vom Wasserschlauch mir mehreren sitzenden Fangblasen wird unter dem Mikroskop positioniert. Man achte darauf, dass mindestens eine Blase in Seitenansicht vorhanden ist. Nur dann kann man die ‚bewimperte' **Ventilklappe** erkennen. Die **Antennenborsten** wird man immer sehen können. Eingedellte Blasen sind im fangbereiten Zustand, abgerundete Blasen sind im Zustand des Druckausgleichs, wie er nach einer Fangaktion bestehen.

Objekt 6
Fettkraut (Pinguicula spec.)

Die Fettkräuter, *Pinguicula* spec. sind - wie der Sonnentau - eine Pflanze vom Klebfallentyp mit gestielten und mit sitzenden Drüsenköpfchen, die klebriges Sekret bzw.

Verdauungsenzyme ausscheiden. Fühlen Sie sich ermutigt, *das Fettkraut* eigenständig zu untersuchen.

3.) Text- und Bildquellen

Molis A: Der Einfluss von exogenen und endogenen Faktoren auf das Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle (Dionaea muscipula). Staatsexamensarbeit Köln 2001. **Abb. 2, Abb. 4.**

Molis A, Patten G, Weidner M: The Time Memory of the Venus Flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis). Carnivorous Plant Newsletter 35, 108-118, 2006.

Simons P: Pflanzen in Bewegung. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin 1994. **Abb. 1 (links), Abb. 3, Abb.7 (links)**

Sitte P, Weiler E W, Kadereit JW, Bresinsky A und Körner C: Strasburger – Lehrbuch der Botanik. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2002. **Abb. 1 (rechts), Abb. 5, Abb. 7 (rechts)**

Wikipedia: Datei „Sarracenia". **Abb. 6**

Kapsonnentau (*Drosera capensis*)

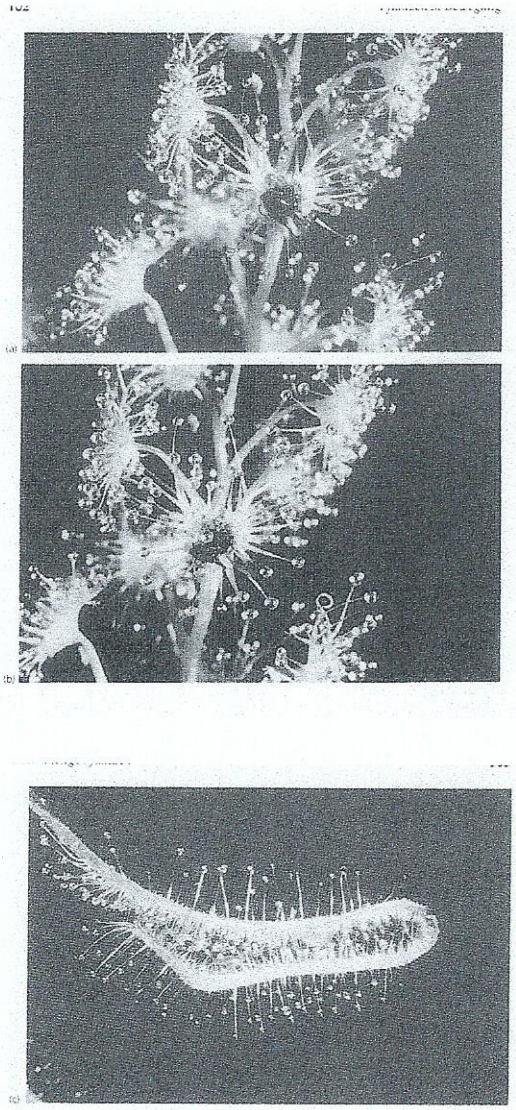
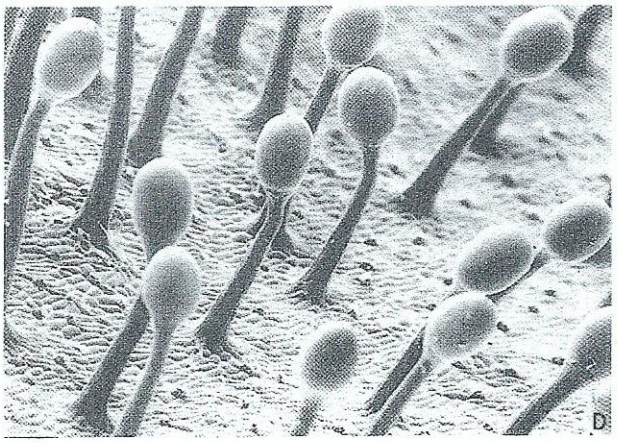


Abb. 5.2
(a) Ein Insekt, das auf einem Tentakel des Sonnentaus landet, stimuliert Tast- und Geschmackssinn der Pflanze. (b) Elektrische Signale, die an den Tentakeln entlanglaufen, rufen die Krümmung hervor. Das Insekt versinkt im klebrigen Verdauungssaft und stirbt. (c) Bei *Drosera capensis* (Kapsonnentau) und einigen anderen Sonnentau-Arten löst der Geschmackssinn auch das Einrollen der Blattspreite aus, wobei die Beute mit noch mehr Schleim bestrichen wird. (Fotos: Alan Mawson)



Drüsenköpfchen

Abb. 1

Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*)
Fühlborste

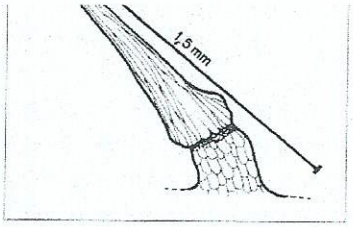


Abbildung 6: Morphologie einer Fühlborste von *Dionaea*. Im unteren Bereich der Fühlborste ist deutlich das Gelenk mit der charakteristischen Einschnürung zu erkennen (aus: JUNIPER ET AL., 1989: Seite 99).

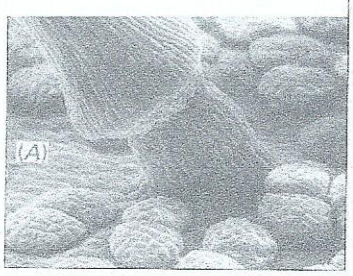


Abbildung 7: Basis der Fühlborste von *Dionaea* mit dem charakteristischen Gelenk. Auf der Fallenoberfläche sind zahlreiche Verdauungsdrüsen zu erkennen (aus: JUNIPER ET AL., 1989: Seite 99).

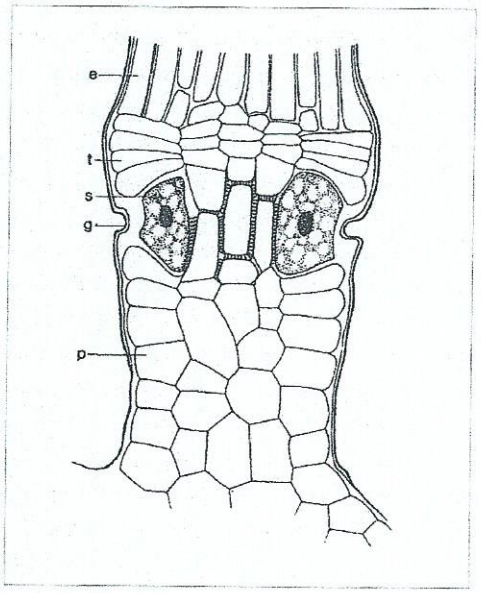


Abbildung 8: Anatomie der Fühlborstenbasis von *Dionaea* (Längsschnitt). e = Zellen des Endstücks; t = quertafelförmige Zellen; s = Sinneszellen; g = Gelenk; p = parenchymatische Zellen des Postaments (aus: HAUPT, 1977: Seite 287).

Abb. 2

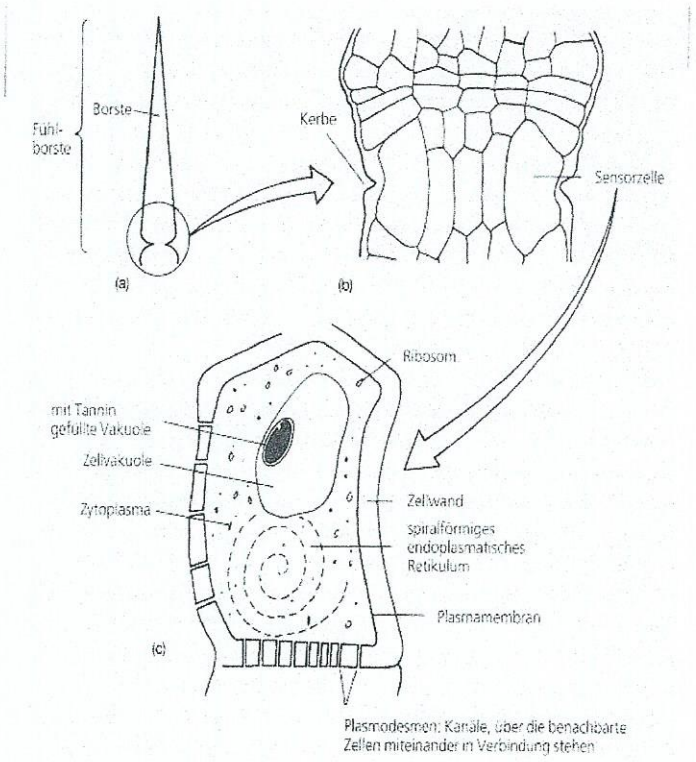

Fühl-
borste
Borste
(a)
Kerbe
Sensorzelle
(b)
Ribosom
mit Tannin
gefüllte Vakuole
Zellvakuole
Zytoplasma
Zellwand
spiralförmiges
endoplasmatisches
Retikulum
Plasmamembran
(c)
Plasmodesmen: Kanäle, über die benachbarte
Zellen miteinander in Verbindung stehen

Abb. 3

Zeitgedächtnis der Venusfliegenfalle (D. muscipula)

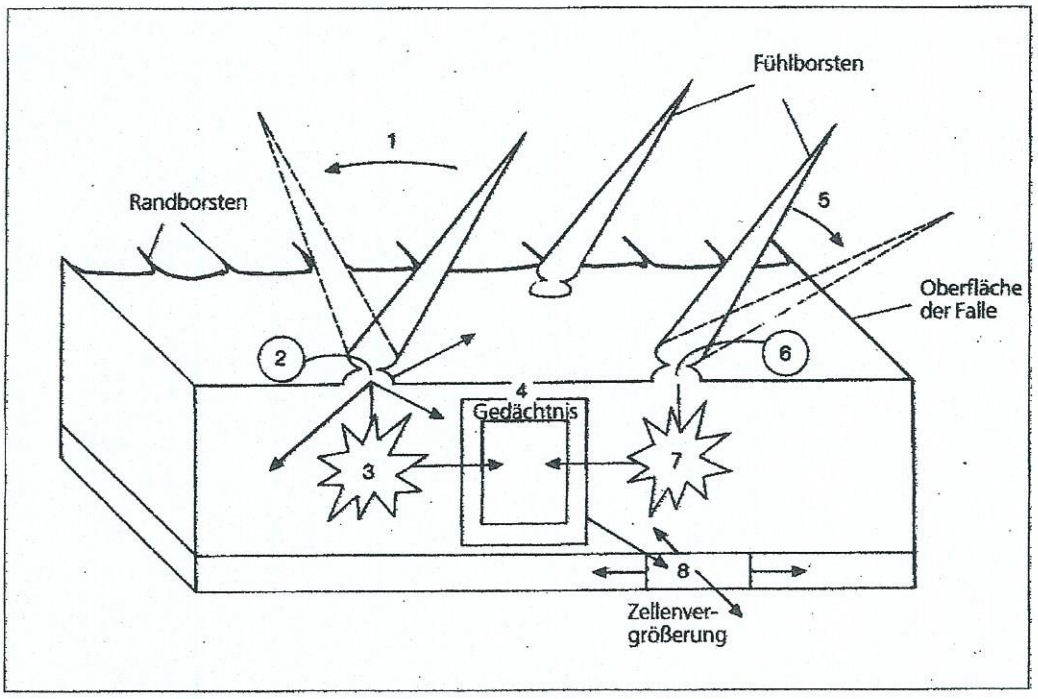
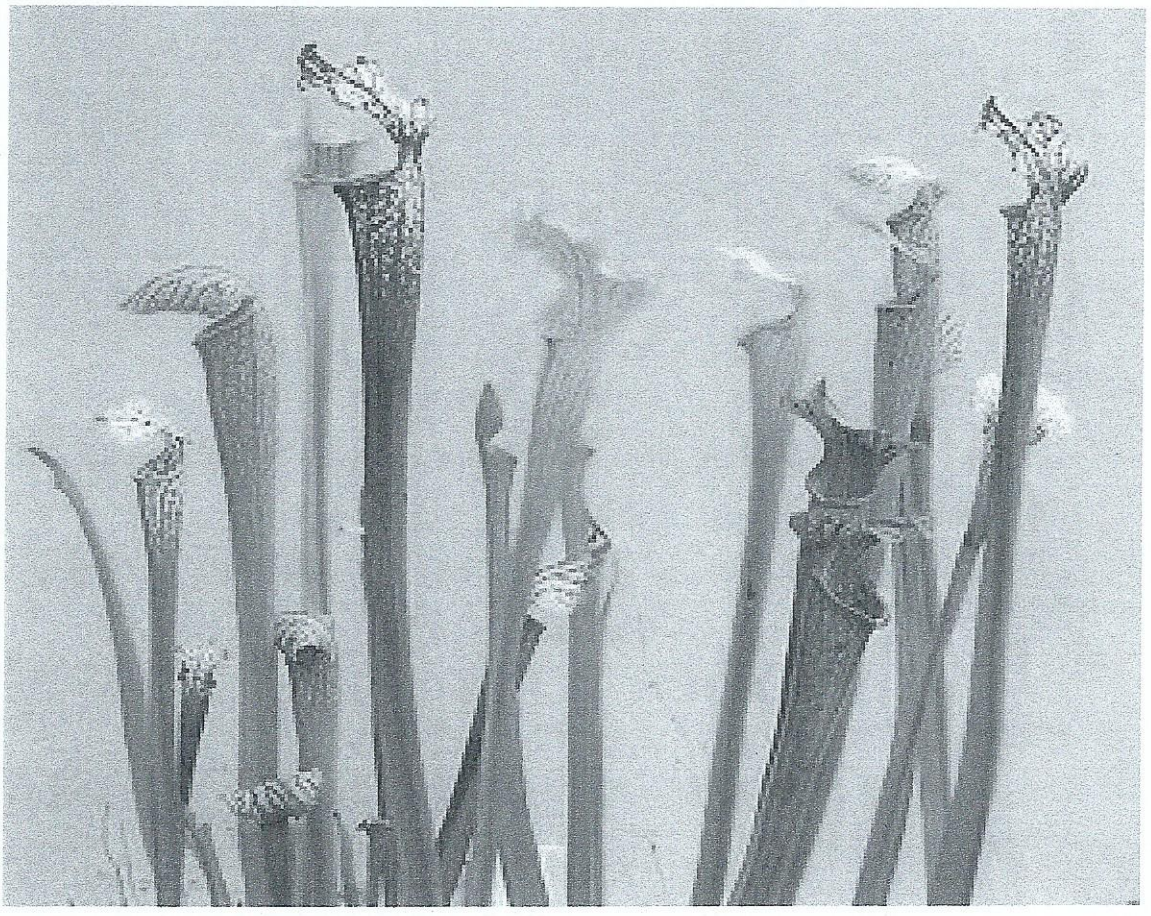


Abb. 5.5
Ein Stück aus der Venusfliegenfalle, an dem die Reihenfolge der Ereignisse demonstriert wird, die zum Zuklappen der Falle führen: (1) eine Fühlborste wird gebogen; (2) die Wahrnehmung der Berührung wird in einen elektrischen Code, das Rezeptorpotential, umgewandelt, das auf die Sensorzellen in der Fühlborste beschränkt ist; (3) ein ausreichend großes Rezeptorpotential feuert eine schnelle elektrische Welle ab, das Aktionspotential, das sich über die Fallenhälften ausbreitet; (4) die Falle bewegt sich nicht, aber irgendwie bleibt ihr im Gedächtnis haften, daß sie berührt wurde; (5) eine andere oder dieselbe Borste wird umgebogen; (6) ein zweites Rezeptorpotential wird in die Sensorzellen gefeuert; (7) ein zweites Aktionspotential durchläuft die Falle; (8) falls das zweite Aktionspotential innerhalb von ungefähr 35 Sekunden nach dem ersten abgefeuert wird, schnappt die Falle zu. Die Zellen auf der äußeren Epidermis dehnen sich schnell aus und falten die Fallenhälften um. Falls keine Beute gefangen wurde, öffnet sich die Falle nach etwa zwölf Stunden wieder. Wenn jedoch ein Tier gefangen wurde, schließt sich die Falle langsam immer fester um ihre Beute, scheidet Verdauungssäfte aus und absorbiert die verdaulichen Reste des Tieres innerhalb von ein bis zwei Wochen.

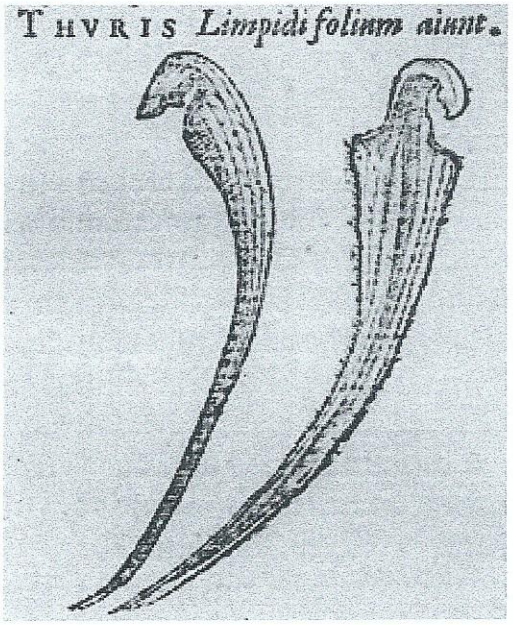
Aus: **Simons P.** Pflanzen in Bewegung.
Verlag Birkhäuser 1994

Abb. 4

Schlauchpflanzen (*Sarracenia* spec.)



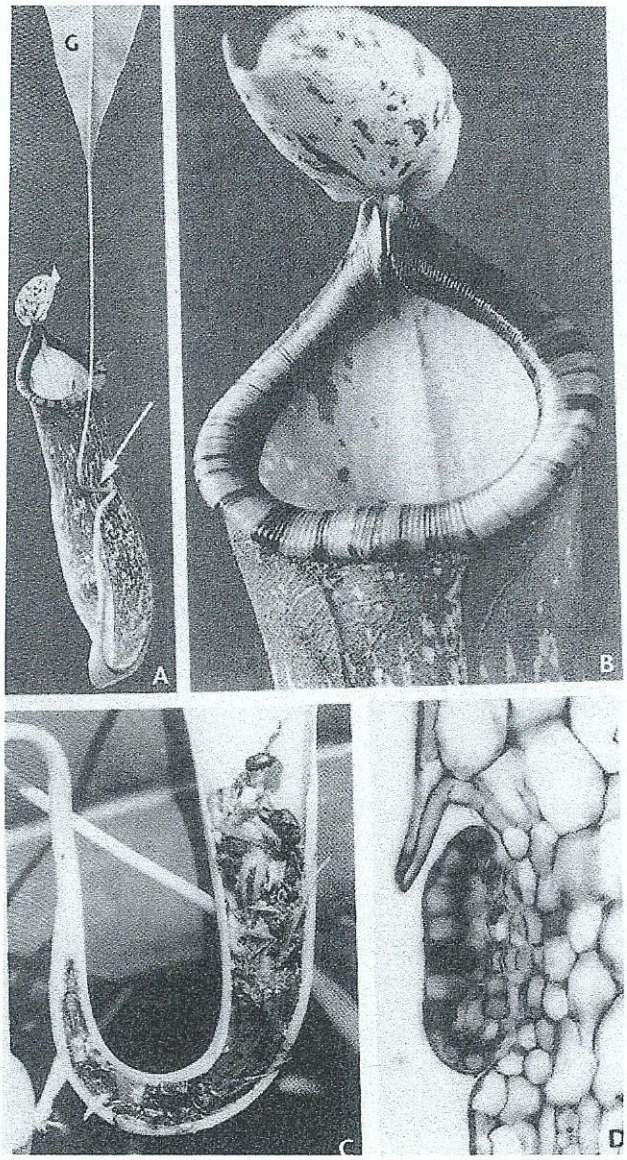
Verschiedene Sarracenia-Arten



Erste Darstellung einer Sarracenie
(Matthias de l'Oobel, 1576)

Abb.5

Kannenpflanze (*Nepenthes* spec.)



A Kanne mit Deckel und Blattranke.

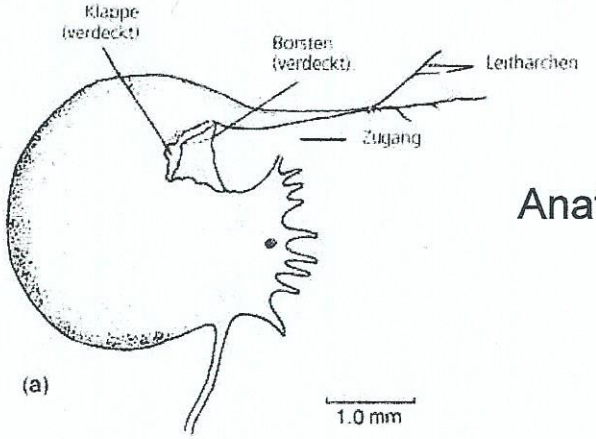
B Kannenrand mit Rillen

C Ertrunkene und in Verdauung befindliche Beutetiere

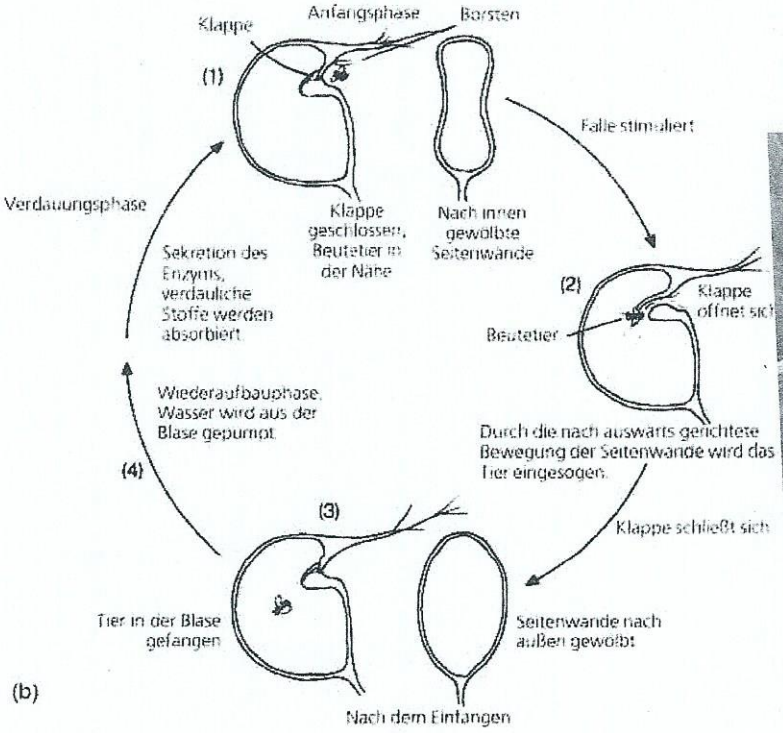
D Verdauungssekret produzierende Drüse

~~Abb4~~
Abb 6

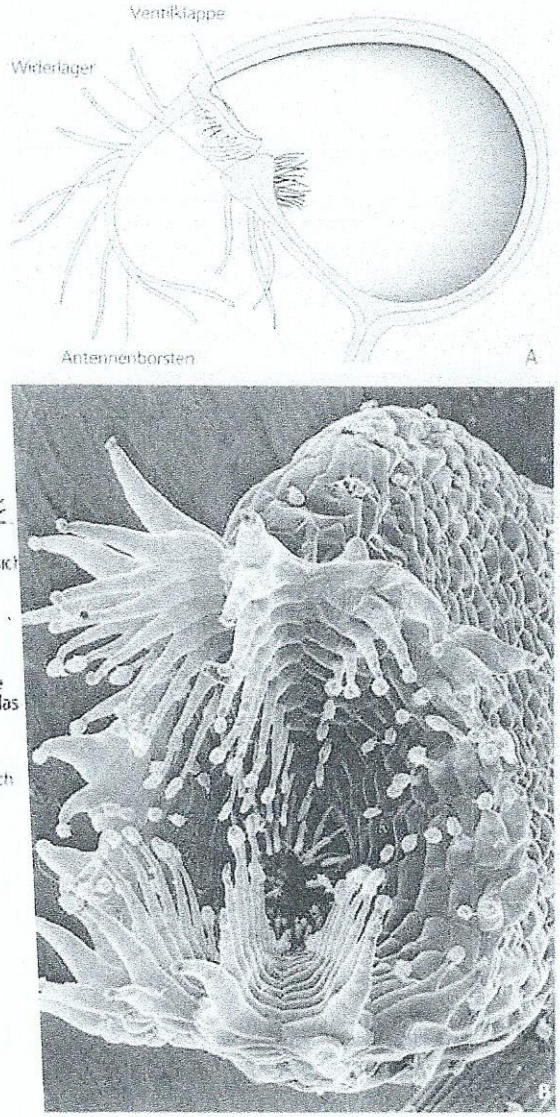
Wasserschlauch (*Utricularia* spec.)



Anatomie der Fangblase



Unterdruck-Fangmechanismus



B: Schlickfallen von *Utricularia*. **A** Fangblase von *U. vulgaris* im Längsschnitt. **B** Komplexer Antennenborsten-Apparat von *U. sandersonii* (100x). – B REM-Bartlott

Abb6/7