Bau und Entwicklung landbewohnender Utricularia- Arten

Autor(en): **Brugger, J. / Rutishauser, R.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **99 (1989)**

Heft 2

PDF erstellt am: **23.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-69133

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Botanica Helvetica 99/2, 1989

0253-1453/89/020091-56 $ 1.50 + 0.20/0
© 1989 Birkhäuser Verlag, Basel

Bau und Entwicklung landbewohnender *Utricularia*-Arten

J. Brugger und R. Rutishauser

Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich, Zollikerstraße 107, CH-8008 Zürich, Schweiz

Manuskript angenommen am 31. August 1989

Abstract

Brugger, J., and Rutishauser, R. (1989). Architecture and development of non-aquatic species of *Utricularia*. Bot. Helv. 99: 91–146.

The extraordinary developmental morphology of seven species of *Utricularia* (Lentibulariaceae) is described. Scanning electron microscope studies were performed on the terrestrial species *U. bisquamata, U. livida, U. sandersonii,* and the epiphytic species *U. alpina, U. humboldtii, U. longifolia, U. reniformis*. Each species is characterized by its own developmental pattern, showing variation only within certain limits. The view that in *Utricularia* each primordium can develop into any kind of organ is only partly accurate. There are still some developmental and positional constraints in *Utricularia,* although these are greatly relaxed and deviate considerably from the construction rules valid for most other flowering plants. In the species studied, we still might designate the various vegetative subunits as "leaf", "stem" (or "stolon"), and "bladder". However, the classical position criterium for the distinction between stems and leaves does not apply. Except for *U. alpina* and *U. humboldtii,* the dorsal rosettes (short branches) are "subtended" by a leaf inserted more distally on the mother stolon. The lateral stolons of the four epiphytic species arise from the mother stolon without any subtending leaves. The appendages within the rosettes may approximate a decussate or spiral pattern. The rosette subunits (leaves and stolons) are interchangeable to some degree, depending on the species and the rosette position. Occasionally a leaf tip may continue its growth, thus developing into a stolon, or a stolon may become determinate and flat, thus forming a terminal leaf. Inflorescences usually arise from the center of a rosette. In the inflorescences Utricularias always return to the cormophytic branching pattern with bracts along the stem and normally positioned, axillary flowers. The common belief that Utricularias do not have any roots should be questioned because of the following fact: The stolons of *U. longifolia* and the terrestrial species studied strongly resemble the adventitious roots of *Pinguicula* (e.g., *P. moranensis*) which are regularly devoid of root caps. The developmental changes required for the evolution of Utricularias from *Pinguicula*-like ancestors might include homeosis (e.g., translocation of shoot characters to the roots) and/or amalgamation (hybridization) of the developmental programs of typical leaves, stems, and roots.

1. Einleitung

Utricularia ist mit 214 Arten (Taylor, brieflich) die vielgestaltigste Gattung der Familie Lentibulariaceae. Von den Blüten abgesehen schien bislang der Besitz von Fangblasen die einzige Gemeinsamkeit aller Arten zu sein.

„Die Gattung *Utricularia* gehört in morphologischer und biologischer Beziehung zu den interessantesten Pflanzen" (Velenovský 1905). Utricularien sind Organismen, die von den Konstruktionsprinzipien abweichen, die wir für Blütenpflanzen als selbstverständliche Norm betrachten (Goebel 1904, Arber 1920). Noch immer ist man sich uneinig, was bei diesen merkwürdigen Pflanzen als „Wurzel", „Sproßachse" und „Blatt" zu bezeichnen ist. Zudem ist die außergewöhnliche Entwicklung des Vegetationskörpers nur unvollständig bekannt.

Einige Baumerkmale der Utricularien lassen sich vermutlich als Anpassungen an den Standort erklären. Dies trifft insbesondere für die submers lebenden Wasserutricularien mit ihren annähernd horizontal flutenden Sprossen und fein zerteilten Blättern zu (Rutishauser & Sattler 1989). In der vorliegenden Arbeit wenden wir uns aber der anderen Gruppe, den Landutricularien zu. Dazu gehören neben den rein terrestrischen Utricularien auch solche Arten, die als Epiphyten im Moos der Baumrinden oder in den Wasserzisternen vom Bromelien leben können. Vereinfacht werden diese potentiell epiphytischen Arten als Epiphyten bezeichnet (Slack 1980/81, Pietropaolo & Pietropaolo 1986).

Vorgestellt werden die epiphytischen Arten *U. alpina, U. longifolia, U. reniformis* und *U. humboldtii,* sowie die terrestrischen Arten *U. sandersonii, U. livida* und *U. bisquamata.* Jede Art ist durch ihre eigenen, speziellen Entwicklungsmuster und Positionsregeln gekennzeichnet. Variation ist nur innerhalb gewisser Grenzen möglich. Goebels Ansicht (1891 a), daß bei *Utricularia* aus jedem Primordium ein beliebiges Organ auswachsen könne, trifft daher nur teilweise zu.

Für die sieben untersuchten Arten werden zur Bezeichnung der einzelnen Organe die rein deskriptiven Begriffe „Ausläufer", „Blatt", „Fangblase" und „Rosette" benutzt. Das klassische Positionskriterium, mit dessen Hilfe sich Blätter eindeutig von Sproßachsen (Ausläufern) unterscheiden lassen, versagt jedoch. Bei *U. alpina* und *U. humboldtii* entstehen die Rosetten (dorsalen Seitentriebe) nicht in den Achseln von Tragblättern, und auch bei allen andern untersuchten Arten vermißt man solche an Stellen, wo ein Ausläufer als Seitentrieb an einem anderen Ausläufer entspringt. Man kann sogar darüber streiten, ob die herkömmliche Meinung, daß Wurzeln in der Gattung *Utricularia* fehlen, wirklich stimmt. Die große Ähnlichkeit zwischen den Ausläufern von *Utricularia* und den Adventivwurzeln von *Pinguicula* (ebenfalls Lentibulariaceae) läßt auch die Deutung zu, daß *Utricularia*-Ausläufer modifizierte Wurzeln sind, welche die Fähigkeit haben, Blätter zu produzieren. Nach Clos (1882) können die Ausläufer auch als Intermediärformen zwischen Sproßachsen und Wurzeln betrachtet werden.

2. Material und Methoden

Das für diese Studie benötigte Pflanzenmaterial wurde entweder auf der „Sonnentaufarm" [1] bei Bern (BE) oder am Botanischen Garten Zürich (ZH) angezogen und kultiviert. Die Samen stammen ebenfalls von der Sonnentaufarm (BE) oder wurden über den internationalen Samentausch (ST) bezogen.

---

[1] „Sonnentaufarm", Kultur fleischfressender Pflanzen, L. Bütschi, Kirchgasse 11, 3033 Wohlen bei Bern

Die Nomenklatur der terrestrischen Arten richtet sich nach Taylor (1964) und Schlauer (1986). Die Namen der epiphytischen Arten wurden mit verschiedenster Literatur überprüft (z. B. Taylor 1967, 1986).

Utricularia alpina Jacq. (Zentral- und nördliches Südamerika): Adulte Pflanzen BE und ZH, Samen BE und ST.
Utricularia longifolia Gardn. (Brasilien): Adulte Pflanzen BE und ZH.
Utricularia reniformis St. Hil. (Brasilien): Adulte Pflanzen BE und ZH, Samen BE.
Utricularia humboldtii Schomb. (Venezuela, Guayana-Hochland): Adulte Pflanzen BE, Samen BE.
Utricularia sandersonii Oliv. (Südafrika): Adulte Pflanzen ZH.
Utricularia livida E. Mey. (Süd- und Ostafrika, Madagaskar, Mexiko): Adulte Pflanzen ZH.
Utricularia bisquamata Schrank. (Südafrika, Madagaskar): Adulte Pflanzen gezogen aus Samen von BE und ST.
Pinguicula moranensis H. B. K.: Adulte Pflanzen ZH.

Fixiert und konserviert wurde alles Material mit FAA (Formalin-Äthanol-Eisessig-Gemisch). Die Mikrotomschnitte wurden nach der üblichen Paraplastmethode angefertigt. Für die Rasterelektronenmikroskopie (REM) wurden die in FAA fixierten Pflanzenteile entwässert, critical-point-getrocknet und mit Gold/Palladium beschichtet (sputtering).

Pflanzen, die stark mit Sekret überzogen waren, wurden vor der Fixation bei 40 °C und unter ständigem Rühren während 6 bis 8 Stunden mit einem polyphosphatasehaltigen Waschmittel (z. B. „Ariel") behandelt, anschließend mit destilliertem Wasser gespült und schrittweise in 70% Äthanol überführt.

Erklärung der wichtigsten, in dieser Arbeit verwendeten Begriffe:

Ausläufer: Zylindrisches, langgestrecktes Organ, das bei terrestrischen und epiphytischen Utricularien das Substrat durchdringt. Es wird unterschieden zwischen dicken und dünnen Ausläufern. Die dicken Ausläufer (=A) tragen als Anhangsorgane dünne Ausläufer und R-Rosetten, die dünnen Ausläufer (=a) weitere dünne Ausläufer, Fangblasen und je nach Verzweigungsgrad r-Rosetten. Bei den terrestrischen Arten und bei *U. longifolia* kommen als Anhangsorgane der dünnen Ausläufer auch b-Blätter vor.
Synonym: Stolon.

Blatt: Bei terrestrischen und epiphytischen *Utricularia*-Arten grünes, abgeflachtes, meist ungeteiltes, lanzettliches, elliptisches, zungen-, spatel- oder nierenförmiges Organ, welches das Substrat überragt. Es wird unterschieden zwischen B-Blättern und b-Blättern, falls bei einer Art verschieden große Blätter auftreten, die eine deutlich unterschiedliche Stellung im Pflanzenkörper innehaben. B-Blätter kommen auf der Dorsalseite von dicken Ausläufern oder als Organe von R-Rosetten vor, b-Blättern auf der Dorsalseite von dünnen Ausläufern erster Ordnung ($=a_I$) oder als Organe von r-Rosetten.
Positionsmäßig ausgezeichnet sind die Tragblätter, in deren distaler oder proximaler Achsel ein Seitensproß entspringt.

Fangblase: Hohles, rundliches, kurz gestieltes Organ, das dem Fangen kleiner Tiere dient.

Rosette: Dorsaler, gestauchter Seitentrieb eines Ausläufers. Bei epiphytischen Arten wird unterschieden zwischen R-Rosetten und r-Rosetten. Die R-Rosetten stehen auf einem dicken Ausläufer, bilden B-Blätter und A-Ausläufer aus und können zu einer Infloreszenz auswachsen. Die r-Rosetten stehen auf einem dünnen Ausläufer erster Ordnung ($=a_I$) und bilden entweder nur dünne Ausläufer oder solche und b-Blätter. Sie wachsen nicht zu einer Infloreszenz aus.
An der Basis der Infloreszenzen terrestrischer Arten findet man spezielle r*-Rosetten, die in der Regel nur aus Ausläufern bestehen.
Synonym: Kurztrieb.

Verzweigung: Es wird unterschieden zwischen normal-axillären und invers-axillären Verzweigungen. Bei der normal-axillären Verzweigung tritt ein Seitensproß (Rosette) in der distalen Achsel eines Blattes auf. Solche Verzweigungen findet man bei Utricularien meist nur innerhalb der Infloreszenzen. Bei der invers-axillären Verzweigung steht ein Seitensproß (Rosette) in der proximalen Achsel eines Tragblattes, d.h. in der Blattachsel, die von der Spitze der Abstammungsachse abgewandt ist. Im Vergleich zur normal-axillären Verzweigung der meisten Blütenpflanzen sind die Positionen für Achselsproß und Tragblatt vertauscht. Die Rosetten vieler Landutricularien sind invers-axilläre Verzweigungen.

3. Beobachtungen

3.1. Utricularia alpina

U. alpina war eine der ersten tropischen Arten, die man mit Erfolg züchten konnte. Über ihre Anatomie teilten Schenck (1887), Hovelaque (1888) und in rudimentärer Weise auch Kamienski (1895) und Metcalfe & Chalk (1950) etwas mit. Einige wenige Angaben zu den Stellungsverhältnissen machte Goebel (1891 a). Er führte außerdem Regenerationsversuche an Blättern durch (Goebel 1904). Die Entwicklung der Fangblasen wird beschrieben in Rutishauser et al. (1990). Siebert (1912) und Taylor (1976) befaßten sich mit den Blüten dieser Art, und Jérémie (1987) schreibt, daß *U. alpina* autogam sei. Ihre Blüten werden nicht von Insekten besucht.

3.1.1. Aufbau im vegetativen Bereich

Bei *U. alpina* treten im Frühling zwischen den Stäben der Hängekörbe an verschiedenen Stellen Blätter hervor. In der Regel stehen 2 oder 3 Blätter in einer R-Rosette beisammen. Diese geht aus bleichen, stolonartigen Trieben (=A-Ausläufern) hervor (Abb. 1, 60). Man findet an den R-Rosetten neben den Blättern auch weitere A-Ausläufer, die ihrerseits auf der Dorsalseite R-Rosetten ausgliedern können und so zu einer relativen Hauptachse werden. Auf diese Weise bilden viele, scheinbar isolierte Individuen, die teilweise über 30 cm weit auseinander liegen, ein zusammenhängendes Ganzes (Schenck 1887). Die vegetative Vermehrung ist bei *U. alpina,* wie bei den meisten Utricularien, sehr ausgiebig.

Neben den dicken A-Ausläufern gibt es noch dünnere, fadenförmige, ebenfalls ausläuferartige Triebe (=a_I-Ausläufer). Sie entspringen an den Flanken der A-Ausläufer und können, im Gegensatz zu diesen, direkt Fangblasen tragen (Abb. 1, 60, 64). Meist verzweigen sie sich mit a-Ausläufern zweiter bis vierter Ordnung (=a_{II}–a_{IV}) aber noch weiter und bilden ein dichtes, wurzelähnliches Netz. Auf der Dorsalseite der a_I-Ausläufer findet man hie und da eine rosettenartige Verzweigung (Abb. 1, 64). Solche r-Rosetten bestehen nur aus weiteren a-Ausläufern. Blätter treten in r-Rosetten keine auf.

U. alpina ist mit Ausnahme der meristematischen Gewebe überall mit kugeligen Drüsenhaaren bedeckt, die ein zähes, schleimiges Sekret absondern (Abb. 2–4, 7–9, 11–16). Außerdem ist allen Organen gemeinsam, daß sie mit stark zur Oberseite hin gerollten Spitzen wachsen (Abb. 2, 4, 6, 8, 9, 11).

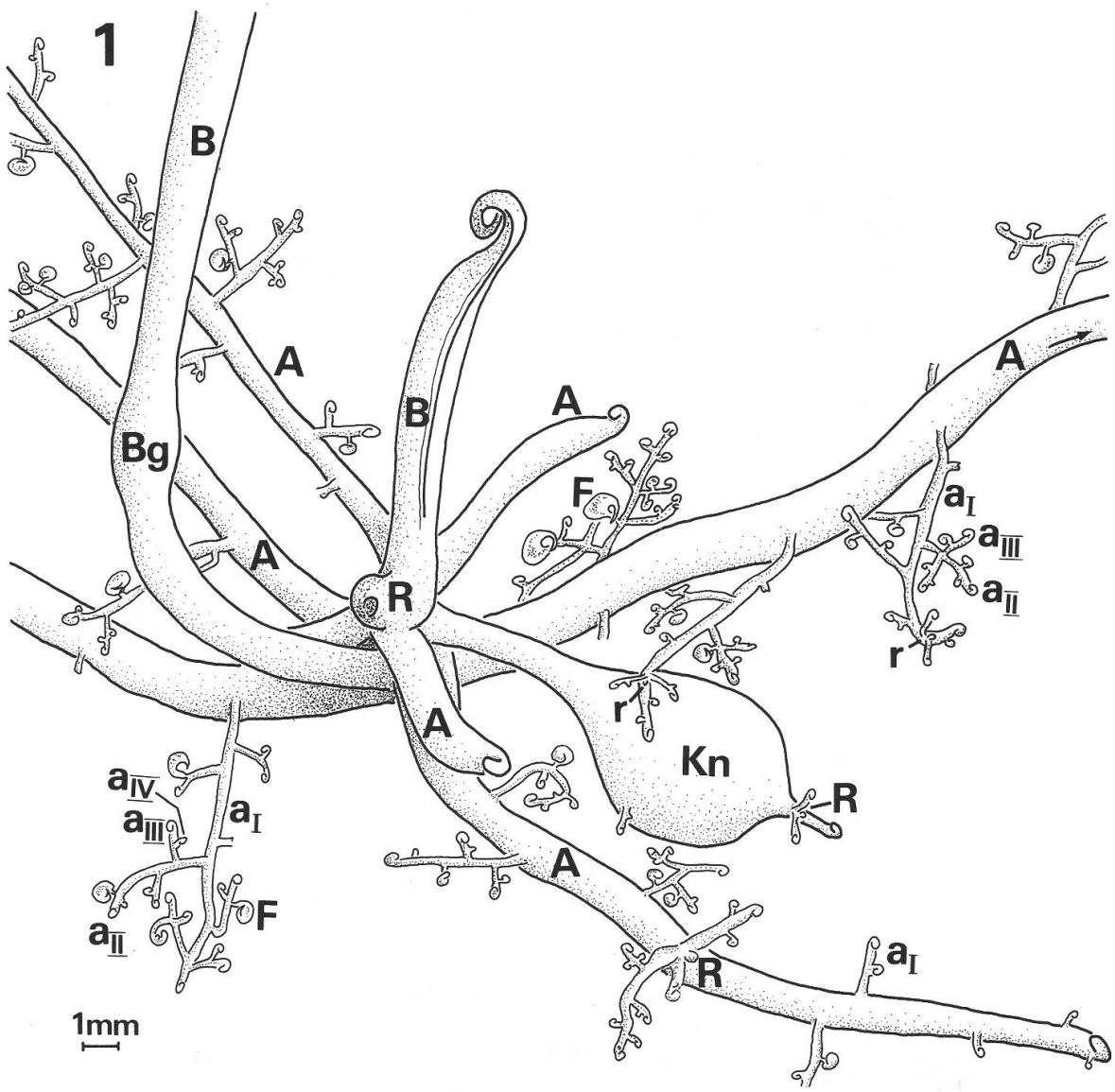
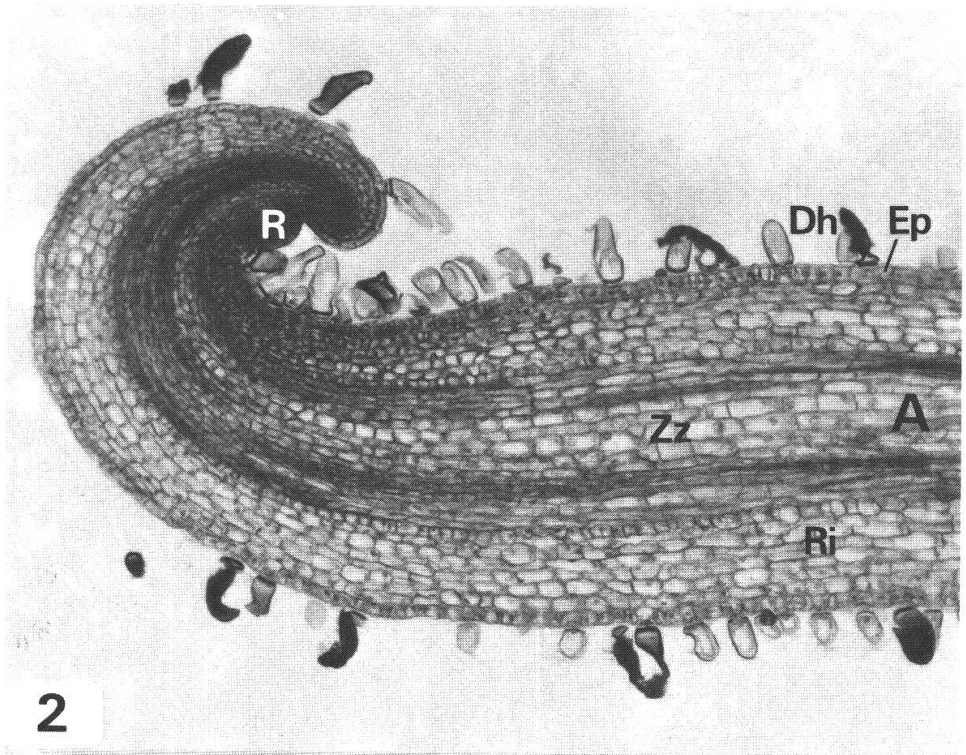


Abb. 1. Stellungsverhältnisse bei *Utricularia alpina*. Die dicken Ausläufer (A) tragen auf der Dorsalseite R-Rosetten mit Blättern (B) und weiteren A-Ausläufern und an den Flanken dünne Ausläufer erster Ordnung (a_I). Diese können ihrerseits auf der Dorsalseite r-Rosetten und an den Flanken a_{II}-Ausläufer und Fangblasen (F) ausbilden. a_{III}, a_{IV} = dünne Ausläufer dritter und vierter Ordnung, Kn = Speicherknolle, Bg = Blattgelenk. → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (vgl. Abb. 10, 60, 64).

3.1.1.1. Blätter

Die Blätter von *U. alpina* stehen aufrecht und sind auf beiden Seiten kräftig grün. Sie variieren in Größe und Form, mit einer Länge von 6–23 cm und einer Breite von 1,5–3 cm. Die Blattspreite ist elliptisch oder lanzettlich. Im basalen Teil verschmälert sie sich allmählich in einen kurzen, dünnen Blattstiel. Letzterer zeigt bei einigen Blättern etwa in der Mitte eine leichte Verdickung (Abb. 1). Dieses „Gelenk" dient wohl dazu, die Blätter in eine günstige Stellung zum Licht zu bringen.



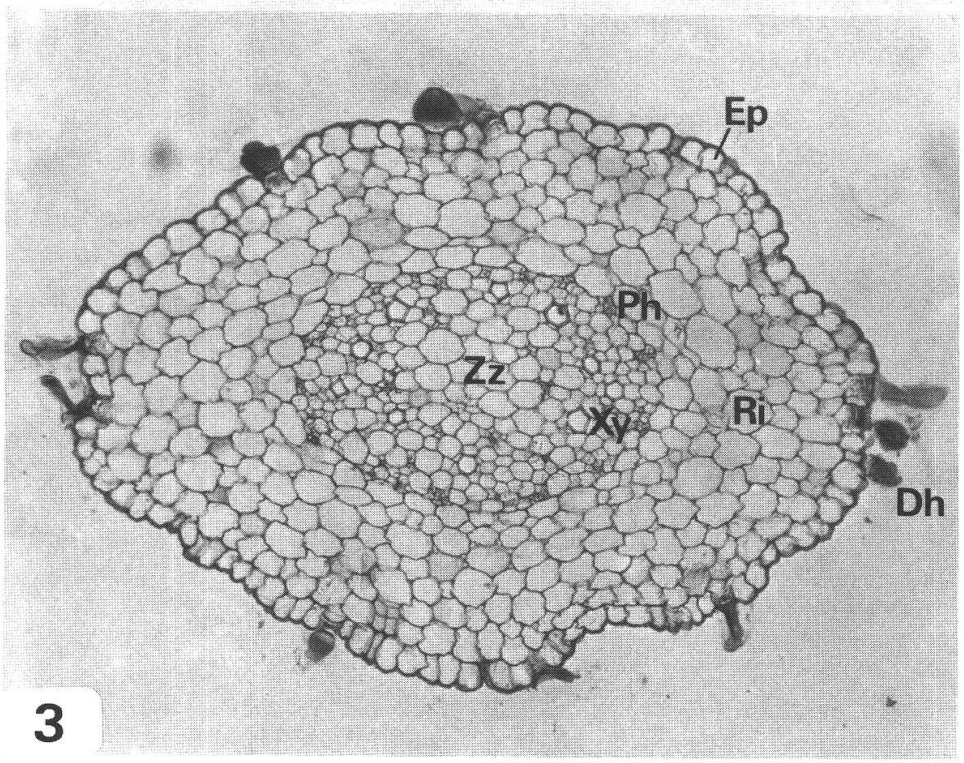


Abb. 2–3. *Utricularia alpina*. – 2, Längsschnitt durch die stark gerollte Spitze eines dicken Ausläufers (A), mit einem Rosetteninitialstadium (R) auf der Dorsalseite [90 ×]. – 3, Querschnitt durch einen dicken Ausläufer [100 ×]. Ep = Epidermis mit vereinzelten Drüsenhaaren (Dh), Ri = Rinde mit großen, parenchymatischen Zellen, Zz = Zentralzylinder mit zerstreuter Anordnung der Phloem- (Ph) und Xylemelemente (Xy).

Fangblasen treten an den Blättern nie auf; manchmal jedoch kleine Höcker, die sich nicht weiter differenzieren (Abb. 4). Sie befinden sich auf der Blattunterseite oder an den Blattkanten.

Am Anfang ihrer Entwicklung sind die Blätter von *U. alpina* farnartig eingerollt (Abb. 4, 13, 14). Sie sind gekennzeichnet durch ein langandauerndes Apikalwachstum (Goebel 1889b). Die Spitze von vermeintlich ausgewachsenen Blättern ist oft noch schwach gebogen. Solche Blätter können nach Goebel (1889b) ausläuferartig weiterwachsen. Ähnliches trat bei den Pflanzen am Botanischen Garten Zürich bisher weder spontan auf noch konnte es durch Experimente, wie sie Merl (1915) mit *U. longifolia* durchführte, induziert werden. An der Spitze junger Blätter wird aber oft ein Adventivsproß gebildet, wenn diese von der Pflanze abgetrennt und in feuchter Luft auf Moos gelegt werden (Abb. 5). Die Organe des abgebildeten Adventivsprosses stehen in einer Spirale mit einem Divergenzwinkel um 144°, was abgesehen von den Ausläufern A_1 und A_2 auch für die Organe der R-Rosetten zutrifft (vgl. Abb. 13, 15).

3.1.1.2. Die A-Ausläufer

Die dicken Ausläufer sind rhizomartige, chlorophyllose Stränge, die jedoch ergrünen, sobald sie ans Licht stoßen. Sie sind 0,5–2,5 mm breit, können aber zu Speicherknollen mit über 1 cm Durchmesser anschwellen (Abb. 1). Diese haben ganz verschiedene Formen. Es gibt eiförmige, kugelige und spindelförmige Knollen. Sie dienen mehr der Wasser- als der Nährstoffspeicherung und helfen der Art, Trockenzeiten zu überstehen (Siebert 1912, Juniper et al. 1989).

Im Querschnitt durch einen A-Ausläufer erkennt man, daß die Leitbündel bei *U. alpina,* wie bei *Utricularia* ganz allgemein, bezüglich der Anordnung des Phloems und Xylems ein eigentümliches Muster zeigen, das stark von demjenigen typischer Dikotyledonen abweicht (Abb. 3). Die Phloem- und Xylemelemente vereinigen sich nicht zu kollateralen Einzelbündeln, sondern verlaufen unabhängig im Zentralzylinder, durch Parenchymzellen voneinander getrennt. Ein Kambium tritt nirgends in der ganzen Pflanze auf (Schenck 1887).

A-Ausläufer sind bezüglich Durchmesser nicht immer klar von a-Stolonen erster Ordnung (a_I) zu unterscheiden. Als sicheres Unterscheidungskriterium lassen wir die Position gelten: A-Ausläufer entspringen stets an einer Kurztriebachse (Rosette) oder paarweise, schief dorsal an einer relativen Hauptachse, um damit die Bildung einer R-Rosette einzuleiten. a_I-Ausläufer inserieren lateral und einzeln an einem A-Stolon und zeigen keine nachfolgende Rosettenbildung (Abb. 1, 60, 64).

3.1.1.3. Die a-Ausläufer

Die dünnen Ausläufer sind zarte Triebe, die bei einem Durchmesser von weniger als 1 mm eine Länge von mehreren cm erreichen können. Häufig bleiben sie aber relativ kurz (um 3 cm). Sie scheinen in ihrem Wachstum, im Gegensatz zu den A-Ausläufern, beschränkt. Die a-Ausläufer entsprechen aber trotzdem in vielem den A-Stolonen. Sie wachsen ebenfalls mit gerollter, unbehaarter Spitze (Abb. 9) und haben ein ähnliches Querschnittsbild. Allerdings ist der Zentralzylinder im Vergleich zur Rinde stark reduziert. Oft enthält er nur noch ein einzelnes Xylemelement, ein paar Siebröhren und einige wenige Parenchymzellen.

Die a-Ausläufer erster Ordnung (a_I) zeigen eine distiche Anordnung mit unregelmäßigen Abständen zwischen den einzelnen a_I-Stolonen (Abb. 1). Sie entstehen ohne Bezug

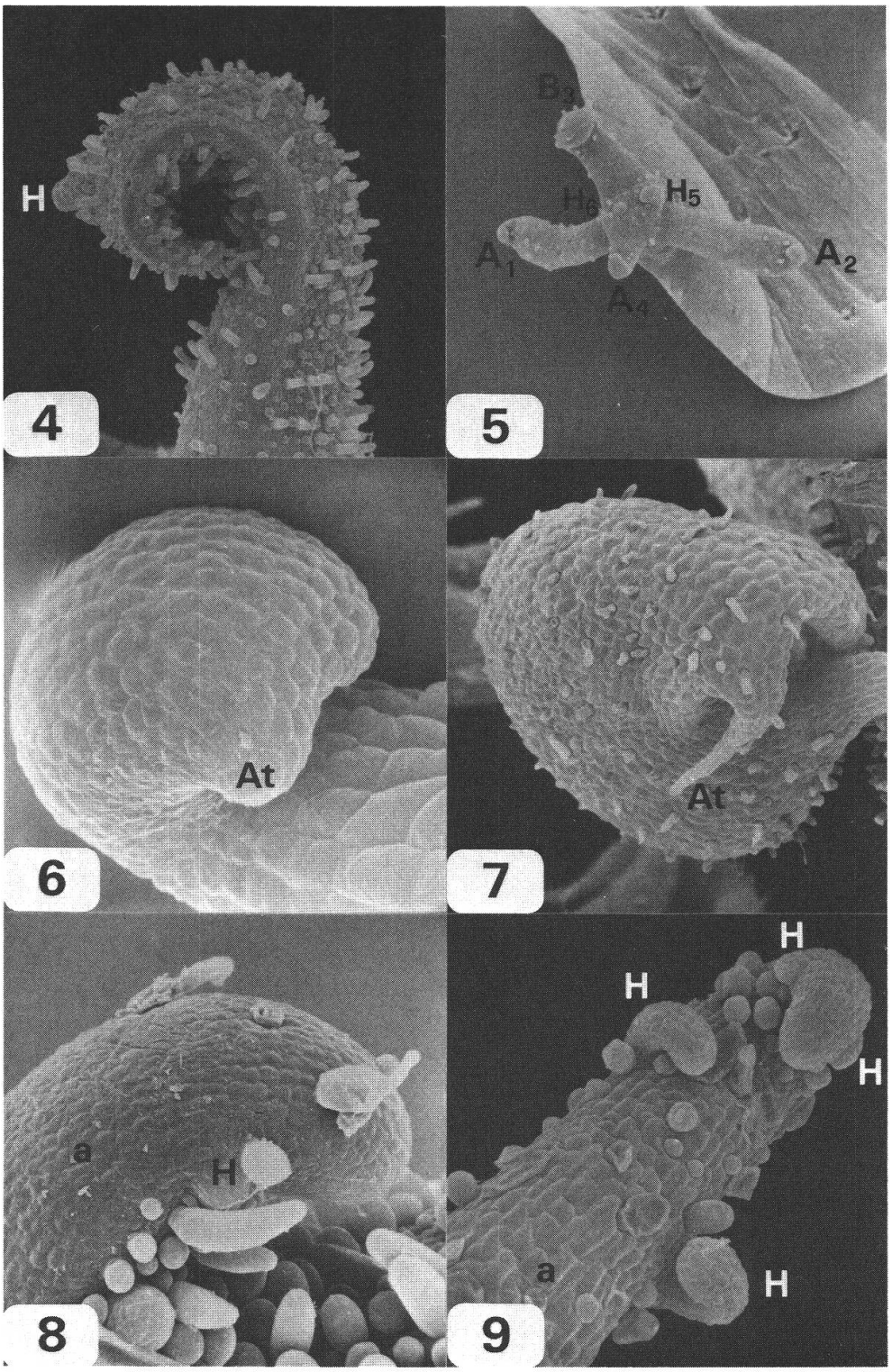


Abb. 4–9. *Utricularia alpina*. – 4, Gerollte Spitze eines 2 cm langen Blattes. H = Höcker auf der Blattunterseite [55 ×]. – 5, Adventivsproß an der Spitze eines jungen Blattes. Die Organe des Adventivsprosses stehen in einer Spirale: A_1, A_2 = erste Ausläufer, B_3 = erstes Blatt, A_4 = weiterer Ausläufer, H_5, H_6 = zusätzliche Primordien [7,5 ×]. – 6, Junge Fangblase mit angeschwollenem Ende. Ansatzweise erkennt man bereits die beiden Antennen (At) [135 ×]. – 7, Ausgewachsene Blase mit zwei unverzweigten, zurückgeschlagenen Antennen (At) [72 ×]. – 8, Junges, gekrümmtes Stadium eines dünnen Ausläufers (a) mit einem flankenständigen Primordium (H) [270 ×]. – 9, Älteres Stadium eines a-Ausläufers mit disticher Anordnung der flankenständigen Auswüchse (H) und gerollter Spitze [195 ×].

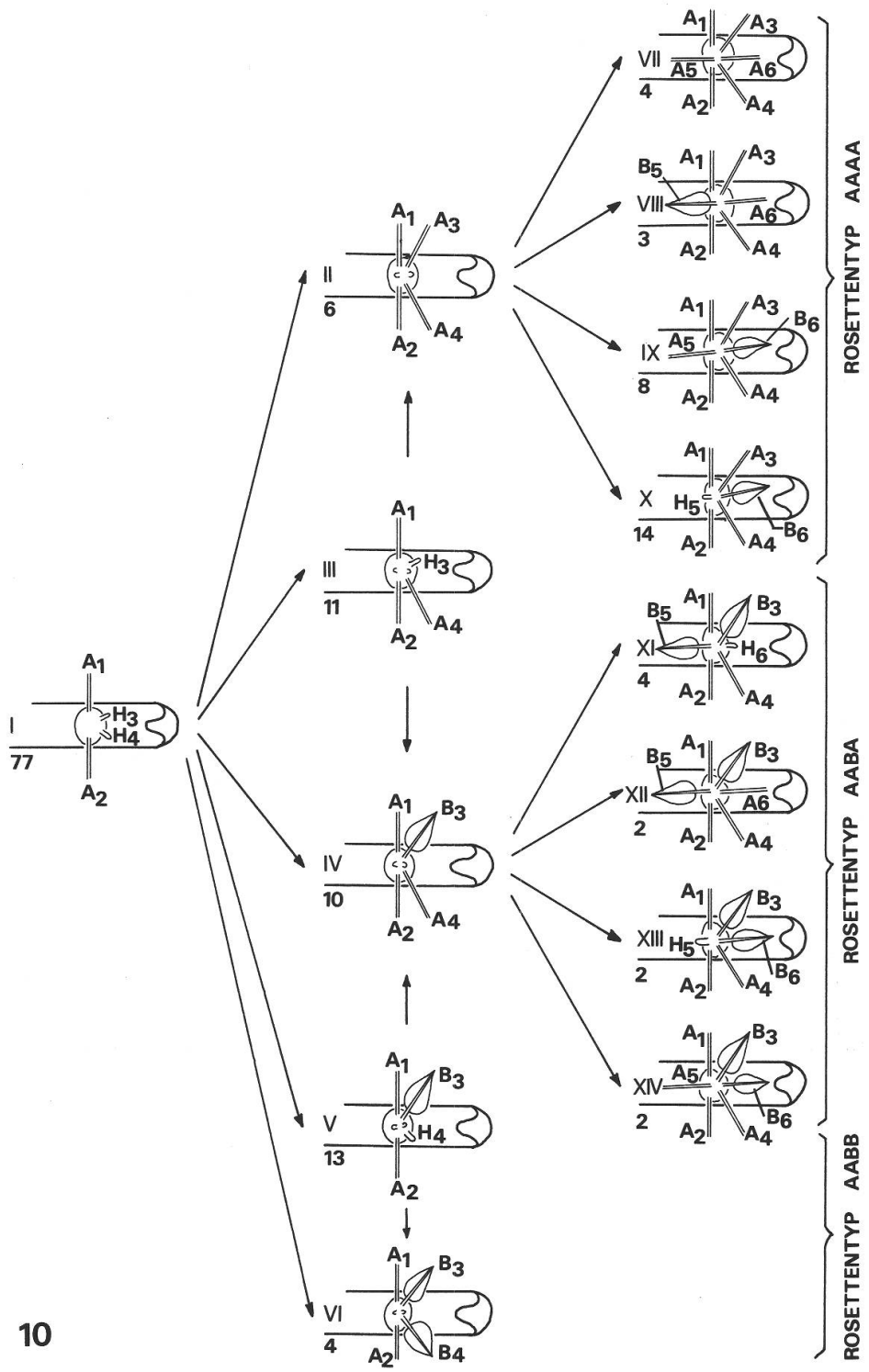


Abb. 10. Entwicklung der drei Rosettentypen von *Utricularia alpina*. Jede Figur (10/I–XIV) zeigt eine Aufsicht auf ein Entwicklungsstadium (je rechts die eingerollte Spitze des rosettenbildenden A-Ausläufers). Die arabische Zahl in jeder Figur unten links gibt die Anzahl beobachteter Rosetten mit dem entsprechenden Muster an (Gesamtzahl der untersuchten Rosetten: 160). Die Rosettenentwicklung verläuft in Pfeilrichtung. B = Blatt, A = Ausläufer, H = Primordium (Entwicklungsschicksal noch nicht erkennbar). Index (hinter B, A oder H) = Numerierung der Organe nach der wahrscheinlichen Anlegungsreihenfolge, wobei 1 und 2, sowie 3 und 4 vertauscht werden können.

Abb. 11–16. *Utricularia alpina*. – 11, Junges Rosettenstadium mit zwei schief-dorsalen, großen Primordien (H_1 und H_2) und einem vertieften, meristematischen Feld mit drei weiteren Höckern (H_3–H_5). Die Anlagen H_3 und H_4 bilden mit H_1 und H_2 ein zur Spitze der relativen Hauptachse gerichtetes, gleichseitiges Trapez [60 ×]. – 12, Das Primordium H_5 entsteht deutlich vor H_6. Es liegt auf der Basislinie des durch H_1–H_4 begrenzten Trapezes (Strichellinie) [125 ×]. – 13, Rosette vom Typ AAAA mit einem Blatt (B) in Position 6 und einem Ausläufer (A) in Position 5. → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse [18 ×]. – 14, Die Rosette vom Typ AABA unterscheidet sich von derjenigen der Abb. 13 durch das Vorhandensein eines Blattes (B) in Position 3 oder 4. Der Ausläufer A_2 ist abgebrochen [36 ×]. – 15, Die Blätter (B), Ausläufer (A) und Primordien (H) stehen in einer Spirale am Rosettenknoten. Der Winkel zwischen einem Organ und dem nächsten beträgt ca. 144°. A_1 und A_2 schließen den Rosettenknoten in ihrer Mitte ein. Sie gehören nicht zu dieser Spirale [66 ×]. – 16, Die Blüten werden in den distalen Achseln der ebenfalls spiralig stehenden Brakteen (T) angelegt. S = Schuppe, V = Brakteole, K = Kelchblatt [65 ×].

zu einem Tragblatt oder einer Schuppe und können, ebenfalls in flankenständiger, zweizeiliger Anordnung, weitere Ausläufer (a_{II}) oder bereits Fangblasen hervorbringen (Abb. 1). An den a-Ausläufern dritter und vierter Ordnung findet man fast nur noch Fangblasen.

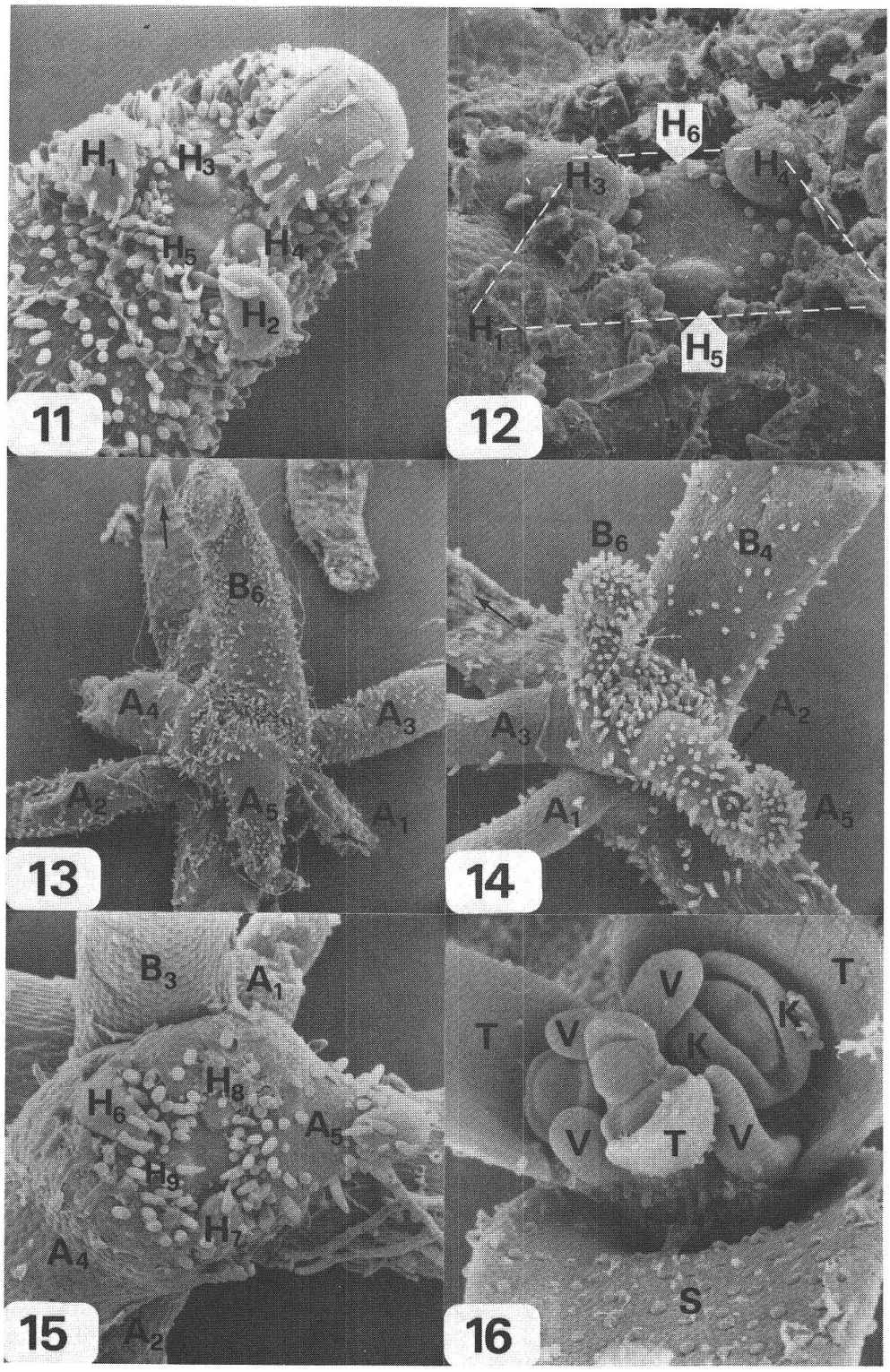
3.1.1.4. Die Fangblasen

Die ausgewachsene Fangblase ist ungefähr 1 mm groß, kurz gestielt und mit Drüsenhaaren besetzt (Abb. 7). Der Mund liegt basal. Er wird von der vorgezogenen Oberlippe verdeckt. Letztere trägt seitlich je eine unverzweigte, zurückgeschlagene Antenne, die etwa halb so lang ist wie die Blase selbst (Taylor 1976).

Fangblasen und a-Ausläufer höherer Ordnung (a_{II}–a_{IV}) können einander von der Stellung her beliebig ersetzen (Abb. 1). Am Anfang ihrer Entwicklung kann man noch nicht zwischen einem Fangblasenprimordium und einem Ausläuferprimordium unterscheiden. Es ist ein kleiner Höcker vorhanden, der sich streckt und dorsalwärts einkrümmt. Wird aus ihm eine Fangblase, so schwillt er an der Spitze an (Abb. 6). Das äußerste Ende wird flach und bald darauf werden zwei Hörnchen gebildet, die später zu Antennen auswachsen. Entwickelt sich aus dem Primordium aber ein a-Ausläufer, so entsteht nah der Spitze ein kleiner Buckel (Abb. 8). Dieser wird größer und es werden weitere seitliche Organe gebildet (Abb. 9). Die Spitze des a-Ausläufers bleibt immer schmal.

3.1.1.5. Die R-Rosetten

Die R-Rosetten von *U. alpina* treten in Abständen von (1,5–)2–6(–8) cm auf. Sie zeigen ein Verzweigungsmuster, das für Dikotyledonen sehr ungewöhnlich ist. Es entsteht nicht ein Seitentrieb in der Achsel eines Tragblattes, sondern es werden zwei Primordien (H_1 und H_2) gleichzeitig auf der Dorsalseite eines A-Ausläufers gebildet, das eine Primordium leicht rechts, das andere links der Medianebene. Sie werden sehr früh, noch in der gerollten Spitze der relativen Hauptachse angelegt (Abb. 2), wachsen und beginnen sich einzukrümmen. Zwischen ihnen, leicht zur Spitze der relativen Hauptachse verschoben, entwickeln sich zwei weitere Primordien (H_3 und H_4 in Abb. 11). Sie liegen wieder nebeneinander, etwas näher an der Medianebene der Abstammungsachse als H_1 und H_2, so daß sie mit diesen ein gleichseitiges Trapez bilden (Abb. 12). Oft ist einer der beiden Höcker H_3 und H_4 deutlich stärker entwickelt als der andere. Die beiden Anlagen befinden sich am Rande eines vertieften, meristematischen Feldes, das oft von einem Haarkranz umgeben wird (Abb. 11, 12).



Wenn die ersten vier Rosettenorgane noch recht klein sind, werden bereits die Primordien H_5 und H_6 angelegt. Der Höcker H_5 entsteht meistens deutlich früher als H_6. Er liegt auf der Basislinie des durch die Organe H_1-H_4 definierten Trapezes, in der Mitte zwischen H_1 und H_2 (Abb. 12). Das Primordium H_6 wird zwischen H_3 und H_4 gebildet und ist einem dieser beiden Höcker etwas genähert.

Aus den Primordien H_1 und H_2 entwickeln sich stets A-Ausläufer (A_1 und A_2). Die Höcker H_3-H_6 wachsen je nach Rosette zu Blättern oder ebenfalls zu A-Ausläufern aus. Das Rosettenzentrum wölbt sich zwischen A_1 und A_2 zu einer Kurztriebachse auf, die in der Folge als „Rosettenknoten" bezeichnet wird.

Aufgrund der Positionen und des Entwicklungsschicksals der Höcker H_3 und H_4 lassen sich bei *U. alpina* drei Typen von R-Rosetten unterscheiden. Diese sollen anhand der Abb. 10/I–XIV besprochen werden. Die Häufigkeiten, mit denen die einzelnen Rosettentypen gefunden wurden, sind ebenfalls in Abb. 10 angegeben.

Rosettentyp AAAA: Rosetten mit vier Ausläufern (A) als erste Auswüchse (Abb. 10/II). Aus jedem der vier Primordien H_1-H_4 entwickelt sich ein A-Ausläufer. A_1 und A_2 stehen rechtwinklig von der relativen Hauptachse ab, A_3 und A_4 weisen schräg nach vorne. Bei der Mehrzahl der Rosetten dieses Verzweigungstyps entstehen aus den Anlagen H_5 und H_6 je ein Blatt und ein Ausläufer (Abb. 10/VII–X). Dabei geht das erste Rosettenblatt bei 22 von 25 Rosetten aus dem kleineren, vorderen Primordium H_6 hervor (Abb. 10/IX–X; Abb. 13). Da nie eine AAAA-Rosette mit je einem Blatt an den Positionen 5 und 6 beobachtet werden konnte, darf angenommen werden, daß sich der Höcker H_5 in Abb. 10/X zu einem Ausläufer entwickeln wird. – Nur bei 4 von 29 AAAA-Rosetten mit 6 Organen wurden alle 6 Rosettenauswüchse zu Ausläufern (Abb. 10/VII).

Rosettentyp AABA: Rosetten mit drei Ausläufern und einem Blatt als erste Auswüchse (Abb. 10/IV). Das erste Blatt entsteht entweder aus H_3 oder aus H_4, der dritte Ausläufer entsprechend aus H_4 bzw. H_3. Die Ausläufer wachsen im Substrat stets nach unten oder horizontal, das Blatt senkrecht nach oben.

Auch bei diesem Rosettentyp entwickeln sich aus den Primordien H_5 und H_6 bevorzugt ein Ausläufer und ein Blatt (Abb. 10/XI–XIV). Letzteres wurde bei 6 von 10 Rosetten aus dem hinteren, größeren Primordium (H_5) gebildet (Abb. 10/XI, XII). Bei den restlichen 4 Rosetten ging das Blatt aus H_6 und der Ausläufer aus H_5 hervor (Abb. 14). – AABA-Rosetten mit je einem Ausläufer an den Positionen 5 und 6 oder je einem Blatt an diesen Stellen traten nicht auf.

Rosettentyp AABB: Rosetten mit zwei Ausläufern und zwei Blättern als erste Auswüchse (Abb. 10/VI). Aus H_1 und H_2 entwickelt sich je ein Ausläufer, aus H_3 und H_4 je ein Blatt. Ältere Stadien dieses Rosettentyps konnten nicht beobachtet werden.

Insgesamt wurden 160 Rosetten untersucht. Es traten 35 AAAA-, 20 AABA- und 4 AABB-Kurztriebe auf. Außerdem gab es 11 Rosetten mit drei Ausläufern und einem großen Höcker (Abb. 10/III) und deren 13 mit A_1, A_2, einem Blatt und einem Höcker (Abb. 10/V). In beiden Fällen kann man nicht entscheiden, welcher Rosettentyp daraus entstehen wird, da sich Blatt- und Ausläuferprimordien erst unterscheiden, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben.

Die weitere Entwicklung der Rosetten erfolgt bei allen drei Typen in ähnlicher Weise. In der Knotenmitte, an der Grenze zwischen Meristemfeld und Haarkranz, werden weitere Höcker angelegt. Das Primordium H_8 entsteht ungefähr über dem Organ der Position 3, H_9 über Organ 4 und H_{10} über Organ 5 (Abb. 15). Die Blätter und A-Ausläufer der Rosetten von *U. alpina* werden demzufolge in einer Spirale mit annähernd 2/5 Divergenz am Rosettenknoten gebildet. Allerdings müssen die Ausläufer A_1 und A_2 dabei außer acht gelassen werden.

Man gewinnt den Eindruck, daß sich Ausläufer und Blätter am Rosettenknoten beliebig ersetzen können, da an fast jeder Position sowohl ein Blatt als auch ein Ausläufer entstehen kann. Es gelten aber doch gewisse Regeln:

- Die Rosetten von *U. alpina* sind Verzweigungen ohne Tragblatt.
- Aus den ersten beiden Rosettenprimordien H_1 und H_2 entwickeln sich immer zwei Ausläufer. Sie haben eine besondere Stellung, ganz unten am Rosettenknoten, an der Grenze zwischen diesem und der relativen Hauptachse.
- Das erste Blatt einer Rosette geht bevorzugt aus einem der vorderen Höcker hervor: aus H_3 oder H_4 bei den Typen AABA und AABB und aus H_6 beim Typ AAAA.

3.1.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

Nach der Bildung von 6–9 Rosettenorganen kann der Kurztrieb in eine (10–)22–28 (–35) cm lange Infloreszenzachse übergehen (Taylor 1976). Diese hat einen Durchmesser um 2 mm und zeigt im Querschnitt das typische „*Utricularia*-Muster" mit zerstreuter Anordnung der Phloem- und Xylemelemente (Schenck 1887). Im unteren Drittel trägt die Infloreszenzachse meistens 2 Schuppen mit je einem achselständigen Höcker oder einer verkümmerten Knospe, im oberen Teil 4–7 spiralig gestellte Blüten in einer lockeren Traube. Die Blüten sind 3,5–4,5 cm groß und hängend. *U. alpina* blüht in Kultur von Anfang Mai bis Ende Juli.

Was die Infloreszenzen betrifft, folgen alle untersuchten *Utricularia*-Arten Regeln, wie sie für typische Dikotyledonen gelten. Die einzelne Blüte entspringt stets in der distalen Achsel eines schuppenartigen Tragblattes (Abb. 16). Auch Vorblätter (Brakteolen) sind vorhanden. Sie stehen an der Basis des Blütenstiels, zu beiden Seiten des etwas größeren Tragblatts und bilden mit diesem eine scheinbar dreiteilige Braktee (Abb. 16).

Die Blütenknospen werden bei *U. alpina* von zwei median gestellten, blaßgrünen, 2–3 cm großen Kelchblättern geschützt. Die meist weiße Krone ist, wie bei allen Utricularien, sympetal und ausgeprägt zweilippig. Sie endet in einem Sporn, der bei *U. alpina* etwa so lang ist wie die Unterlippe und parallel zu dieser verläuft. Die Oberlippe ist einfach, mit breit abgerundeter Spitze. Der Eingang zum Schlund wird durch den stark vorgewölbten, eigelben Gaumen der Unterlippe verschlossen (vgl. farbige Abbildung in Pietropaolo & Pietropaolo 1986).

3.2. Utricularia longifolia

Die Anatomie dieser Art wurde von Merl (1915) und eingehender von Troll & Dietz (1954) untersucht. Die beiden letztgenannten Autoren machten auch morphologische Beobachtungen, die teilweise von den hier vorliegenden Resultaten abweichen. Goebel (1889 b, 1891 a) stellte fest, daß ein Ausläufer sich abflachen und als Blatt weiterwachsen kann und umgekehrt. Die Fangblasen werden beschrieben von Lloyd (1931) und Juniper et al. (1989). Farbige Abbildungen der Blüten finden sich bei Pietropaolo & Pietropaolo (1986).

3.2.1. Aufbau im vegetativen Bereich

3.2.1.1. Die Blätter

U. longifolia hat auf den ersten Blick große Ähnlichkeit mit *U. alpina*. Sie besitzt (6–)12–30 cm lange, schmale Blätter, die sich allmählich in einen kurzen Blattstiel verengen. Neben diesen großen, lanzettlichen, aufrechten B-Blättern treten noch kleine, zarte b-Blätter auf. Letztere werden 2–4(–8) cm lang, liegen oftmals dem Substrat auf, haben im Verhältnis eine viel breitere, verkehrt eiförmige Blattspreite und sind in den meisten Fällen sitzend oder nur sehr kurz gestielt. Alle photosynthetisch aktiven Organe gehen aus chlorophyllosen, stolonartigen Trieben hervor (Abb. 17). Dabei stehen die

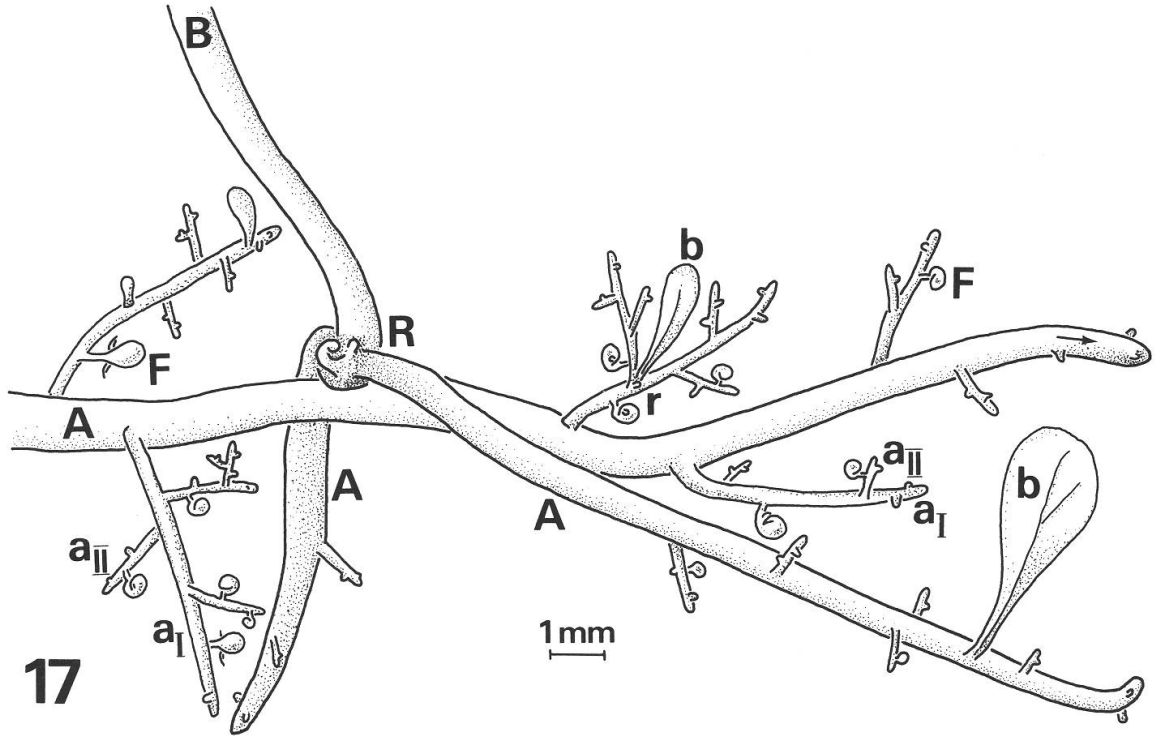


Abb. 17. Stellungsverhältnisse bei *Utricularia longifolia*. Die großen Rosetten (R) werden von dicken Ausläufern (A) und B-Blättern gebildet. Es sind invers-axilläre Verzweigungen auf der Dorsalseite einer relativen Hauptachse. Die a_I-Ausläufer inserieren ohne bestimmte Regeln an derselben. Sie tragen r-Rosetten, b-Blätter, Fangblasen (F) und weitere Ausläufer (a_{II}). → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (vgl. Abb. 61, 65).

B-Blätter bevorzugt auf der Dorsalseite der dicken Ausläufer (= A), in Rosetten (Abb. 61). Die b-Blätter kommen häufig an den dünnen Ausläufern (= a) vor, seltener ebenfalls an den dicken Stolonen. Sie inserieren ohne bestimmte Regeln an den Flanken oder auf der Oberseite der Triebe (Abb. 65). Manchmal sind die b-Blätter Teil einer r-Rosette, in anderen Fällen nicht. Es treten Übergänge zwischen den beiden Blatttypen auf, so daß eine klare Trennung in zwei Kategorien nicht immer möglich ist.

Die beiden Blatttypen unterscheiden sich in ihrer Entwicklung. Bei den b-Blättern entsteht aus einem buckligen Primordium ein längliches Organ, das sich am Ende abflacht und dann einfach immer größer wird. Bei den Blättern vom B-Typ rollt sich die Spitze zur Oberseite hin ein. Wie bei *U. alpina* bleibt das B-Blatt in der Apikalregion noch gekrümmt, wenn es schon mehrere cm lang ist (vgl. Abb. 4).

Die Blätter von *U. longifolia* können an ihrer Spitze als Ausläufer weiterwachsen. Dies kann spontan auftreten (Goebel 1891 a), aber auch experimentell induziert werden (Merl 1915). Schneidet man noch junge, ca. 3 cm lange B-Blätter am Rosettenknoten ab und legt sie in eine Petrischale mit frischem Wasser, so beginnt sich bei etwa jedem vierten Blatt die Spitze zu verlängern. Sie wächst zu einem Stolon aus. Gleichzeitig wird auf der Blattoberseite, kurz vor der Verschmälerung, ein Adventivsproß gebildet (Abb. 18).

3.2.1.2. Die Ausläufer

Im Gegensatz zu den Ausläufern von *U. alpina* kriechen diejenigen von *U. longifolia* mit ungeschützter, ungerollter Spitze im Moos oder in modernder Rinde (Abb. 17, 19,

75, 76). Die dicken Stolonen (=A) erreichen einen Durchmesser von 1–2 mm und schwellen an keiner Stelle zu Speicherknollen an. Sie sind nur mit wenigen Drüsenhaaren besetzt. Das Querschnittsbild eines A-Ausläufers von *U. longifolia* (Abb. 77) entspricht jenem eines A-Ausläufers von *U. alpina* (Abb. 3).

Jeder A-Ausläufer von *U. longifolia* kann auf seiner Dorsalseite R-Rosetten hervorbringen, die aus weiteren A-Ausläufern und B-Blättern bestehen. Daneben bilden die dicken Triebe als Sprossungen a_I-Ausläufer. Diese stehen in recht unregelmäßiger Anordnung. Zwar kommen sie bevorzugt in den Flankenregionen vor, doch sind sie nie genau zweizeilig alternierend, wie es Troll & Dietz (1954) beschreiben und wie es für die Stolonen von *U. alpina* zutrifft (Abb. 17, 60, 61).

Der Durchmesser der dünnen Ausläufer erster Ordnung (=a_I) beträgt maximal 1,5 mm, ist jedoch stets geringer als derjenige des sie tragenden A-Ausläufers. Die Ausläufer höherer Ordnung (a_{II}–a_{IV}) sind oft nicht einmal 1 mm dick.

Die Seitenorgane der a_I-Stolonen zeigen noch deutlicher eine unregelmäßige Anordnung. Als seitliche Sprossungen kommen weitere dünne Ausläufer, b-Blätter, r-Rosetten, Fangblasen und selten B-Blätter in Frage. An den a-Stolonen höherer Ordnung findet man nur noch Fangblasen, weitere a-Ausläufer und ausnahmsweise ein b-Blatt (Abb. 17, 65).

Die dünnen Ausläufer können an ihrem Ende plötzlich abflachen und zu Blättern werden. Man erkennt solche „Blätter" daran, daß an ihrem Stiel (=Stolon) Fangblasen auftreten, was bei den typischen Blättern von *U. longifolia* sonst nicht der Fall ist (Goebel 1891 a).

3.2.1.3. Die Fangblasen

Die Fangblasen von *U. longifolia* sind etwa 1 mm groß und mit Drüsenhaaren versehen. Der Mund liegt basal. Er wird von der vorgezogenen Oberlippe geschützt, die sich in zwei Antennen gabelt. Letztere sind seitlich zurückgeschlagen und tragen weitere Anhängsel (Abb. 20; Juniper et al. 1989).

Die Entwicklung der Fangblasen von *U. longifolia* verläuft ähnlich derjenigen von *U. alpina*.

3.2.1.4. Die R-Rosetten

R-Rosetten werden in großen Abständen (oft über 10 cm auseinander) auf der Dorsalseite von dicken Ausläufern, seltener von a_I-Stolonen gebildet. Im Gegensatz zu den Rosetten von *U. alpina* tritt bei denjenigen von *U. longifolia* stets ein Tragblatt vom B-Typ auf. Die Rosette wird invers-axillär gebildet, d. h. in der Blattachsel, die der Spitze der relativen Hauptachse entfernter liegt (Abb. 17).

Bei *U. longifolia* kommt nur ein Rosettentyp vor. Zuerst wird auf der Dorsalseite der Abstammungsachse immer ein Tragblattprimordium (B_1) gebildet. Es ist mit der Blattoberseite etwa zur Basis der Abstammungsachse hin orientiert und krümmt sich auch nach hinten ein.

Als nächstes wird die Ansatzstelle des Tragblatts wulstartig verbreitert; der Rosettenknoten entsteht. An diesem wird rechts und links je ein Höcker (H_2 und H_3) sichtbar (Abb. 21). Aus beiden Primordien wird ein Ausläufer, wobei A_2 meist etwas früher als A_3 auswächst und sich kräftiger entwickelt (Abb. 21).

Der Rosettenknoten ist bei *U. longifolia* kahl und man kann auch kein vertieftes, meristematisches Feld erkennen. Die folgenden Höcker H_4 und H_5 werden so am Knoten angelegt, daß H_4 auf die Rückseite zu liegen kommt und H_5 oben, in die Mitte

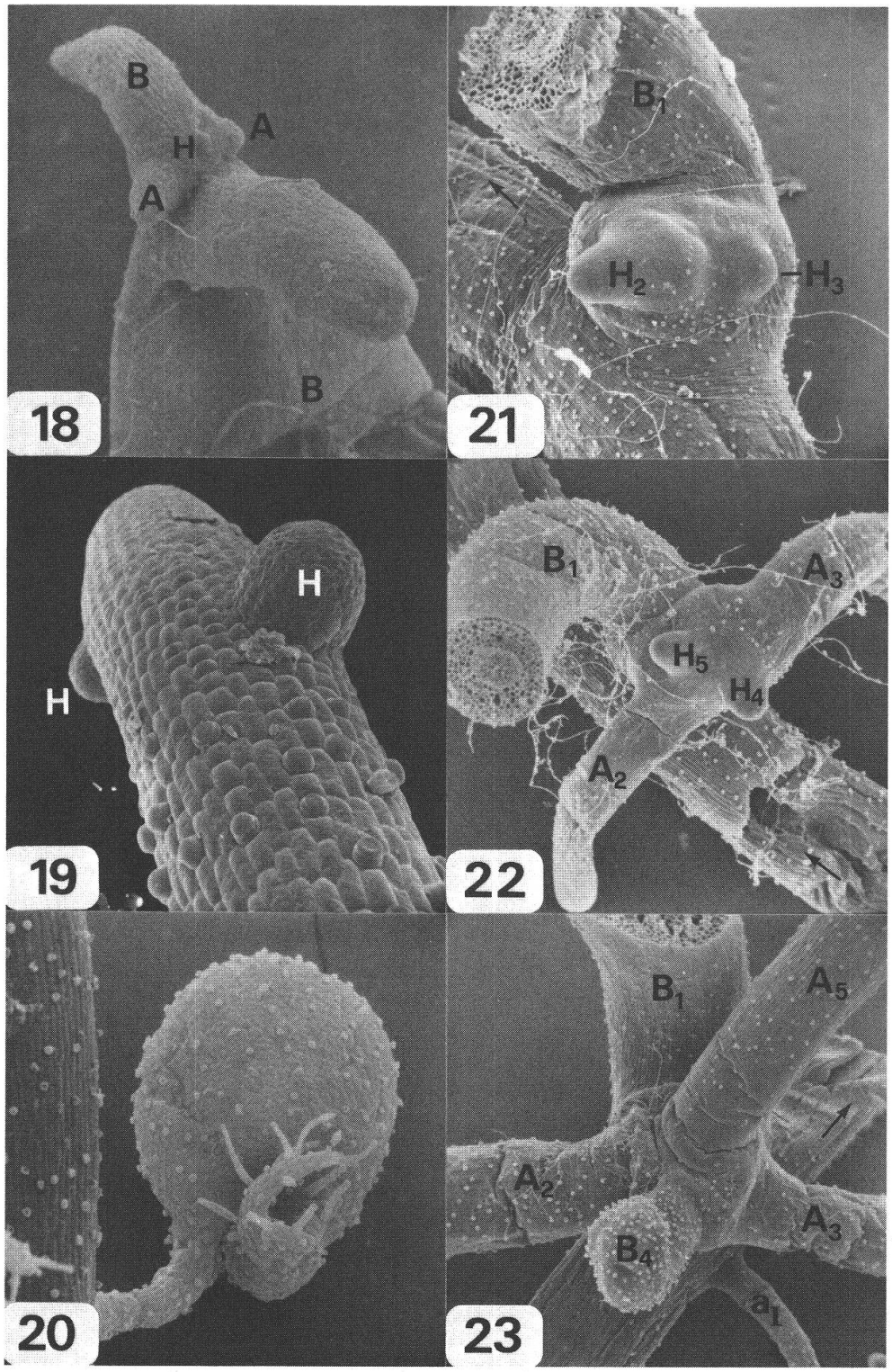


Abb. 18–23. *Utricularia longifolia.* – 18, B-Blatt, das an seiner Spitze ausläuferartig weitergewachsen ist und auf der Oberseite einen Adventivsproß gebildet hat. B = Blatt, A = Ausläufer, H = Primordium [25 ×]. – 19, Fingerförmige, ungerollte Spitzes eines a_I-Ausläufers. Die Primordien (H) werden rund um den ganzen Stolon ausgegliedert [270 ×]. – 20, Ausgewachsene Fangblase mit mehreren Haaren an den Antennen [60 ×]. – 21, Junges Rosettenstadium mit zwei Höckern (H_2, H_3) vor dem Tragblatt (B_1), die später zu Ausläufern auswachsen (A_2, A_3). → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse [33 ×]. – 22, 23, Die Primordien H_4 und H_5 werden vorn und hinten am Rosettenknoten angelegt. H_4 wächst zuerst aus und wird zu einem Blatt (B_4), H_5 entwickelt sich zu einem Ausläufer (A_5). a_I = flankenständiger Ausläufer [33 ×, 30 ×].

(Abb. 22). H_4 entwickelt sich fast immer zu einem zweiten Blatt (B_4), H_5 zu einem Ausläufer (A_5) (Abb. 23). Nur bei 3 von 21 untersuchten Rosetten mit fünf oder mehr Organen wurde sowohl aus H_4 als auch aus H_5 ein Ausläufer.

Die weiteren Rosettenorgane werden, wie schon die Primordien H_2/H_3 oder H_4/H_5 annähernd paarweise, oben am Rosettenknoten angelegt. Verbindet man die Rosettenorgane nach ihrer Entstehungsreihenfolge, so erhält man in einzelnen Fällen wohl eine Schraubenlinie, aber niemals eine so regelmäßige Spirale wie bei *U. alpina* (Abb. 15). Bei *U. longifolia* lassen sich je zwei Organe, die sich gegenüberstehen und etwa auf demselben Niveau am Rosettenknoten inserieren, als Paar auffassen. Es ist aber kein exakt dekussiertes Stellungsmuster, da der Winkel zwischen einem Organpaar und dem nächsten nur selten genau 90° beträgt.

3.2.1.5. Die r-Rosetten

r-Rosetten sind ebenfalls invers-axilläre Verzweigungen. Das Tragblatt ist in diesem Fall klein, zart und sitzend. Die Entwicklung erfolgt bei vielen r-Rosetten gleich wie bei den R-Rosetten. Sie unterscheiden sich von letzteren nur dadurch, daß sie auf a_I-Ausläufern auftreten und b-Blätter und a-Ausläufer anstelle von B-Blättern und A-Ausläufern ausgliedern (Abb. 17). Seltener findet man r-Rosetten, deren Höcker regellos an ganz verschiedenen Stellen entspringen.

Die r-Rosetten können sehr nah beisammen (1–2 cm) oder in größeren Abständen voneinander (>8 cm) auftreten.

3.2.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

Da die in Zürich kultivierten Pflanzen von *U. longifolia* und *U. reniformis* bisher nicht blühten, können über die reproduktive Phase dieser beiden Arten keine Aussagen gemacht werden (vgl. aber Hooker 1913, Taylor 1980, Pietropaolo & Pietropaolo 1986).

3.3. Utricularia reniformis

Über *U. reniformis* liegen bereits einige Arbeiten vor. Goebel (1891 a) äußerte sich als erster zu den Stellungsverhältnissen, allerdings ohne auf die Rosetten näher einzugehen. Eine grobe Beschreibung der Pflanze, mit Angaben über die Anatomie und einer Abbildung gab Luetzelburg (1910). Auch Merl (1915) teilte einiges über die Anatomie sowie über Regenerationsversuche mit. Eine Zeichnung eines Fangblasenlängsschnitts ist bei Lloyd (1931) zu finden. Ganze Pflanzen sind abgebildet bei Hooker (1896) und bei Taylor (1980).

3.3.1. Aufbau im vegetativen Bereich

3.3.1.1. Die Blätter

U. reniformis bildet sehr kräftige Pflanzen, die ihre derben, nierenförmigen Blattspreiten auf einem langen, aufrechten, grünen oder braunroten Stiel tragen. Die Blattoberseite ist von einem satten, mittleren Grün, die Unterseite mit einer weißen Wachsschicht überzogen. Die horizontale Ausrichtung der Spreite, wie auch die unterschiedliche Färbung weisen auf die Bifazialität der Blätter hin. Ihre Größe ist einerseits vom Kultursubstrat abhängig, anderseits soll *U. reniformis* sehr stark variieren und in verschiedenen Formen (einer großen und einer kleinen) vorkommen (Merl 1915). Die B-Blätter haben

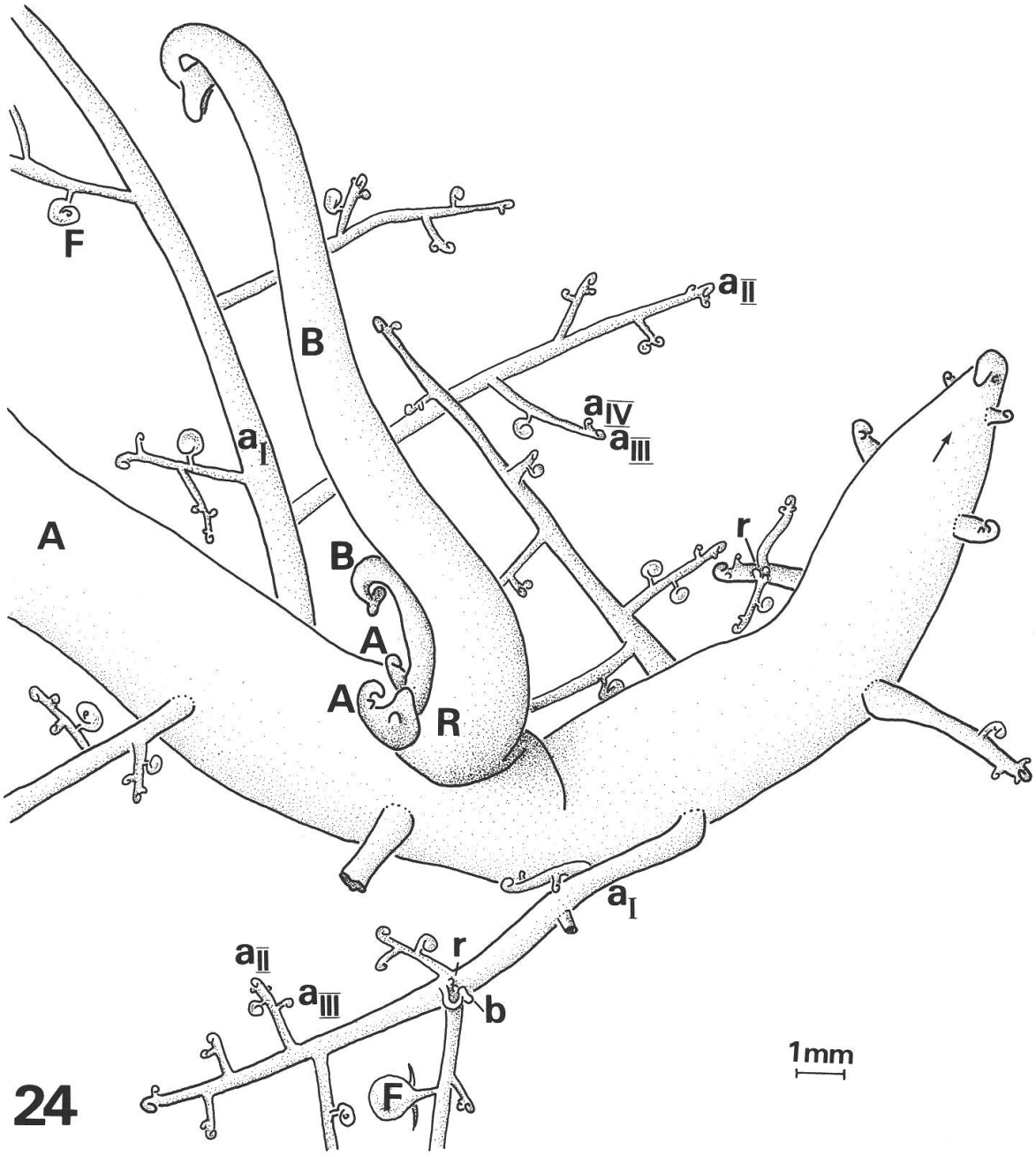


Abb. 24. Stellungsverhältnisse bei *Utricularia reniformis*. Der dicke Ausläufer (A) trägt dorsal eine invers-axilläre R-Rosette mit B-Blättern und A-Ausläufern und seitlich dünne Ausläufer erster Ordnung (a_I). Diese z. T. mit r-Rosetten (mit b-Blättern und a-Ausläufern) auf der Dorsalseite und a_{II}-Ausläufern an den Flanken. a_{III}, a_{IV} = dünne Ausläufer dritter und vierter Ordnung. → = -Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (vgl. Abb. 25, 62, 66).

Spreiten von (2–) 4–14 cm Durchmesser und Blattstiele von (2,5–) 4–35 cm Länge (Taylor 1980).

Neben diesen B-Blättern, die alle auf der Dorsalseite der A-Ausläufer inseriert sind, gibt es noch kleinere, zarte, hellgrüne b-Blätter, die man als Tragorgane von r-Rosetten auf der Dorsalseite von a_I-Ausläufern oder als Kurztriebblätter innerhalb der r-Rosetten

findet (Abb. 24). Die b-Blätter werden nur 3,5–6 (–10) cm lang, mit einem Spreitendurchmesser von 1–1,5 cm.

Die Entwicklung der B- und b-Blätter erfolgt in ähnlicher Weise: Ein Primordium wächst zunächst senkrecht empor, rollt sich dann aber bald ein. Wenig später wird an der Spitze ein Wulst sichtbar, und kurze Zeit danach erkennt man bereits die gefaltete, nierenförmige Blattspreite (Abb. 24, 26). Diese entfaltet sich erst, wenn der Stiel schon mehrere cm über das Substrat hinaus gewachsen ist.

3.3.1.2. Die Ausläufer

Die dicken Ausläufer (= A) von *U. reniformis* sind chlorophyllos, dicht mit sekretabsondernden Drüsenhaaren besetzt und wachsen mit stark schneckenförmig eingerollten Spitzen im Moos oder Torf (Abb. 24). Ihr Durchmesser schwankt auf kurzen Strecken ganz beträchtlich, nämlich zwischen (2–) 4–10 (–13) mm. Am kleinsten ist er oft unmittelbar hinter einer R-Rosette oder kurz vor der Spitze. Obwohl keine eigentlichen Speicherknollen ausgebildet werden, liegt die Vermutung nahe, daß die A-Ausläufer von *U. reniformis* wasserspeichernde Funktion haben. Solche Stolonen zeigen eine ähnliche Anordnung der Organe wie die A-Ausläufer von *U. alpina:* Auf der Dorsalseite entwikkeln sich in Abständen um 4 cm die R-Rosetten, an den Flanken inserieren die dünnen a_I-Ausläufer in meist alternierender Stellung (Abb. 24, 62).

Bei keiner anderen untersuchten Art ist der Unterschied zwischen den dicken und den dünnen Ausläufern so augenfällig wie bei *U. reniformis*. Die a-Stolonen erreichen maximal nur einen Durchmesser von 2 mm. Ansonsten verhalten sie sich gleich wie die A-Ausläufer, indem sie mit stark gerollter Spitze wachsen und flankenständig alternierend weitere dünne Ausläufer oder Fangblasen tragen (Abb. 24, 66). Die a-Stolonen bilden ein wurzelähnliches Netz, da sie sich bis zu Ausläufern vierter Ordnung (a_{IV}) verzweigen können.

3.3.1.3. Die Fangblasen

Die Fangblasen haben einen Längsdurchmesser um 1 mm. Sie treten nur an den Flanken der dünnen Ausläufer auf, und zwar umso häufiger, je höherer Ordnung diese sind. Die Blasenoberfläche ist von köpfchenförmigen Schleimhaaren bedeckt. Die ausgewachsenen Fangblasen sehen denen von *U. alpina* zum Verwechseln ähnlich (vgl. Abb. 7).

3.3.1.4. Die R-Rosetten

U. reniformis verhält sich bezüglich der Ausläufer und Fangblasen ähnlich wie *U. alpina*. Bei den R-Rosetten findet man dagegen etliche Gemeinsamkeiten mit *U. longifolia*. Als erstes Entwicklungsstadium einer R-Rosette tritt immer eine Blattanlage (B_1) auf (Abb. 26). Sie entsteht auf der Dorsalseite eines A-Ausläufer, unmittelbar hinter der eingerollten Spitze. Wie bei *U. longifolia* wird der Kurztrieb als invers-axilläre Verzweigung, hinter dem Tragblatt (B_1) gebildet. Er ist meistens stark einer Flanke zugewandt (Abb. 24, 25/I–XIV).

Das junge Tragblatt ist stark gekrümmt und berührt nicht selten mit seiner Spitze wieder die relative Hauptachse. Die Primordien H_2–H_4 werden unter diesem Bogen angelegt und bleiben während langer Zeit, vom Blatt geschützt, verborgen. H_2 und H_3 befinden sich rechts und links vor dem Blatt (Abb. 26). Der Höcker H_4 bildet mit ihnen

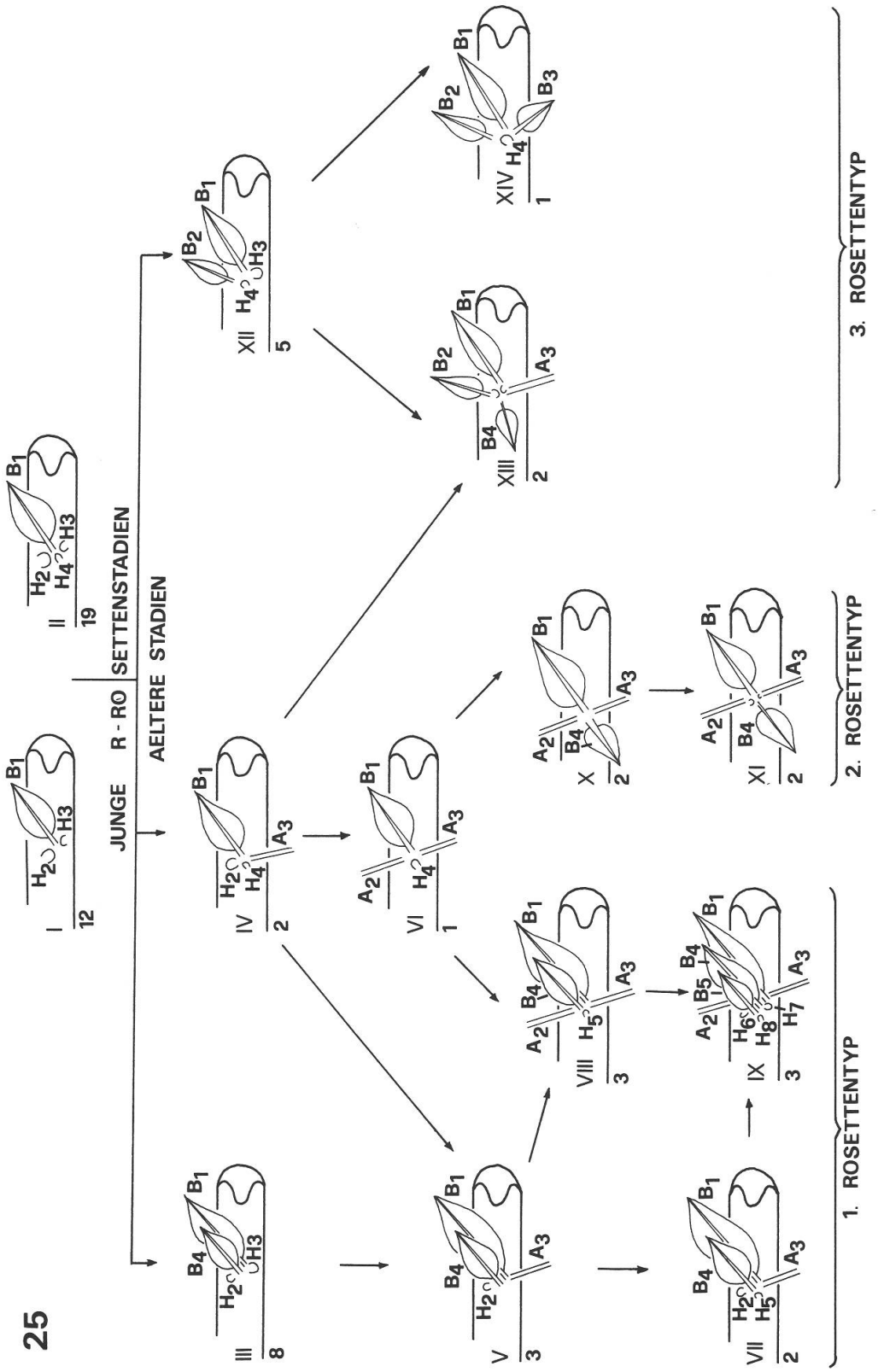


Abb. 25. Schema der Entwicklung der drei R-Rosettentypen von *Utricularia reniformis*. Erklärungen und Abkürzungen wie in Abb. 10, wobei aber nur die Indices 2 und 3 vertauscht werden können.

ein Dreieck (Abb. 25/II). Dabei kann er gegen das Tragblatt oder mehr zur Basis der relativen Hauptachse hin verschoben sein.

Das Tragblatt (B_1) setzt mit breiter Basis am A-Ausläufer an. Es erfährt in der Folge meistens einen enormen Entwicklungsschub, so daß es bis zu 12 cm lang wird, während die Höcker an seiner Basis kaum wachsen. Weniger häufig bleibt das Tragblatt in seiner Entwicklung zurück und die achselständigen Höcker werden größer.

Bei *U. reniformis* wird keine knotige Verdickung gebildet. Die Rosettenorgane inserieren fast alle an der relativen Hauptachse. Dabei variiert die Ansatzstelle der Primordien H_5ff von einer Rosette zur andern relativ stark. Außerdem ist die Anlegungsreihenfolge und die anschließende Förderungsreihenfolge der Primordien oft sehr verschieden. Es hängt von der einzelnen Rosette ab, ob ein Organ an einer bestimmten Position gut entwickelt ist, mit breiter Basis inseriert und somit die andern Organe zur Seite drängt, oder ob es nur schwächlich ist und wenig Ansatzfläche benötigt. Dies alles führt dazu, daß die einzelnen Rosetten bei *U. reniformis* extrem verschieden aussehen können. Trotzdem lassen sich gewisse Tendenzen feststellen, wie sie im Schema der Abb. 25/I–XIV festgehalten sind. Insgesamt wurden 65 junge und ältere Rosetten untersucht. Die älteren Entwicklungsstadien lassen sich in drei Gruppen einteilen:

1. Rosettentyp: Bei 19 der 34 untersuchten älteren Rosettenstadien wurde ein zweites Blatt (B_4) gefunden, das unmittelbar hinter dem Tragblatt (B_1) steht. Es liegt in derselben Ebene zur relativen Hauptachse wie dieses und ist ebenfalls zu deren Ursprung hin eingerollt (Abb. 25/III, V, VII–IX). Es wurden sogar Rosetten mit einem dritten Blatt (B_5) in derselben Ebene gefunden, das wieder nach hinten eingerollt war (Abb. 25/IX). Dies besagt, daß das Rosettenzentrum bei *U. reniformis* nicht unmittelbar hinter dem Tragblatt (B_1) liegt wie bei *U. longifolia,* sondern daß es immer mehr nach hinten verschoben wird. Die Organe werden in einem Streifen angelegt.
   Beim 1. Rosettentyp entsteht an der Basis des zweiten Blattes (B_4), manchmal auch im unteren Teil an diesem selbst oder zu B_1 hin verschoben, je ein Ausläufer (A_2 und A_3) auf der rechten und auf der linken Seite (Abb. 25/VI, VIII, IX). Dieses Muster wiederholt sich beim dritten Blatt (B_5), indem seitlich davon je ein Höcker (H_6 und H_7) zu finden ist (Abb. 25/IX).
2. Rosettentyp: Bei 4 weiteren Rosetten standen das erste und das zweite Rosettenblatt auch in einer Ebene hintereinander. Das zweite Blatt (B_4) ist bei diesem Rosettentyp jedoch nach vorne, zur Spitze der relativen Hauptachse hin eingerollt. Rechts und links des Tragblattes entwickelt sich je ein Ausläufer (A_2 und A_3). Alle weiteren Primordien entstehen im Rosettenzentrum, das von B_1, A_2, A_3 und B_4 abgegrenzt wird (Abb. 25/X, XI).
3. Rosettentyp: Bei 8 der 34 untersuchten älteren Rosettenstadien stand das zweite Blatt neben dem Tragblatt. Es hat sich aus einem der seitlichen Primordien H_2 oder H_3 entwickelt und ist nach hinten eingerollt (Abb. 25/XII). Aus dem andern seitlichen Höcker wird entweder ein A-Ausläufer oder abermals ein Blatt (Abb. 25/XIII, XIV). In den Fällen, wo dem Blatt B_2 ein Ausläufer (A_3) gegenübersteht, wächst das Primordium H_4 zu einem weiteren Blatt (B_4) aus, das zur Spitze der relativen Hauptachse gekrümmt ist. Dadurch wird, wie beim 2. Rosettentyp, ein Rosettenzentrum abgegrenzt, in dem alle weiteren Organe angelegt werden (Abb. 25/XIII).

3.3.1.5. Die r-Rosetten

Bei *U. reniformis* treten auffallend viele r-Rosetten auf. Fast jeder längere, gut entwickelte und reich verzweigte a_r-Ausläufer trägt auf seiner Dorsalseite einen Kurztrieb.

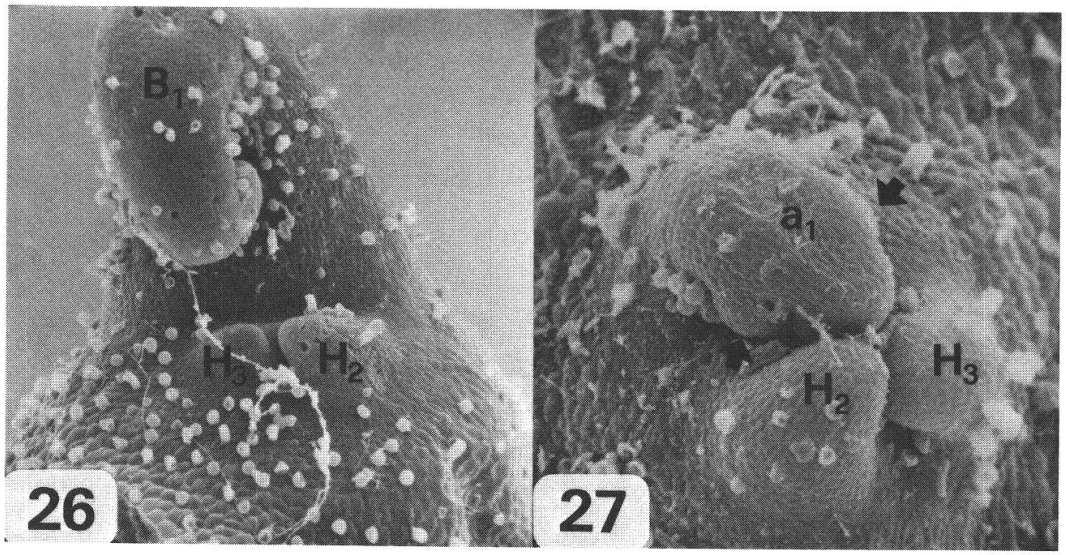


Abb. 26–27. Rosetten von *Utricularia reniformis*. – 26, Junges R-Rosettenstadium mit zwei Primordien (H_2 und H_3) vor einem stark gekrümmten Tragblatt (B_1) mit wulstartiger Spreite [65 ×]. – 27, Junges Stadium einer r-Rosette. Aus dem großen Höcker (a_1) in Tragblattposition wird ein a-Ausläufer, da er flankenständig kleine Buckel trägt (Pfeile). H_2, H_3 = Primordien [120 ×].

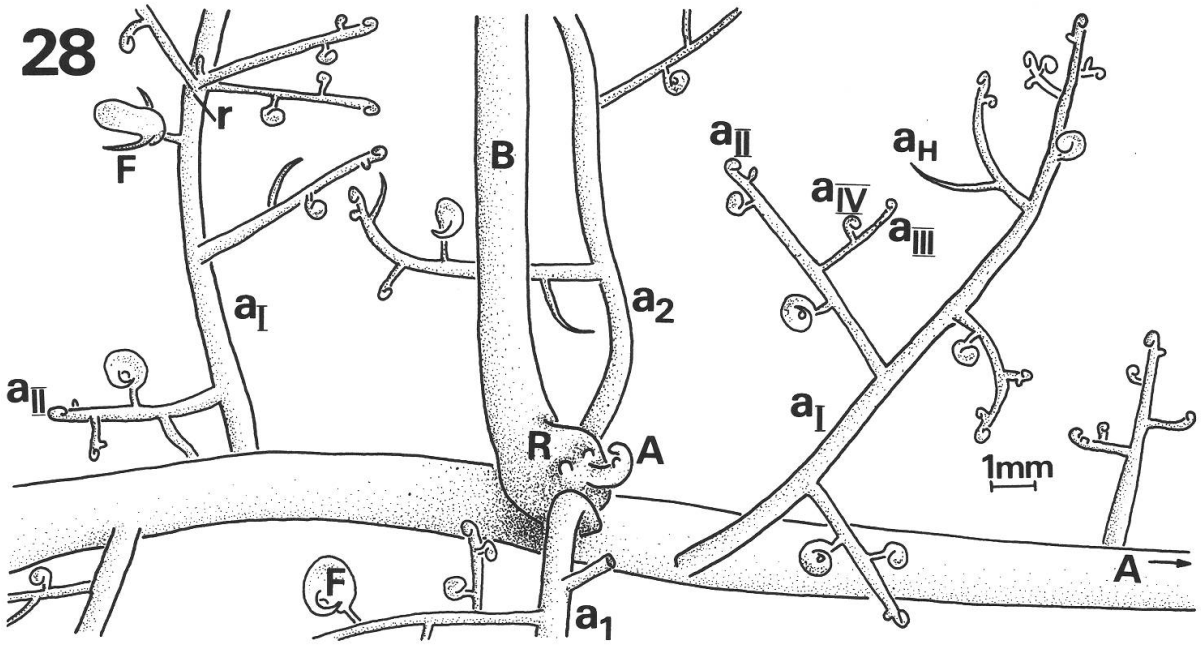


Abb. 28. Stellungsverhältnisse bei *Utricularia humboldtii*. Der dicke Ausläufer (A) trägt auf der Dorsalseite eine R-Rosette mit zwei schief-dorsalen, dünnen Stolonen (a_1 und a_2), einem Blatt (B) und einem jungen, dicken Ausläufer (A). An den dünnen, flankenständigen a_I-Trieben findet man r-Rosetten, Fangblasen (F) und a_{II}-Ausläufer. Letztere teilweise mit Haarausläufern (a_H). a_{III}, a_{IV} = dünne Ausläufer dritter und vierter Ordnung, → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (vgl. Abb. 63, 67).

Wie bei *U. longifolia* herrscht im Aufbau der r-Rosetten eine noch größere Variabilität als bei den R-Rosetten. Es wird anschließend nur der häufigste Fall besprochen.

Als erstes Entwicklungsstadium treten oft drei Höcker auf, die in einem Dreieck zueinander stehen, das schräg auf dem a_1-Stolon sitzt (Abb. 27). Der größte Höcker (H_1) kommt aber dennoch zur Spitze des a_1-Ausläufers hin zu liegen. Aus ihm kann ein b-Blatt oder ein a-Ausläufer entstehen. Es wurden je 7 r-Rosetten mit einem Blatt bzw. einem Ausläufer in „Tragblattposition" gefunden. Ihrer Stellung entsprechend werden diese Organe als „Tragblatt" bzw. als „tragender Ausläufer" bezeichnet (Abb. 27).

Betrachtet man etwas ältere r-Rosettenstadien, so tritt neben dem Tragorgan je ein ausgewachsenes Organ auf der rechten und auf der linken Seite auf. In den meisten Fällen steht ein Blatt einem Ausläufer gegenüber. Die beiden nächsten Organe (oft wiederum ein Ausläufer und ein Blatt) werden in einer Ebene angelegt, die in einem Winkel von etwas mehr als 90° zur Ebene der Organe $b_2 - a_3$ liegt. Auch die weiteren Organe werden paarweise gebildet und stehen sich zu zweien ungefähr gegenüber. Da der Winkel von einem Paar zum nächsten aber nie exakt 90° beträgt, liegt nur ein annähernd dekussiertes Stellungsmuster vor. Im Unterschied zu den meisten R-Rosetten von *U. reniformis,* gehen die Organe der r-Rosetten sternförmig von einer deutlich gestreckten Kurztriebachse weg (Abb. 62, 66).

3.4. Utricularia humboldtii

Über die Morphologie von *U. humboldtii* ist erst wenig bekannt. Farbige Abbildungen der Pflanze (inkl. Fangblasen) findet man bei van Houtte (1858) und Rutishauser et al. (1990). Übersichtsskizzen liefern Goebel (1891 a) und Slack (1980/81).

3.4.1. Aufbau im vegetativen Bereich

3.4.1.1. Die Blätter

U. humboldtii hat derbe, aufrechte Blätter. Sie können bis zu 32 cm lang werden, wovon maximal 7,5 cm auf die spatelförmige bis verkehrt-herzförmige Spreite entfallen. Im Unterschied zu den Blattspreiten von *U. reniformis* sind diejenigen von *U. humboldtii* stets senkrecht gestellt. Trotzdem kann man auch bei letzteren rein äußerlich gut zwischen der dunkelgrünen, wachsigen Oberseite und der weißlichen, ebenfalls wachsigen Unterseite unterscheiden. Mikrotomschnitte zeigen eine deutlich bifaziale Spreite mit einem 2–3 Zellschichten umfassenden Palisadenparenchym und einem lockeren Schwammparenchym mit großen Interzellularräumen (Abb. 33).

Bei *U. humboldtii* tritt nur dieser Blatttyp auf. Die Blätter entstehen entweder aus einem Höcker auf der Dorsalseite eines A-Ausläufers oder als Auswuchs an einem Rosettenknoten (Abb. 28, 30, 31, 63). Die junge Blattanlage streckt sich am Anfang ihrer Entwicklung stark, so daß daraus ein Organ von bis zu 18 cm Länge hervorgeht, welches an der Spitze eingerollt ist und eine winzige, löffelartige Blattspreite aufweist. Später entfaltet sich die Spreite und der Stiel wird gerade. Auf dessen Unterseite findet man häufig warzenartige Höcker, aber niemals eine Fangblase.

3.4.1.2. Die Ausläufer

U. humboldtii weist vier verschiedene Stolonsorten auf. Die dicken Ausläufer (= A) haben einen Durchmesser von 1,2–3 mm und verhalten sich ähnlich wie die A-Ausläufer von *U. alpina* oder *U. reniformis.* Ihre Spitzen sind stark dorsalwärts gekrümmt

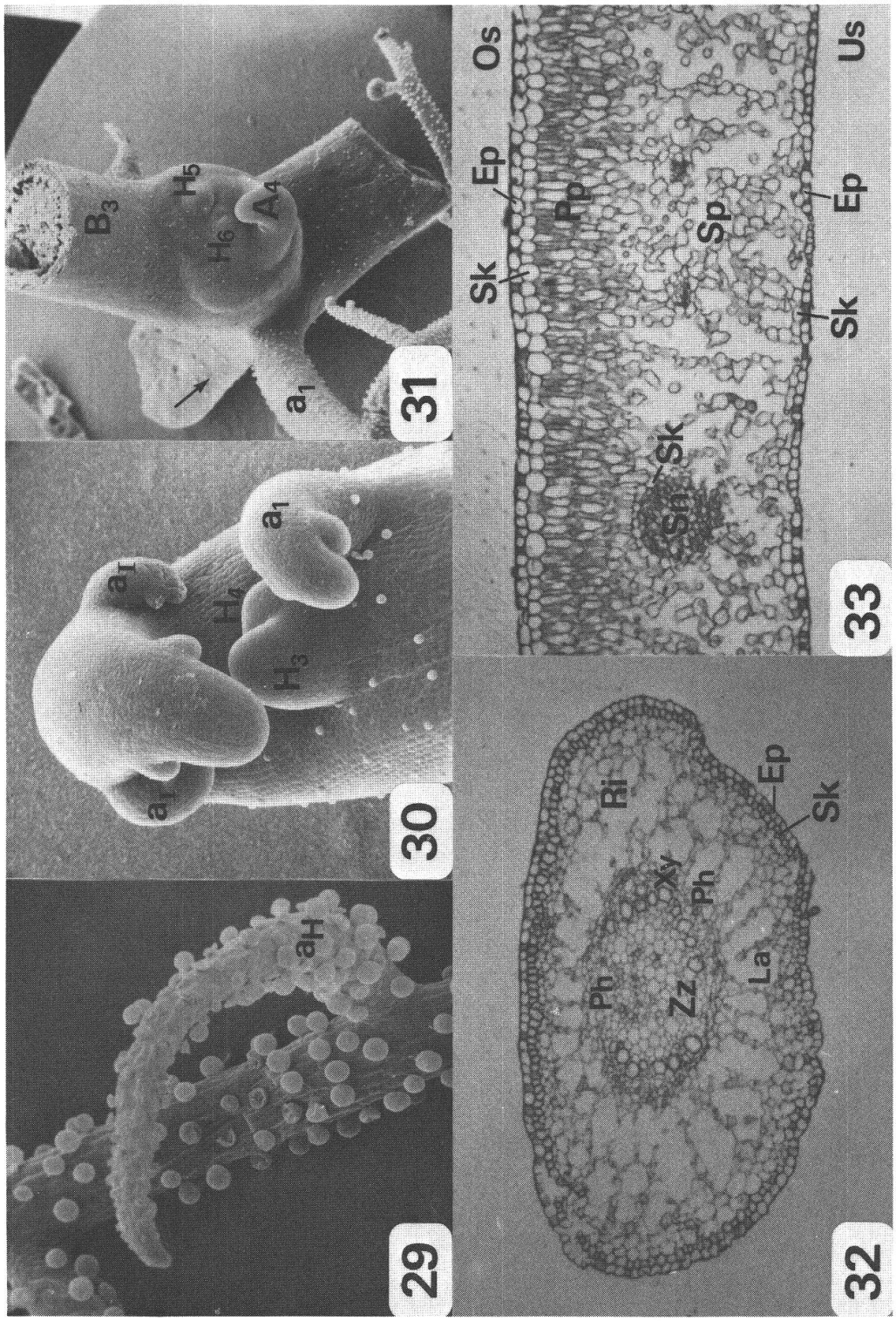


Abb. 29–33. *Utricularia humboldtii*. – 29, Unverzweigter, stark mit Drüsenhaaren besetzter Haarausläufer (a_H) mit gerader Spitze [72 ×]. – 30, Stark gerollte Spitze eines A-Ausläufers. Neben dem schief-dorsalen Ausläufer a_1 und leicht nach vorne verschoben ist ein Doppelprimordium (H_3/H_4) entstanden. a_I = flankenständige, dünne Ausläufer [70 ×]. – 31, Älteres Rosettenstadium mit Ausläufer a_1, Blatt B_3, Stolon A_4 und zwei Primordien (H_5 und H_6), die schief am Knoten gebildet wurden und stark auf die eine Seite verschoben sind. → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse [15 ×]. – 32, Querschnitt durch einen dicken Ausläufer. Ep = Epidermis, Sk = subepidermale Sklerenchymzellschicht, Ri = Rinde mit Lakunen (La), Zz = Zentralzylinder mit Xylemelementen (Xy) in den äußeren Schichten, sowie Phloem (Ph) außen und innen [60 ×]. – 33, Querschnitt durch die deutlich difaziale Spreite eines ausgewachsenen Blattes. Os = Blattoberseite, Us = Blattunterseite, Pp = Palisadenparenchym, Sp = Schwammparenchym, Sk = Sklerenchym als Scheide um den Seitennerv (Sn) und unter den Epidermen (Ep) [60 ×].

(Abb. 30), und an den Flanken tragen sie a_I-Ausläufer in meist regelmäßig alternierender Stellung (Abb. 28). Die dicken Stolonen entspringen immer an einem R-Kurztrieb und wachsen entweder als chlorophyllose Stränge in der Erde oder zwischen den Blättern von Bromelien der Gattung *Brocchinia* durch. Im zweiten Fall sind sie so lange grün, als Licht zu ihnen vordringt. Die A-Ausläufer sind mit kugeligen Drüsenhaaren bedeckt.

Einen Spezialfall der dicken Ausläufer stellen die 2–3 mm dicken Luftsprosse (=L) dar, die ebenfalls an einem R-Kurztrieb entspringen, aber bogenförmig weit über das Substrat hinausragen. Sie dienen dem Auffinden neuer Wasserstellen in den Bromelienblattachseln. Im Gegensatz zu den A-Ausläufern sind die Luftsprosse kahl, oft braunrot gefärbt und tragen über mehrere cm keinerlei Seitenorgane. Sie beginnen sich erst reichlich zu verzweigen, wenn sie auf geeignetes Substrat stoßen. Die Luftsprosse weisen im Querschnitt unter der Epidermis wie auch im Zentralzylinder mehrere Zellschichten Sklerenchym auf. Bei den A-Ausläufern sind nur gerade die Wände der subepidermalen Zellschicht und einiger Zellen im Zentralzylinder verdickt (Abb. 32). In noch stärkerem Maße als bei *U. reniformis* treten bei *U. humboldtii* Lakunen auf.

Wie bei den bisher beschriebenen Arten kommen auch bei *U. humboldtii* dünne Ausläufer erster bis vierter Ordnung (=a_I–a_{IV}) vor (Abb. 28). Sie haben einen Durchmesser von 0,3–1 mm. Die kräftigsten a_I-Stolonen inserieren als erste Organe einer Rosette schief dorsal an einem A-Ausläufer (Abb. 28, 30, 31, 63). Positionsmäßig entsprechen sie den Ausläufern A_1 und A_2 von *U. alpina* (Abb. 60). An den Flanken der A-Ausläufer findet man die schwächeren a_I-Triebe. An ihnen inserieren, wiederum lateral, weitere a-Ausläufer oder Fangblasen. Alle dünnen Ausläufer sind mit Drüsenhaaren versehen. Ihre Spitzen sind am Anfang stark gerollt, strecken sich aber im Laufe der Entwicklung, bis sie nur noch leicht nach oben gebogen sind. Die dünnen Stolonen erster Ordnung können dorsal r-Rosetten mit weiteren a-Ausläufern, aber ohne Blätter, hervorbringen (Abb. 28, 67).

An den a_{II}-Ausläufern und a_{III}-Ausläufern entwickeln sich neben Fangblasen und Ausläufern nächsthöherer Ordnung vereinzelt dünne, in der Regel unverzweigte Auswüchse mit gerader oder nur sehr schwach gebogener Spitze (Abb. 28, 29). Solche dicht mit Drüsenhaaren besetzten Organe werden als Haarausläufer (=a_H) bezeichnet. Ähnliche Organe fand Goebel (1891 a; Fig. 19) z. B. als Seitenäste an den dünnen Ausläufern („Rhizoiden") von *U. uliginosa* (Syn.: *U. affinis*).

3.4.1.3. Die Fangblasen

Die Fangblasen von *U. humboldtii* sind kurz gestielt, haben einen basalen Mund und eine vorgezogene Oberlippe mit zwei dünnen, unverzweigten Antennen. Sie sehen denen von *U. alpina* oder *U. reniformis* sehr ähnlich. Fangblasen, die sich in der Erde befinden, sind 1–2 mm groß, solche in den Wasseransammlungen von Bromelien können bis zu 10 mm lang werden. Letztere haben an der Oberlippe häufig nur noch zwei kurze Stummel oder sind völlig antennenlos (Rutishauser et al. 1990).

3.4.1.4. Die R-Rosetten

R-Rosetten findet man auch bei *U. humboldtii* nur auf der Dorsalseite von dicken Ausläufern (=A), in Abständen von 5–8 (–11) cm. Die Entwicklung einer neuen Rosette beginnt, ähnlich wie bei *U. alpina,* mit der Ausgliederung von 1–2 Höckern, die leicht rechts und links der Medianebene der relativen Hauptachse stehen und sich zur Mitte biegen. Aus diesen Primordien gehen 1–2 Stolonen (a_1 und ev. a_2) hervor, die

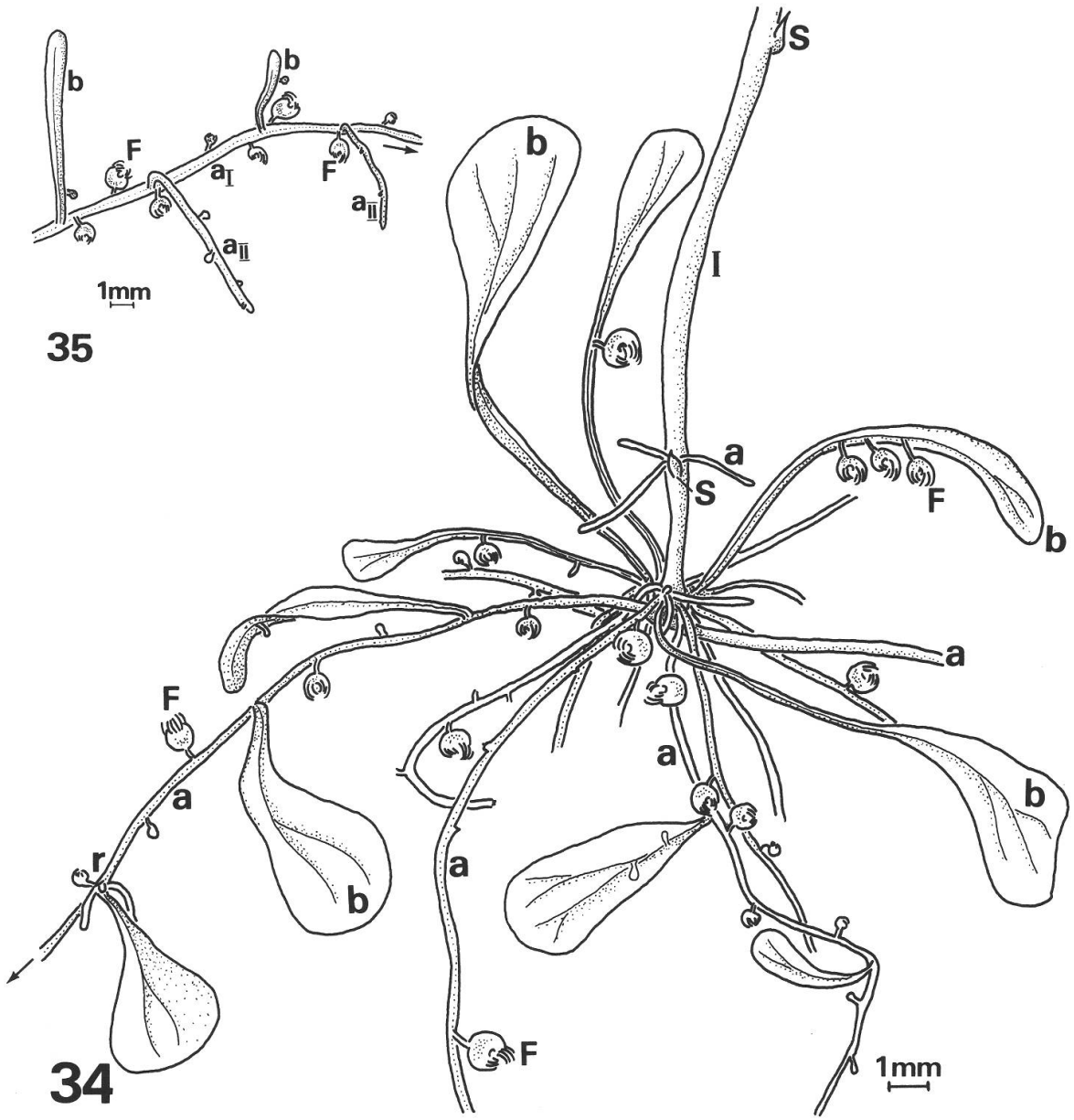


Abb. 34–35. Stellungsverhältnisse. 34, *Utricularia sandersonii:* Auf der Dorsalseite der Ausläufer (a) entspringen Blätter (b) in regelmäßigen Abständen und an den Flanken Fangblasen (F) in alternierender Stellung. In den Achseln einiger Blätter findet man Rosetten (r) als invers-axilläre Verzweigungen, die zu einer Infloreszenz (I) auswachsen können. S = Schuppe. → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (selber ein a-Stolon). – 35, *Utricularia livida:* Ausschnitt eines a_I-Ausläufers. Auf dessen Dorsalseite stehen in einer Zeile abwechselnd Blätter (b) und Ausläufer zweiter Ordnung (a_{II}) und an den Flanken Fangblasen in disticher Anordnung. → = Wachstumsrichtung des a_I-Stolons.

später den Rosettenknoten in ihrer Mitte einschließen. Zwischen den Ausläufern a_1 und a_2 bzw. neben a_1 und leicht zur Spitze des A-Ausläufers verschoben, entsteht ein Doppelprimordium (H_3/H_4), das meistens recht schief auf der Abstammungsachse steht (Abb. 30). Aus dem hinteren, größeren Höckerteil H_3 entwickelt sich bei jeder R-Rosette von *U. humboldtii* das erste Blatt (B_3), aus dem vorderen Abschnitt der Rosettenknoten

mit einem Ausläuferprimordium (H_4). Zusätzlich schwillt die Abstammungsachse zwischen a_1 und a_2 stark an.

Im Gegensatz zum ersten Rosettenblatt aller übrigen untersuchten Arten richtet das Blatt B_3 von *U. humboldtii* seine Oberseite etwa zur Spitze der Abstammungsachse hin aus. Es steht aber häufig schief, im Extremfall bis zu 90° verdreht, auf der relativen Hauptachse. Zwar ist es nicht das erste Organ der Rosette, nimmt aber doch etwa die Stellung ein, die einem Tragblatt einer normal-axillären Verzweigung entspricht.

Erst wenn das Blatt B_3 eine Länge von mehreren cm erreicht hat, werden rechts und links am Rosettenknoten zwei weitere Primordien (H_5 und H_6) angelegt (Abb. 31), und der Höcker H_4 wächst zu einem Ausläufer (A_4) aus. Das größere der beiden Primordien H_5 und H_6 entwickelt sich fast immer zu einem zweiten Blatt (B_5 oder B_6), das kleinere zu einem A-Ausläufer oder ganz selten zu einem Luftsproß.

Die folgenden Höcker H_7 und H_8 werden wieder als Paar, ungefähr im rechten Winkel zu B_5-A_6 angelegt. Aus einem dieser beiden Höcker geht häufig die Infloreszenzachse hervor, die das Wachstum des Kurztriebes abschließt (Abb. 63).

3.4.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

U. humboldtii trägt ihre blauviolett gefärbten Blüten zu 4–6 in einer etwa 8 cm langen Traube am Ende einer 50–70 cm langen, aufrechten, grünen oder braunroten Infloreszenzachse. Diese weist einen Durchmesser von 2,5–4 mm auf und ist mit viel Sklerenchym verstärkt. Die Blüten werden 3–4 (–5) cm groß. Ihre Unterlippe besteht aus einer dreizipfligen Schürze und einem kugelig aufgewölbten Gaumen mit einem auffallenden, weißen Fleck und zwei eigelben, leistenartigen Saftmalen. Unter der Blütenregion findet man am Infloreszenzschaft 6–9 braunrote Schuppen. Diese stehen zweizeilig am in sich verdrehten Blütenstandsstengel, gehen aber gegen den Blütenbereich hin in eine 2/5-Spirale über.

3.5. Utricularia sandersonii

Im Unterschied zu den meisten (potentiell) epiphytischen Utricularien findet man in der Literatur nur wenige Angaben über die rein terrestrischen Arten. Skizzen von *U. sandersonii* sowie Kurzbeschreibungen dieser Art sind bei Stapf (1904, 1905) und in der monographischen Bearbeitung von Taylor (1964) vorhanden. Auf Photographien blühender Pflanzen trifft man bei Slack (1980/81).

3.5.1. Aufbau im vegetativen Bereich

U. sandersonii ist eine der kleinen, zierlichen Arten, die erst auffallen, wenn sie zur Blüte gelangen. Der vegetative Bau ist gegenüber den epiphytischen Utricularien stark vereinfacht, indem *U. sandersonii* nur über je einen Typ Blätter (=b), Ausläufer (=a) und Rosetten (=r) verfügt (Abb. 34).

3.5.1.1. Die Blätter

Die hellgrünen Blätter stehen in einer Reihe auf der Dorsalseite der Ausläufer (Ausläuferblätter) oder sind als sogenannte Rosettenblätter am Rosettenknoten inseriert (Abb. 34). Sie variieren in Größe und Form. Erstere sind in der Regel sitzend, 0,5–1 cm lang und 3–4 mm breit, mit einer verkehrt eiförmigen Blattspreite, letztere gestielt, bis zu 2 cm lang, mit einer spatelförmigen Spreite. Blätter mit einer Größe von 3–6 cm,

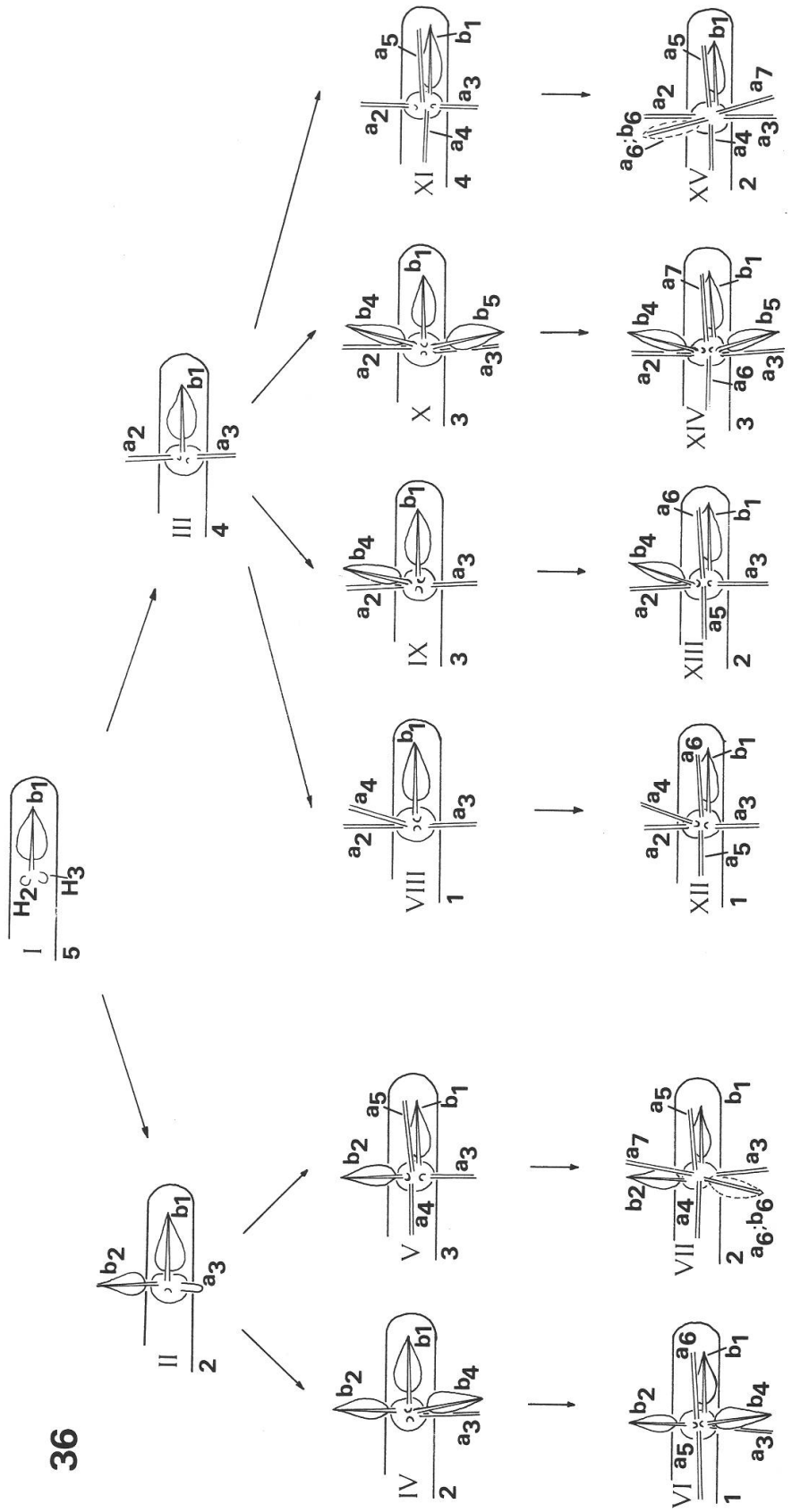


Abb. 36. Schema der Entwicklung der Rosetten von *Utricularia sandersonii*. I–XV = Figurenbezeichnung, Zahl unten links = Anzahl beobachtete Rosetten mit dem entsprechenden Muster, a = Ausläufer, b = Blatt, H = Primordium, Index = Numerierung der Organe nach der wahrscheinlichen Anlegungsreihenfolge, wobei Stellung 2 und 3 gleichwertig sind und ebenso die Positionen 4 und 5 der Fig. X und XIV, sowie die Positionen 6 und 7 der Fig. VII und XV. (Für weitere Erklärungen siehe Abb. 10.)

wie es Slack (1980/81) beschreibt, traten bei den in Zürich kultivierten Pflanzen nicht auf.

Die Ausläuferblätter sind schief-aufrecht oder dem Substrat fast aufliegend und stehen mit der Unterseite zur Spitze der Abstammungsachse (Abb. 40). Manche von ihnen bilden in der proximalen Achsel eine Rosette aus.

Im Unterschied zu den Blättern der epiphytischen Arten tragen diejenigen der terrestrischen Utricularien auf der Unterseite meist 1–6 Fangblasen (Abb. 34). Diese entspringen an der Mittelrippe oder einem gut entwickelten Seitennerv und sind nur im unteren Teil der Spreite und am Blattstiel gut entwickelt. In seltenen Fällen findet man Blätter, die anstelle einer Fangblase ein weiteres kleines Blatt oder sogar eine Rosette ausgebildet haben.

Die Blätter von *U. sandersonii* sind zu keinem Zeitpunkt ihrer Entwicklung eingerollt. Ein halbkugelförmiges Primordium wächst in die Länge, flacht sich an der Spitze rasch ab und wird in der Folge einfach immer größer (Abb. 40).

3.5.1.2. Die Ausläufer

Die Ausläufer entspringen an der Basis einer Rosette oder im unteren Teil an einem Infloreszenzschaft (Abb. 34, 41–44). Es sind feine, fadenförmige Triebe, die bei einem Durchmesser von weniger als 1 mm bis zu 9 cm lang werden. Sie wachsen mit ungeschützter, gerader Spitze (Abb. 37), wie die Stolonen von *U. longifolia* (Abb. 75).

An den Flanken tragen sie in Abständen von 1–2 mm Fangblasen in disticher Anordnung, aber niemals Ausläufer nächsthöherer Ordnung, wie es bei den epiphytischen Arten die Regel ist. Auf der Dorsalseite entspringen die Blätter in Abständen um 5 mm (Abb. 34, 68).

Das Querschnittsbild durch einen Ausläufer von *U. sandersonii* entspricht jenem durch einen Stolon erster oder zweiter Ordnung einer epiphytischen Art. Der Zentralzylinder besteht nur aus 1–2 Xylemelementen, einer Phloemgruppe und ein paar wenigen Parenchymzellen.

3.5.1.3. Die Fangblasen

Die ausgewachsenen Fangblasen sind länglich-eiförmig, 1–1,5 mm groß und kurz gestielt (Taylor 1964). Die Mundöffnung liegt terminal, dem Stiel schief gegenüber. Die Ober- und Unterlippe ist je mit 6–8 Reihen papillenartiger Drüsenhaare versehen, die den Falleneingang als Reuse erscheinen lassen (Abb. 39).

Die jungen Fangblasenanlagen sind länglich und an ihrem Ende keulenförmig angeschwollen (Abb. 38). Da die Primordien sich nicht krümmen, erkennt man die Mundöffnung als seitlichen Schlitz.

3.5.1.4. Die Rosetten

Die Rosetten von *U. sandersonii* sind invers-axilläre Verzweigungen, die in Abständen von 1–6 (–8) cm auf der Dorsalseite der Ausläufer entstehen. Sie zeigen viele verschiedene Stellungsmuster. 38 der untersuchten 50 Kurztriebe folgen aber doch einem der Entwicklungspfade, wie sie in Abb. 36/I–XV zusammengestellt sind.

Als erstes Entwicklungsstadium einer neuen Rosette entsteht in der proximalen Achsel eines Ausläuferblattes eine knotige Verdickung (Abb. 40), aus der anschließend meist zwei Primordien (H_2 und H_3) hervorgehen. Diese stehen rechts und links vor dem Tragblatt und entwickeln sich zu zwei Ausläufern (Abb. 36/I→III) oder zu einem Ausläu-

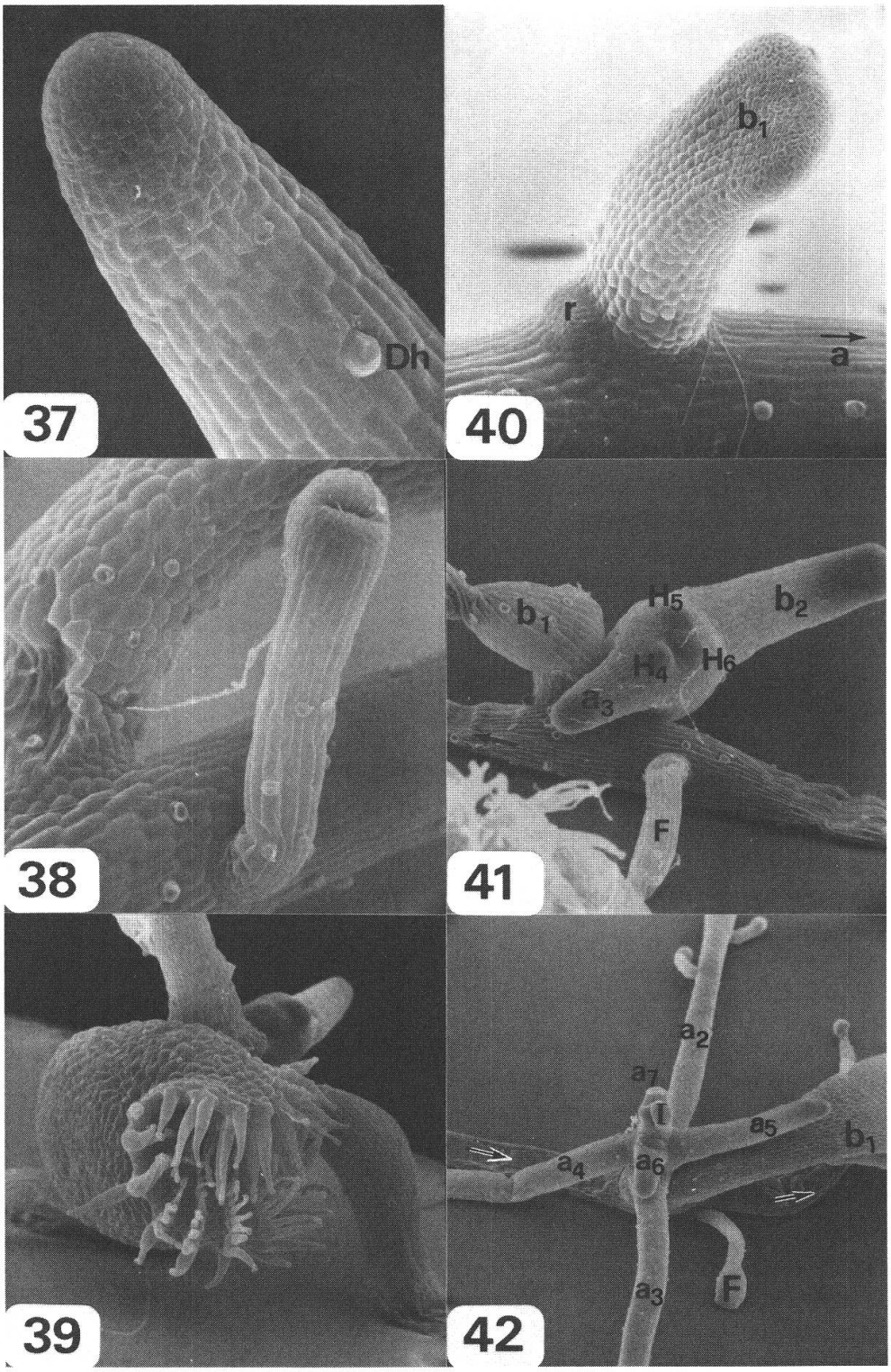


Abb. 37–42. *Utricularia sandersonii.* – 37, Gerade Spitze eines Ausläufers. Dh = Drüsenhaar [360 ×]. – 38, Junges Fangblasenstadium mit keulig angeschwollenem Ende und seitlicher, schlitzförmiger Mundöffnung [170 ×]. – 39, Ausgewachsene Blase mit mehreren Reihen papillenartiger Drüsenhaare auf der Ober- und Unterlippe [65 ×]. – 40, In der proximalen Achsel einer Blattanlage (b_1) ist eine knotige Verdickung (r) zu erkennen. → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (a) [130 ×]. – 41, Rosettenstadium mit Tragblatt (b_1), einem Blatt (b_2) auf der linken und einem Ausläufer (a_3) mit superponiertem Höcker (H_4) auf der rechten Seite am Rosettenknoten. H_5, H_6 = weitere Höcker, F = Fangblasenstiel [70 ×]. – 42, Rosette im Übergang zur Infloreszenz. Die Organe stehen annähernd dekussiert am Rosettenknoten. b = Blatt, a = Ausläufer, F = Fangblase, I = Infloreszenz, Numerierung der Organe nach der vermutlichen Entstehungsreihenfolge [30 ×].

fer und einem Blatt (Abb. 36/I→II). Dabei wird die knotige Verdickung zwischen ihnen größer, und in deren Mitte werden weitere Höcker angelegt (Abb. 41).

Handelt es sich bei den Organen der Positionen 2 und 3 um zwei Ausläufer (Abb. 36/III), so gibt es drei Möglichkeiten, was die Stellung der nächstfolgenden Auswüchse betrifft (Abb. 36/VIII–XI):

1. Oftmals liegen die Primordien H_4 und H_5 superponiert über den Organen 2 und 3. Aus ihnen werden in der Regel zwei Blätter (b_4 und b_5 in Abb. 36/X).
2. Manchmal wird nur einer der beiden seitlichen Höcker ausgebildet. Auch in diesem Fall entwickelt er sich bevorzugt zu einem Blatt (b_4 in Abb. 36/IX), seltener zu einem Ausläufer (a_4 in Abb. 36/VIII).
3. Häufig entstehen die Primordien H_4 und H_5 nicht über den Organen 2 und 3, sondern annähernd dekussiert dazu. Der Höcker H_4 wird hinten am Rosettenknoten, dem Tragblatt ungefähr gegenüber ausgegliedert, H_5 vorne am Knoten, über b_1. Aus beiden Anlagen wächst meist je ein Stolon (a_4 und a_5) aus (Abb. 36/XI, 42).

Bei den Rosetten des 1. und 2. Typs entwickeln sich die nächsten Primordien an denselben Stellen wie die Höcker H_4 und H_5 beim dritten Typ (Abb. 36/XII–XIV).

Die folgenden Organe werden wieder als Paar gebildet, liegen einander gegenüber und ungefähr über den Organen der Positionen 2 und 3. Nach Ausgliederung von 6–8 Seitenorganen wächst der Kurztrieb in der Regel zum Infloreszenzschaft aus (Abb. 42).

Handelt es sich bei den Organen der Positionen 2 und 3 um einen Ausläufer und ein Blatt (Abb. 36/II), so gibt es nur noch 2 Möglichkeiten der weiteren Entwicklung, da nie ein Organ superponiert über einem Rosettenblatt entsteht (Abb. 36/II–VII). Ansonsten entsprechen die Entwicklungswege der Abb. 36/II→IV→VI und II→V→VII aber denjenigen, die oben beschrieben wurden.

3.5.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

U. sandersonii blüht das ganze Jahr, im Frühling allerdings etwas intensiver als in den übrigen Jahreszeiten. Der Infloreszenzschaft wird 4–9 (–17) cm lang. Er bildet in regelmäßigen Abständen zunächst 1–4 Schuppen aus, und in den oberen ⅔ trägt er 2–6 Brakteen mit je einer axillären Blüte (Abb. 34, 47).

Wenn die Infloreszenzachse noch recht klein ist, entstehen in den Achseln der obersten beiden Rosettenorgane (meist Ausläufer) 2–3 Höcker (Abb. 42, 43). Diese entwikkeln sich in der Regel wiederum zu Ausläufern, wobei die beiden äußeren rechts und links des tragenden Stolons (a_t) ins Substrat hinein wachsen und der dritte nach oben. Im Laufe der weiteren Entwicklung werden zwischen letzterem und dem tragenden Stolon viele weitere Höcker gebildet, aus denen wieder Ausläufer und in Ausnahmefällen Blätter hervorgehen (Abb. 44). Aus der Mitte einer solchen r*-Rosette kann später ein zweiter Blütenstandsschaft auswachsen.

In den Achseln der Schuppen unter der Blütenregion findet man meistens ebenfalls 2–3 Höcker. Die Primordien in den unteren Schuppen werden zu Ausläufern mit begrenztem Wachstum und ohne Seitenorgane, während diejenigen in den Achseln der oberen Schuppen keine weitere Differenzierung erfahren (Abb. 45, 46).

Ähnliches wurde von Goebel (1891 a) für *U. caerulea* beobachtet, wo der Achsel einer Schuppe zwei Ausläufer entspringen oder wo unterhalb der Blütenregion statt einem Tragblatt ein Ausläufer und anstelle von Vorblättern zwei weitere Stolonen entstehen können.

U. sandersonii zeigt erst im Blütenbereich normal-axilläre Verzweigungen mit Tragblättern, indem blühende Seitentriebe den distalen Brakteenachseln entspringen

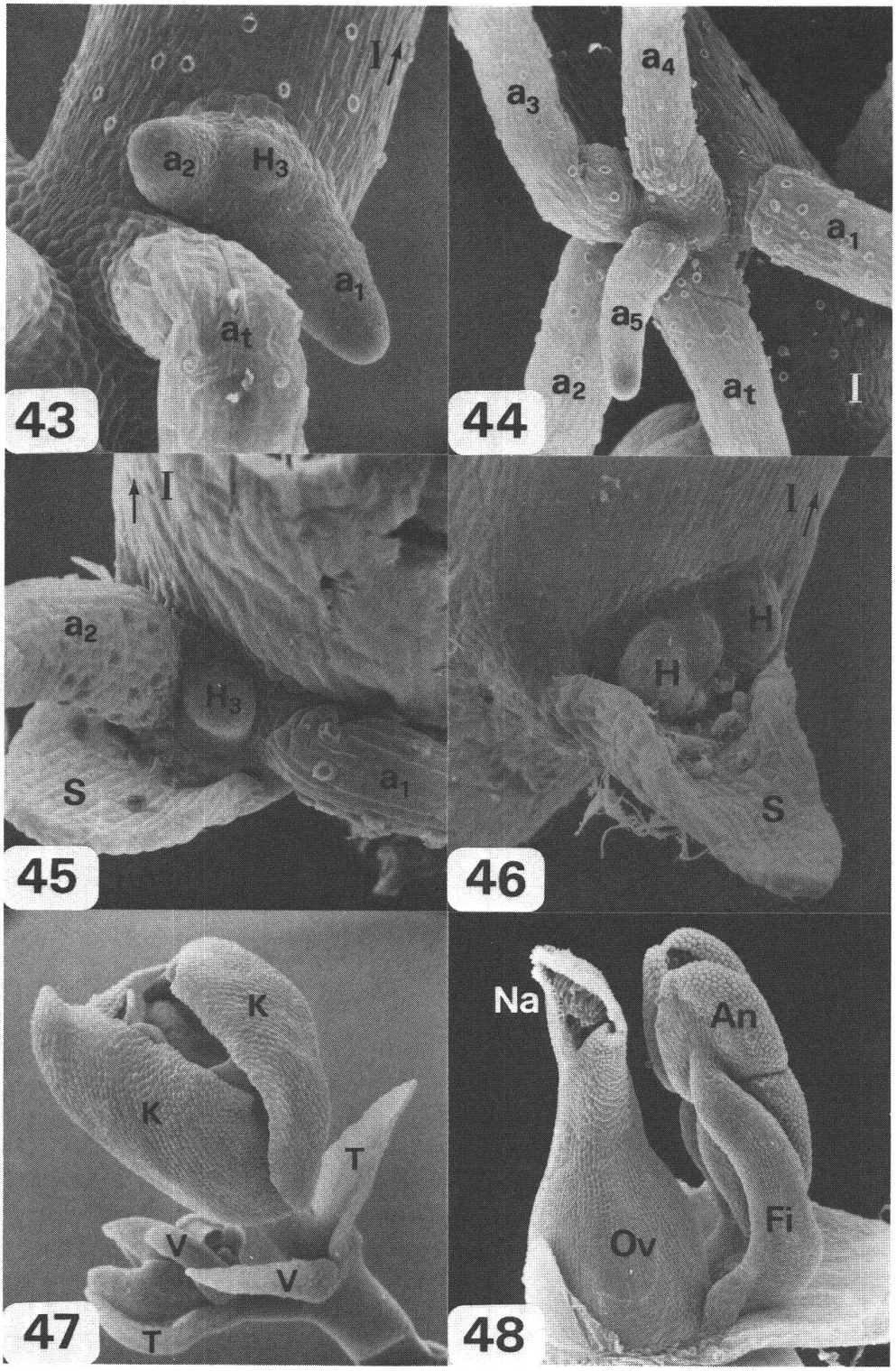


Abb. 43–48. *Utricularia sandersonii.* – 43, Junges Stadium einer r*-Rosette in der distalen Achsel eines Ausläufers (a_t), an der Basis der Infloreszenzachse (I). a_1, a_2 = junge Ausläufer, H_3 = Primordium, → = Wachstumsrichtung der Infloreszenzachse [130 ×]. – 44, Ältere r*-Rosette mit mehreren, unverzweigten Ausläufern (a_1–a_5). Übrige Abkürzungen wie in Abb. 43 [70 ×]. – 45, Etwas weiter oben an der Infloreszenzachse findet man Schuppen (S) mit axillären Ausläufern (a_1, a_2) und einem Primordium (H_3) [145 ×]. – 46, Unmittelbar vor der Blütenregion trifft man auf Schuppen (S) mit axillären Höckern (H), die sich nicht weiter differenzieren [145 ×]. – 47, Drei verschieden große Blütenknospen in den Achseln von Brakteen (T), am Ende der Infloreszenzachse. V = Brakteole, K = Kelchblatt [40 ×]. – 48, Androecium und Gynoecium einer Blüte in Seitenansicht. Ov = Ovar, Na = zweilappige Narbe mit Papillen auf dem größeren Narbenlappen, Fi = Filament, An = Anthere [50 ×].

(Abb. 47). Das meist weiße Perianth wird bei Stapf (1904, 1905) und bei Taylor (1964) genau beschrieben. Das Gynoecium und die Stamina haben die für Lentibulariaceae typische Form und Anordnung. Abb. 48 zeigt diese Teile einer Blüte in der ♂ Blühphase. Der Pollen wird freigesetzt, während der große, mit Papillen besetzte Narbenlappen noch nach hinten geklappt ist und vom kleineren Lappen abgedeckt wird. Die *U. sandersonii*-Pflanzen in Kultur zeigen fast nie Samenansatz.

3.6. Utricularia livida

Angaben über diese terrestrische Art findet man bei Stapf (1904, 1905) und bei Taylor (1964). Junge und ausgewachsene Fangblasen sind bei Rutishauser et al. (1990) abgebildet.

3.6.1. Aufbau im vegetativen Bereich

3.6.1.1. Die Blätter

U. livida sieht in ihren vegetativen Teilen *U. sandersonii* recht ähnlich. Über dem Substrat erkennt man kleine, hellgrüne, lanzettliche oder zungenförmige Blättchen von 1–2 (–3,5) cm Länge und 1–4 mm Breite (Taylor 1964). Sie können kurz oder lang gestielt sein und tragen im chlorophyllosen, unteren Teil 1–5 Fangblasen und in Ausnahmefällen eine ganze Rosette (Taylor 1964). Letzteres ist insbesondere dann zu beobachten, wenn das Blatt an der Basis verletzt ist.

Die Blätter sind Organe einer Rosette oder entspringen in Abständen von etwa 1 cm der Dorsalseite der a_I-Stolonen (Abb. 35). Wie bei *U. sandersonii* kehren die Ausläuferblätter ihre Unterseite der Spitze der Abstammungsachse zu. Einige tragen in ihren proximalen Achseln Rosetten.

Die Entwicklung der Blätter von *U. livida* erfolgt ähnlich wie bei den Blättern von *U. sandersonii,* doch wächst das Primordium sehr stark in die Länge, nachdem es sich am Ende nur leicht abgeflacht hat (Abb. 49). Man kann solche Blätter in einem mittleren Entwicklungsstadium nur schwer von Ausläufern unterscheiden. Ein sicheres Blattmerkmal ist zu diesem Zeitpunkt nur die Wachstumsrichtung nach oben, während zukünftige Ausläufer (a_{II}) sich nach unten krümmen (Abb. 35).

3.6.1.2. Die Ausläufer

Bei *U. livida* sind die Stellungsverhältnisse etwas komplizierter als bei *U. sandersonii,* indem zwischen Ausläufern erster Ordnung ($=a_I$) und Ausläufern zweiter Ordnung ($=a_{II}$) unterschieden werden muß. Die a_I-Stolonen entspringen stets einem Rosettenknoten oder der Basis eines Infloreszenzschaftes (Abb. 51). Sie tragen auf der Dorsalseite meist abwechselnd ein Blatt und einen a_{II}-Ausläufer, seltener erscheinen zwei Blätter direkt hintereinander (Abb. 35). Die Stolonen zweiter Ordnung wachsen, im Unterschied zu den Blättern, vertikal ins Substrat hinein (Abb. 50). Sie bilden auf der Dorsalseite keinerlei Organe aus. An den Flanken treten, wie bei den a_I-Stolonen, Fangblasen in alternierender Stellung auf.

Beide Stolonordnungen sind nur wenig behaart und wachsen mit ungerollter Spitze (Abb. 50). Die horizontal kriechenden a_I-Ausläufer können über 5 cm lang werden, während die a_{II}-Stolonen nur 1–2 (–3) cm messen.

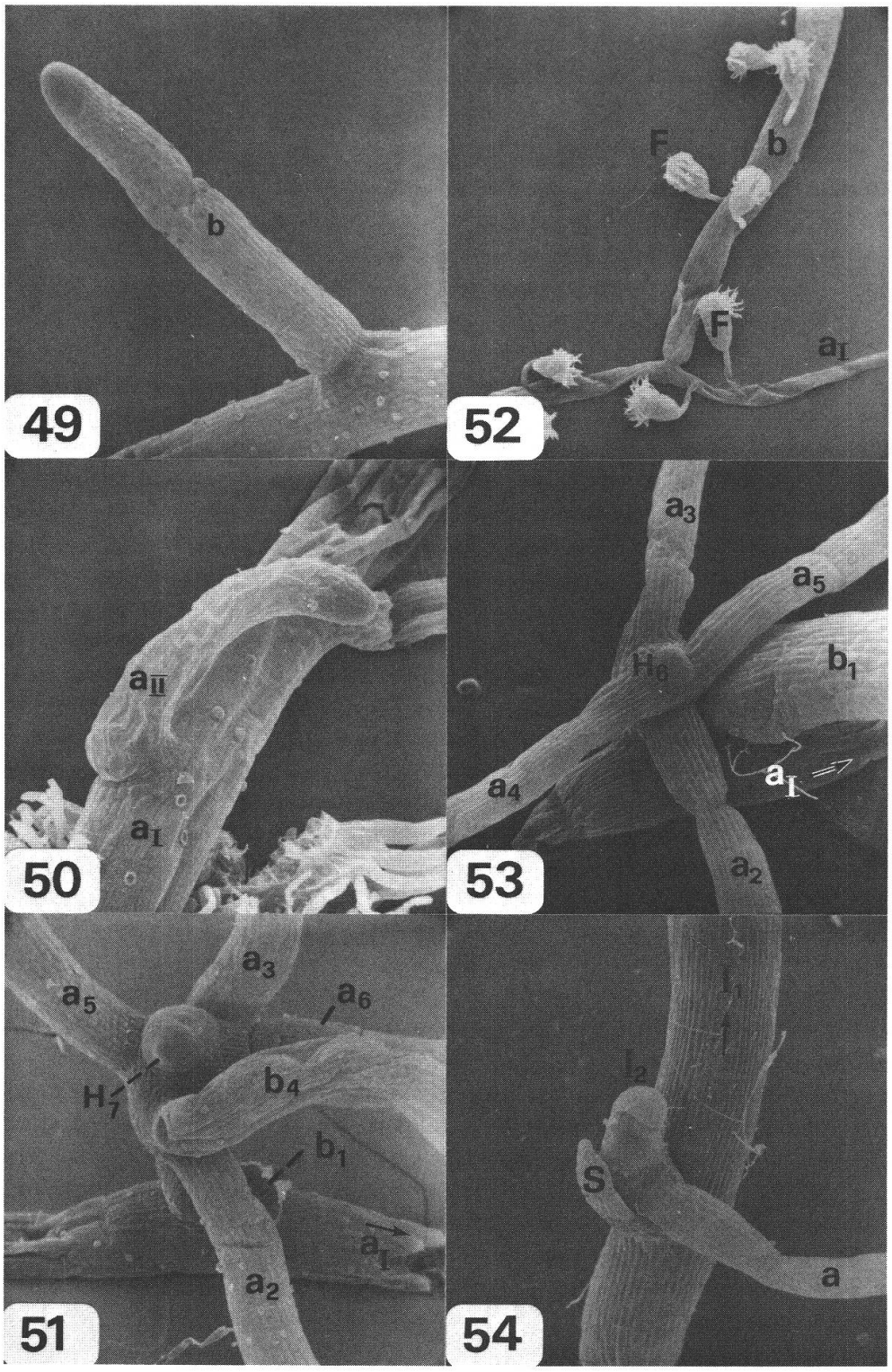


Abb. 49–51. *Utricularia livida.* – 49, Blattanlage in einem mittleren Entwicklungsstadium. Die Spitze ist nur leicht abgeflacht, so daß man das Blatt (b) kaum von einem a_{II}-Ausläufer unterscheiden kann [65 ×]. – 50, Junger a_{II}-Ausläufer auf der Dorsalseite eines a_I-Stolons entspringend [120 ×]. – 51, Rosettenstadium mit abgerissenem Tragblatt (b_1), einem Ausläufer (a_3) auf der linken und einem superponierten Organpaar (das Blatt b_4 über dem Ausläufer a_2) auf der rechten Seite am Rosettenknoten. a_5, a_6 = weitere Ausläufer, H_7 = Primordium, → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (a_I) [60 ×].

Abb. 52–54. *Utricularia bisquamata.* – 52, Ausschnitt eines a_I-Ausläufers mit einem Blatt (b) auf der Dorsalseite. Die Fangblasen (F) entspringen auf der Unterseite und an den Flanken des Blattstiels, sowie seitlich am a_I-Stolon [17 ×]. – 53, Rosette mit Tragblatt (b_1) und annähernd dekussierter Stellung der Ausläufer a_2/a_3 und a_4/a_5. H_6 = Primordium, → = Wachstumsrichtung der relativen Hauptachse (a_I) [80 ×]. – 54, In der untersten Schuppe (S) am Infloreszenzschaft (I_1) entspringen ein Ausläufer (a) und eine zweite Blütenstandsanlage (I_2) [65 ×].

3.6.1.3. Die Fangblasen

Die Fangblasen von *U. livida* sehen denen von *U. sandersonii* sehr ähnlich und entwickeln sich auch gleich wie diese (vgl. Abb. 38 und 39, Rutishauser et al. 1990).

3.6.1.4. Die Rosetten

Die Rosetten von *U. livida* sind invers-axilläre Verzweigungen, die in Abständen von 1–4 cm auftreten (Abb. 51). Verglichen mit den Rosetten von *U. sandersonii* zeigen diejenigen von *U. livida* bezüglich der Stellung und Ersetzbarkeit der Organe eine etwas geringere Variabilität. Trotzdem gelten weitgehend dieselben Regeln, nämlich:

- Aus den Primordien H_2 und H_3 entwickeln sich bevorzugt zwei Ausläufer (a_2 und a_3), seltener ein Ausläufer (a_2) und ein Blatt (a_3), aber nie zwei Blätter.
- Diejenigen Höcker, die über dem Tragblatt (b_1) oder hinten am Rosettenknoten stehen, wachsen zu Ausläufern aus.
- Oft stehen sich zwei Organe am Rosettenknoten als Paar gegenüber (Abb. 51).
- Das annähernd dekussierte Stellungsmuster wird in vielen Fällen verwischt, indem anstelle eines Blattes oder eines Ausläufers gleich zwei superponierte Organe (immer ein Blatt über einem Ausläufer) auftreten (Abb. 51: b_4 über a_2).
- Nach Ausgliederung von 6–8 Rosettenorganen wächst die Kurztriebachse zum Infloreszenzschaft aus.
- Speziell für *U. livida* gilt: Es entwickelt sich nie je ein Blatt superponiert über a_2 *und* über a_3, wie bei *U. sandersonii* (Abb. 36/X, XIV).

3.6.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

U. livida blüht in Kultur von Anfang April bis August. Die Rosettenblätter gehen in dieser Zeit größtenteils zugrunde. Nach Taylor (1964) können die Infloreszenzen von *U. livida* 80 cm hoch werden und bis zu 50 Blüten aufweisen. Bei den in Zürich kultivierten Pflanzen ist der aufrechte Blütenstandsschaft bei einem Durchmesser von maximal 1 mm höchstens 20 cm lang und trägt 2–8 Blüten. Unterhalb der Blütenregion findet man, wie bei *U. sandersonii,* 2–5 Schuppen. In den Achseln der untersten Schuppen entwickeln sich mehrere Ausläufer, in denen weiter oben meistens 3 Höcker. Die Achsel der obersten Schuppe vor der Blütenregion ist leer. An der Basis der Infloreszenzachse werden in den distalen Achseln der obersten Rosettenorgane (meistens Ausläufer) 2–3 r*-Tochterrosetten mit vielen Ausläufern ausgebildet (ähnlich *U. sandersonii:* Abb. 43–46).

Beschreibungen und Abbildungen der lila bis dunkelviolett gefärbten Blüten von *U. livida* sind bei Stapf (1904, 1905) und bei Taylor (1964) vorhanden.

3.7. Utricularia bisquamata

Skizzen und Kurzbeschreibungen dieser Art findet man unter der Bezeichnung *U. capensis* Spreng. bei Stapf (1904, 1905) und bei Taylor (1964). Der Bau der Fangblase und deren Funktionsweise wurde von Lloyd (1930, 1931) eingehend studiert.

3.7.1. Aufbau im vegetativen Bereich

3.7.1.1. Die Blätter

U. bisquamata ist die kleinste und feinste der hier untersuchten Arten. Ihre schmalen, linealen Blättchen sind 1–1,5 cm lang und ca. 1 mm breit. Sie sind lang gestielt und

tragen im unteren, chlorophyllosen Teil 4–6 Blasen (Abb. 52). Der Übergang von der Blattspreite zum Blattstiel ist fließend.

Wie bei *U. sandersonii* und *U. livida* treten Blätter als Organe von Rosetten auf oder stehen auf der Dorsalseite von a_I-Stolonen (Abb. 70). Die Ausläuferblätter sind ungerollt, stehen mit der Unterseite zur Spitze der Abstammungsachse und sind am Anfang ihrer Entwicklung nur schwer von a_{II}-Stolonen zu unterscheiden.

3.7.1.2. Die Ausläufer

U. bisquamata zeigt wie *U. livida* zwei Ausläuferordnungen (vgl. Abb. 35). Beide Stolonordnungen wachsen mit ungerollter Spitze und tragen an den Flanken Fangblasen in dichter, alternierender Anordnung. Die a_I-Stolonen entspringen jeweils an einem Rosettenknoten oder im unteren Teil einer Infloreszenzachse und können Längen von über 5 cm erreichen. Die a_{II}-Ausläufer sind 0,5–3 cm lang, tragen außer den Fangblasen keinerlei Seitenorgane und inserieren in regelmäßigen Abständen von 3–4 mm, abwechselnd mit den Blättern, auf der Dorsalseite der a_I-Stolonen.

3.7.1.3. Die Fangblasen

Die Fangblasen von *U. bisquamata* ähneln denen von *U. sandersonii* und *U. livida*. Sie sind ca. 1 mm groß, kurz gestielt und tragen auf der Ober- und Unterlippe mehrere Reihen Drüsenhaare (Abb. 52). Die Unterlippe ist bei den Blasen von *U. bisquamata,* im Unterschied zu denen der andern beiden terrestrischen Arten, kaum vorgezogen (Taylor 1964).

3.7.1.4. Die Rosetten

Bei *U. bisquamata* treten nur selten Rosetten auf. Man findet an den a_I-Stolonen über mehrere cm keinen Kurztrieb. Die wenigen Rosetten, die untersucht werden konnten, zeigen ähnliche Tendenzen wie die Rosetten von *U. sandersonii* und *U. livida:*

- Es sind invers-axilläre Verzweigungen in den proximalen Achseln von Ausläuferblättern und in Ausnahmefällen von a_{II}-Stolonen.
- Aus den Höckern H_2 und H_3, die rechts und links am Rosettenknoten auftreten, gehen entweder zwei Ausläufer (Abb. 53) oder ein Ausläufer und ein Blatt hervor.
- Die Primordien H_4 und H_5 treten vorne und hinten am Rosettenknoten auf. Daraus entwickeln sich wieder zwei Ausläufer (Abb. 53) oder je ein Ausläufer und ein Blatt.
- Es liegt kein exakt dekussiertes Stellungsmuster vor, da die Primordien H_6 und H_7 je nach Rosette an verschiedenen Orten entstehen. Oft sitzen sie schräg zu allen vorhergehenden Organen oben am Knoten.
- Rosetten mit einem Blatt superponiert über einem Ausläufer wurden bei *U. bisquamata,* im Unterschied zu *U. sandersonii* (z. B. Abb. 36/IX–X) und *U. livida,* nicht gefunden.

3.7.2. Aufbau im reproduktiven Bereich

Die Blüten von *U. bisquamata* sind nur 4–6 mm groß und stehen zu 1–6 in einer lockeren Traube in der oberen Hälfte der 4–10 cm langen, aufrechten Infloreszenzachse. In deren unterem Teil trifft man auf 1–3 Schuppen und an der Basis findet man meistens zwei r*-Tochterrosetten in den distalen Achseln von Ausläufern. Die r*-Rosetten bestehen bei *U. bisquamata* nur aus wenigen Stolonen und gehen eher selten in eine zweite

Infloreszenzachse über. Eine solche entsteht aber häufig in der Achsel der untersten Schuppe, 2–5 mm über dem letzten Organ des r-Kurztriebs (Abb. 54). Oft wird am Rand der Schuppe ein unverzweigter Ausläufer gebildet, der schräg nach unten wächst. Daneben entwickelt sich der zweite Blütenstandsschaft. Manchmal treten sogar drei Infloreszenzen aneinander auf.

Die oft blaß lila und gelb gefärbten Blüten von *U. bisquamata* sind bei Stapf (1904, 1905) und bei Taylor (1964) abgebildet und beschrieben. Die Früchte sind dünnwandige, kugelige Kapseln von 1–1,5 mm Durchmesser. Sie enthalten viele dunkelrote Samen, die regelmäßig in großer Zahl auskeimen.

3.8. Samen und Keimung

Über Samen und Keimpflanzen von Utricularien findet man Angaben bei Kamienski (1877, 1895), Goebel (1889a, 1891b, 1932/33), Merz (1897), Velenovský (1905), Luetzelburg (1910), Merl (1915, 1925) und Lloyd (1937).

Von *U. sandersonii* und *U. livida* waren weder Samen noch Keimpflanzen erhältlich. Die Pflanzen in Kultur sind steril, obwohl sie jeweils reich blühen.

Die Urticularien lassen sich bezüglich der Samen und Keimlinge in zwei Gruppen einteilen:

Die eine Gruppe verfügt über langgestreckte, spindelförmige oder rundliche Samen mit einer dünnen Samenschale und einem bleichen, undifferenzierten Embryo. Dieser Typ wird repräsentiert durch die Arten *U. alpina, U. longifolia* und *U. bisquamata.* Im Laufe der Entwicklung werden am einen Embryonalpol zwei Höcker sichtbar, von denen der eine rasch größer wird und die Samenschale sprengt. Er ergrünt und wächst zu einem zarten, meist zungenförmigen Blatt (b_1) aus. Aus dem zweiten Primordium geht bei *U. alpina* eine langgestielte Fangblase (F_2) und bei *U. longifolia* und *U. bisquamata* ein erster Ausläufer (a_2) hervor (Abb. 55, 56). Lloyd (1937) bezeichnet diese beiden ersten Organe von *U. bisquamata* als „cotyledonoids". Er kann sich offenbar nicht dazu durchringen, sie Kotyledonen zu nennen, da es sich nicht um zwei Blätter handelt. Bei *U. alpina* und *U. bisquamata* entsteht zwischen den beiden ersten Organen der Keimlingsrosette eine Fangblase (F_3 in Abb. 55, 56) und unmittelbar daneben der Vegetationspunkt der Keimlingsrosette, der zur Kurztriebachse auswächst und rundum mehrere Organe ausgliedert (bei *U. alpina* Fangblasen, Ausläufer und Blätter, bei *U. bisquamata* nur Ausläufer und Blätter: Abb. 57), bevor er in einer Infloreszenz endet. Auf der Dorsalseite der Ausläufer können Tochterrosetten ausgebildet werden.

Zur anderen Gruppe gehören die Samen von *U. reniformis* und *U. humboldtii,* die keine Samenruhe haben und deren Embryonen schon innerhalb der häutigen Samenschale weit entwickelt und mit einer Anzahl grüner Primärblätter versehen sind. Bei *U. reniformis* sind es Blättchen mit lanzettlicher Spreite, bei *U. humboldtii* fädige Organe, die sich in der Hälfte in drei nadelartig auslaufende Arme aufspalten (Abb. 58). Die Primärblätter sind spiralig gestellt und schließen den Vegetationspunkt in ihrer Mitte ein.

Bei *U. reniformis* erscheinen an der Keimlingsachse als erste Organe häufig zwei Fangblasen und dann der erste Ausläufer (Goebel 1891b). Dieser bringt zuerst nur Fangblasen, dann auch blasentragende, dünne Stolonen hervor und entwickelt schließlich ein reich verzweigtes, wurzelähnliches Netz. An der Keimlingsachse werden nun nierenförmige Blätter und weitere Ausläufer ausgegliedert.

Bei *U. humboldtii* entwickeln sich an der stark gestreckten Keimlingsachse nacheinander ein primärblattähnliches Organ, eine Fangblase und danach jeweils 2–3 Blättchen mit einer flächigeren Spreite abwechselnd mit einer weiteren Fangblase. Die lappigen

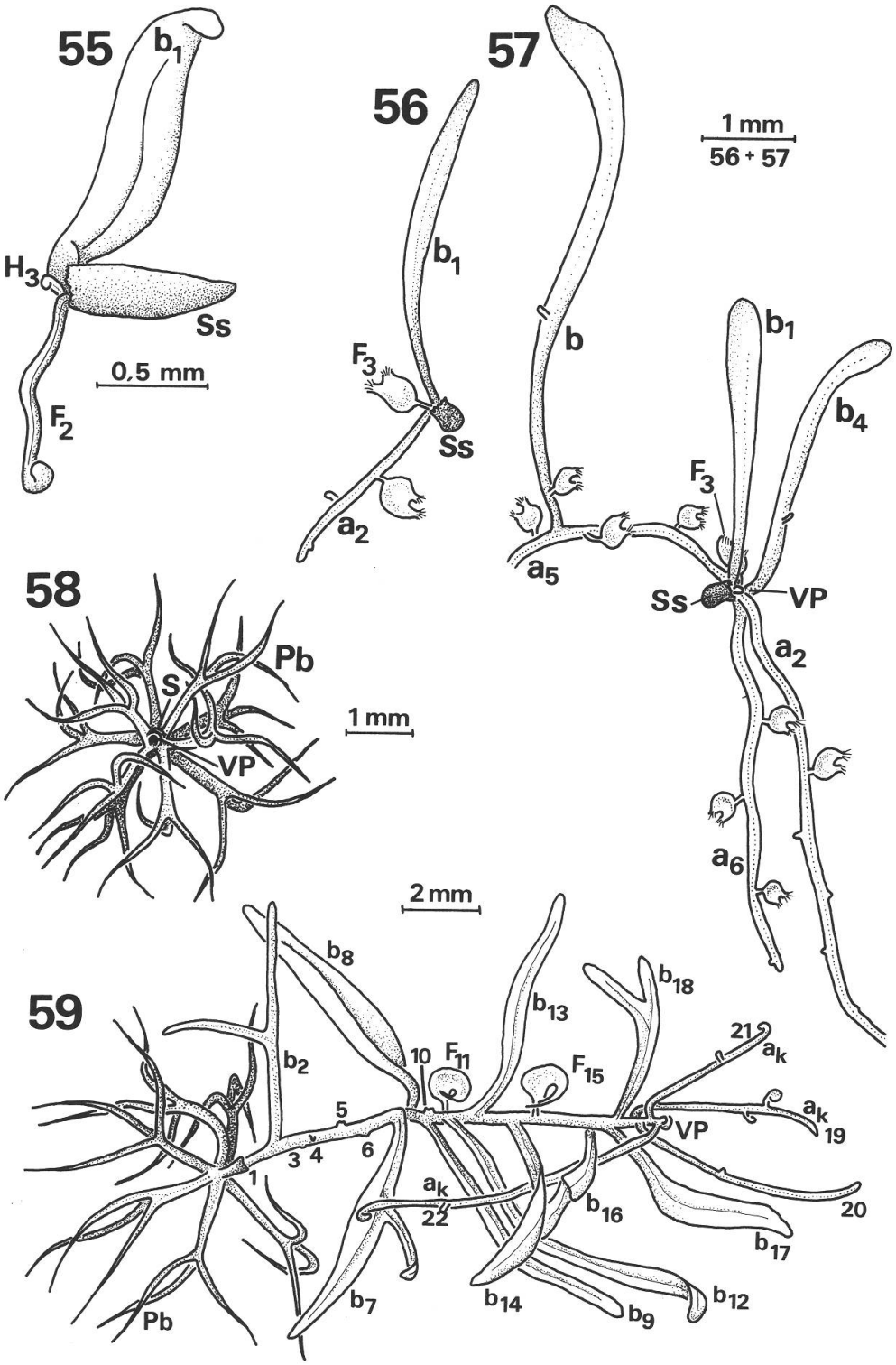


Abb. 55–59. Keimpflanzen. – 55, Keimling von *Utricularia alpina* mit einem Blatt (b_1), einer langgestielten Fangblase (F_2) und einem Primordium (H_3). Ss = Samenschale. – 56–57, Junge und ältere Keimpflanze von *U. bisquamata:* 56, Als erste Organe erscheinen ein Blatt (b_1) und ein Ausläufer (a_2). Dazwischen wird die Fangblase F_3 gebildet. 57, In der Folge werden weitere Blätter (b_4) und Ausläufer (a_5, a_6) produziert, bevor das Rosettenzentrum mit dem Vegetationspunkt (VP) in eine Infloreszenz übergeht. – 58–59, Keimlinge von *U. humboldtii:* 58, Embryo nach der Entfaltung der dreiteiligen, nadelartig auslaufenden Primärblätter (Pb). VP = kugeliger Vegetationspunkt, der von einer Schuppe (S) geschützt wird. 59, Keimlingsstadium mit mehreren Fangblasen (F) und lappigen Blättchen (b) mit einfacher oder gabelig verzweigter Spreite. a_k = Ausläufer der Keimlingsrosette; Numerierung der Organe nach der wahrscheinlichen Entstehungsreihenfolge.

Blättchen können einfach, gabelig verzweigt oder dreiteilig sein und an den Blattkanten Fangblasen aufweisen (Abb. 59). Nachdem an der Keimlingsachse 13–26 Organe vorhanden sind, werden in der Regel 2 Ausläufer und daraufhin langgestielte Blätter mit spatelförmiger Spreite produziert. Die Keimpflanze erstarkt zusehends, bildet auf der Dorsalseite der Ausläufer Tochterrosetten aus und wächst nach Ausgliederung von mehreren Blättern und Ausläufern zu einer Infloreszenz aus.

4. Diskussion

4.1. Vergleich der untersuchten Arten

Lassen sich Utricularien bezüglich ihres vegetativen Bauplanes auf einen Grundtyp zurückführen? Für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten kann diese Frage bejaht werden, wenn man nur den Grobaufbau betrachtet (vgl. Tab. 1, Abb. 60–70). Bei allen untersuchten Utricularien gibt es im Substrat kriechende Ausläufer, die sich mehr oder weniger stark verzweigen und ein unterirdisches Netz mit Fangblasen bilden. Außerdem bringen die Ausläufer Rosetten mit weiteren Stolonen und Blättern hervor. Die Blätter sind jeweils flache, grüne Organe, die sich über das Substrat erheben. Das Rosettenzentrum kann zu einer Infloreszenz auswachsen.

Analysiert man den Gesamtaufbau jedoch etwas genauer, so erkennt man, daß sich die (potentiell) epiphytischen und die (rein) terrestrischen *Urticularia*-Arten durch eine Reihe vegetativer Merkmale voneinander abgrenzen lassen (Tab. 1):

- Die epiphytischen Arten (*U. alpina, U. longifolia, U. reniformis, U. humboldtii*) zeichnen sich gegenüber den terrestrischen Arten (*U. sandersonii, U. livida, U. bisquamata*) durch absolut größere Blätter und Blütenstände aus.
- Nur die epiphytischen *Utricularia*-Arten haben dicke Ausläufer (A), die an den Flanken dünne Ausläufer (a) bilden können. Bei den terrestrischen Arten gibt es nur einen Ausläufertyp (a).
- Die Ausläuferspitzen der epiphytischen Arten *U. alpina, U. reniformis* und *U. humboldtii* sind dorsalwärts eingerollt, diejenigen der terrestrischen Arten und von *U. longifolia* sind gerade.
- Die untersuchten terrestrischen Arten verfügen entlang ihrer Ausläufer über Blätter, die nicht mit einer Rosette assoziiert sind. Bei den epiphytischen Arten treten die großen Blätter nur im Zusammenhang mit Rosetten auf.
- Fangblasen an Blättern kommen nur bei den terrestrischen Arten vor.

Die epiphytischen Arten: Kamienski (1895) stellt die vier von uns untersuchten epiphytischen Arten in die Sektion *Orchidioides*. Taylor (1986) betrachtet nur *U. alpina* und *U. longifolia* als enger verwandt (Sektion *Orchidioides*). *U. reniformis* und *U. humboldtii* verweist er wegen der anders gestalteten Samen und Keimlinge in die nahestehende Sektion *Iperua* (vgl. Kapitel 3.8.). Aufgrund der nachfolgend aufgeführten Merkmale scheinen jedoch *U. alpina* und *U. humboldtii* enger miteinander verwandt. Die beiden Arten bilden zusammen mit *U. reniformis* eine Gruppe, die sich von *U. longifolia* abgrenzen läßt (vgl. Tab. 1, Abb. 60–67):

- Bezüglich des Rosettenaufbaus bildet *U. alpina* mit *U. humboldtii* und *U. reniformis* mit *U. longifolia* je eine Einheit. Beim ersten Artenpaar werden als erste Rosettenorgane meistens zwei Ausläufer gebildet, beim zweiten entstehen die Rosetten etwa in den proximalen Achseln von Tragblättern.

Tabelle 1: Vergleich der 7 untersuchten Arten (Abkürzungen wie in Abb.60-70)

Merkmal \ Art	EPIPHYTISCHE ARTEN				TERRESTRISCHE ARTEN		
	U.alpina	U.longifolia	U.reniformis	U.humboldtii	U.sandersonii	U.livida	U.bisquamata
dicke Ausläufer (A)	als Organe von R-Rosetten				fehlen		
	(vgl. Abb.60)	(vgl. Abb.61)	(vgl. Abb.62)	(vgl. Abb.63)			
dünne Ausläufer (a)	1.-4. Ordnung = a_I-a_{IV}				meist nur eine Ordnung (a_I)	1. und 2. Ordnung = a_I,a_{II}	
	flankenständig an A-, a_I-, a_{II}- und a_{III}-Ausläufern	rundum an A-, a_I-, a_{II}- und a_{III}-Ausläufern	flankenständig an A-, a_I-, a_{II}- und a_{III}-Ausläufern	flankenständig an A-, a_I-, a_{II}- und a_{III}-Ausläufern	a_I als Organe von r-Rosetten		
						a_{II} auf der Dorsalseite von a_I-Ausläufern, abwechselnd mit Blättern	
	(vgl. Abb.64)	(vgl. Abb.65)	(vgl. Abb.66)	(vgl. Abb.67)	(vgl. Abb.68)	(vgl. Abb.69)	(vgl. Abb.70)
Spitze der Ausläufer	gerollt	gerade	gerollt	gerollt	gerade		
Blatttypen	B	B und b	B und b	B	b		
Blätter	nur als Organe von R-Rosetten (keine Tragblätter)	B und b als Tragblätter oder Organe von R-Rosetten; b auch als Tragblätter oder Organe von r-Rosetten oder anstelle von a-Ausläufern	B als Tragblätter oder Organe von R-Rosetten, b als Tragblätter oder Organe von r-Rosetten	nur als Organe von R-Rosetten (keine Tragblätter)	als Tragblätter oder Organe von Rosetten; zusätzliche Blätter ohne Achselprodukte auf der Dorsalseite von a_I-Ausläufern		
junge Blattspitzen	gerollt	B gerollt b gerade	gerollt, Spreite gefaltet		gerade		
Blätter mit Fangblasen	-	-	-	-	+	+	+
Blasen ausserdem auftretend	an den Flanken der dünnen Ausläufer (a)						

Bau der Fangblasen	mit 2 Antennen und basaler Mundöffnung				mit mehreren Reihen papillenförmiger Drüsenhaare; Mundöffnung terminal		
	Antennen unverzweigt	Antennen mit Haaren	Antennen unverzweigt	Antennen unverzweigt			
kräftige R-Rosetten bestehen	auf der Dorsalseite der A-Ausläufer				fehlen		
	ohne Tragblätter	R-Rosetten in den proximalen Achseln von Tragblättern		ohne Tragblätter			
	aus A-Ausläufern, B-Blättern und Infloreszenzen						
kleine r-Rosetten bestehen	auf der Dorsalseite der a_I-Ausläufer						
	nur aus a-Ausläufern	aus a-Ausläufern und b-Blättern (mit Tragblatt)	aus a-Ausläufern und b-Blättern (oft mit Tragblatt)	nur aus a-Ausläufern	aus a-Ausläufern, b-Blättern und Infloreszenzen r-Rosetten in den proximalen Achseln von Tragblättern		
Infloreszenzen	aus dem Zentrum einer R-Rosette auswachsend				aus dem r-Rosettenzentrum oder der Mitte einer r*-Tochterrosette auswachsend		oder aus der Achsel der untersten Schuppe am Infloreszenzschaft
Infloreszenzschaft mit:							
- r*-Rosetten	-			-	+	+	+
- Schuppen mit axillären Stolonen	-	?	?	-	+	+	+
- Schuppen mit nicht auswachsenden Höckern	+			+	+	+	+
- Blüten	+			+	+	+	+
Embryo in der Samenschale	undifferenziert	undifferenziert	mit grünen Primärblättern	mit grünen Primärblättern	?	?	undifferenziert

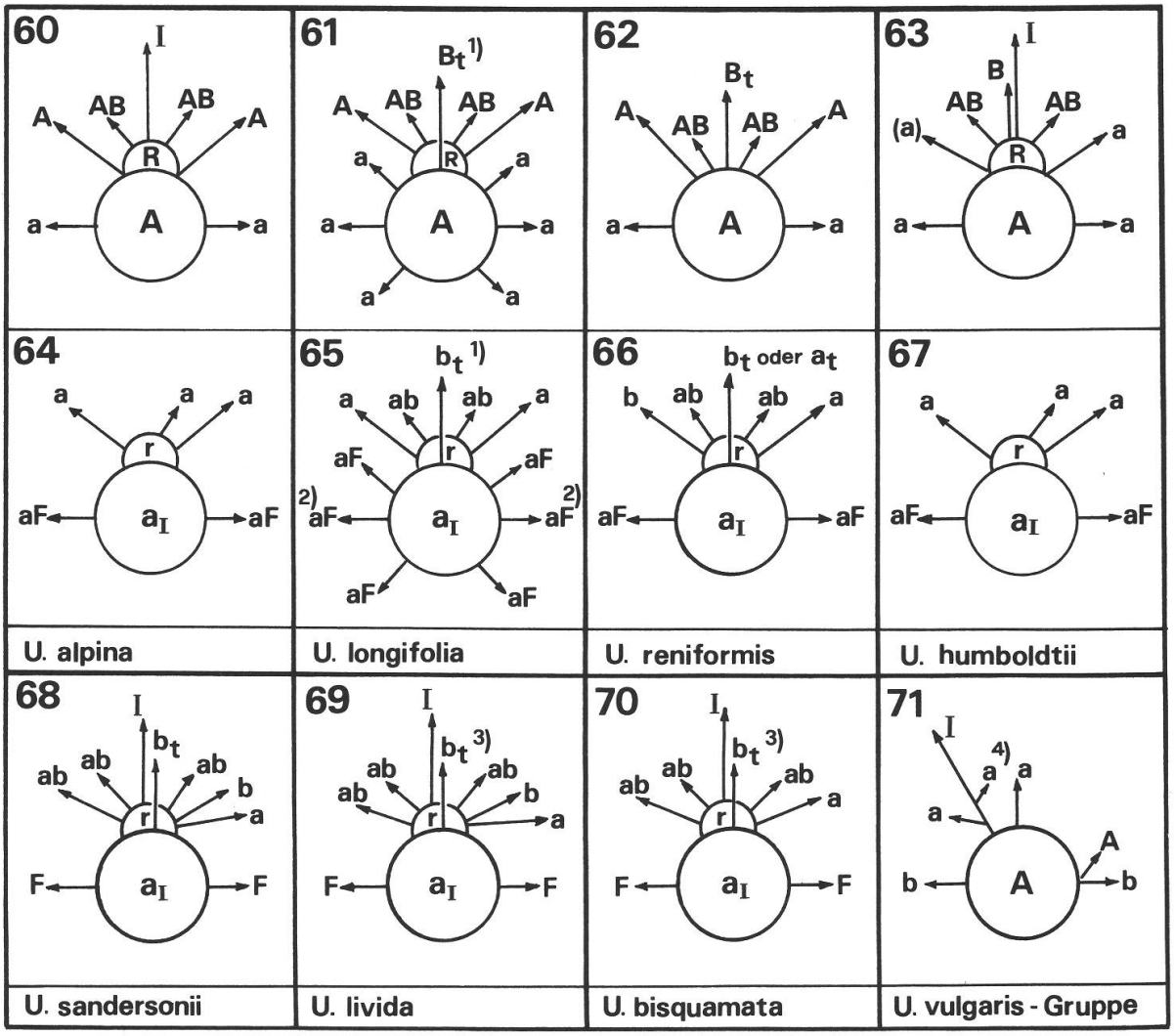


Abb. 60–71. Zweig- und Blattstellung bei *Utricularia*. Schematische Querschnitte durch die relativen Hauptachsen mit Rosetten, sowie durch die dünnen Ausläufer erster Ordnung (a_I) der untersuchten epiphytischen Arten, ebenfalls mit Rosetten. A = dicker Ausläufer, a = dünner Ausläufer, (a) = dünner Ausläufer, der nicht immer vorhanden ist, B = großes Blatt, b = kleines Blatt, B_t, b_t = Tragblatt (a_t = Ausläufer anstelle eines Tragblatts), AB, ab = Primordium, aus dem ein Ausläufer (A, a) oder ein Blatt (B, b) auswachsen kann, F = Fangblase, aF = Primordium, aus dem eine Fangblase oder ein dünner Ausläufer auswachsen kann, I = Infloreszenz, R, r = Rosettenknoten. Sicht: von der Spitze der relativen Hauptachse bzw. des dünnen Ausläufers zur Basis. [1]) manchmal b_t anstelle von B_t oder umgekehrt, [2]) manchmal b anstelle von F oder a, [3]) in derselben Zeile wie b_t erscheinen regelmäßig auch a-Ausläufer (ohne Achseltrieb), [4]) a = Kurztriebe (Krallensprosse an I, „Luftsprosse" auf Dorsalseite von A).

- *U. longifolia* ist die einzige untersuchte epiphytische Art mit ungerollten Ausläuferspitzen.
- Nur bei *U. longifolia* inserieren a_I-Ausläufer rund um den ganzen A-Stolon.
- Nur bei *U. longifolia* können Blätter dünne Ausläufer in ihrer Position ersetzen.
- *U. longifolia* hat als einzige der hier untersuchten epiphytischen Arten Fangblasen mit verzweigten Antennen (Abb. 20).

U. longifolia weicht in einigen Merkmalen von den anderen epiphytischen Arten ab und hat gleichzeitig mehrere Merkmale mit den terrestrischen Arten gemeinsam. Vielleicht ist dies ein Hinweis darauf, daß *U. longifolia* eine „terrestrische" Art ist, die gelegentlich auf Bäume klettert. Nach Juniper et al. (1989) kommt *U. longifolia* mehrheitlich an sumpfigen Standorten auf dem Boden vor und wird eher selten als Epiphyt auf Bäumen angetroffen.

Nach Benzing (1986) unterscheiden sich epiphytische und terrestrische Utricularien nur geringfügig. Als Grund wird angegeben, daß die beiden Gruppen oft unter denselben Bedingungen leben: alle Arten sind hygromorph und in feuchtem Humus, Moosmatten oder Bromelienzisternen verankert. Nach Benzing begünstigen moosbedeckte Felsen und Abhänge ähnliche Arten.

Die Unterschiede zwischen den rein terrestrischen und den potentiell epiphytischen Arten können eventuell dadurch erklärt werden, daß die epiphytischen Utricularien im Kampf um das Licht größere, kräftigere Blätter entwickelt haben, die dementsprechend dickeren Stolonen entspringen. Die dicken Ausläufer haben den Vorteil, daß sie Wasser speichern können. Die Speicherknollen von *U. alpina* und die angeschwollenen Stolonen von *U. reniformis* sind spezielle Anpassungen an die zeitweise austrocknenden Standorte auf Bäumen und felsigen Abhängen (Juniper et al. 1989).

In der Anatomie gleichen sich terrestrische und epiphytische *Utricularia*-Arten stark. Sie zeigen ein vom normalen Verhalten der Blütenpflanzen recht abweichendes Muster, indem man in Querschnitten durch ein beliebiges Organ von *Utricularia* weder ein typisches Sproßachsen- noch ein typisches Blatt- oder Wurzelbild vorfindet. Alle Organe von *Utricularia* weisen einen Zentralzylinder mit zerstreuter Anordnung der Xylem- und Phloemelemente auf. Der Gehalt an Sklerenchym und/oder Aerenchym hängt von der Beanspruchung, Lebensweise und vom Durchmesser des betreffenden Organs ab.

Das hier untersuchte Material von *U. longifolia* scheint nicht identisch zu sein mit dem von Troll & Dietz (1954) studierten. Ihre *U. longifolia*-Pflanzen wachsen mit dorsalwärts gekrümmten Ausläuferspitzen und tragen an den A-Stolonen seitliche Ausläufer erster Ordnung (a_I) alternierend, genau an den Flanken. Durch Vergleiche mit unveröffentlichten Angaben und Skizzen von Taylor kann ausgeschlossen werden, daß unser Material falsch bestimmt ist. Ob *U. longifolia* so stark variieren kann, oder ob Troll & Dietz eine andere Art analysiert haben, muß an dieser Stelle offen bleiben.

Die terrestrischen Arten: Die drei untersuchten terrestrischen Arten gehören zur Sektion *Calpidisca* (Taylor 1986). Sie werden nach Taylor (1964) aufgrund von Blütenmerkmalen und Fangblasenstrukturen unterschieden, nach Stapf (1904, 1905) nur nach der Blütenform und Blütengröße. Bezieht man den vegetativen Aufbau mit ein, so findet man die enge Verwandtschaft bestätigt, denn es gibt nur wenige Unterschiede zwischen den drei Arten (vgl. Tab. 1, Abb. 68–70):

- Die Auswüchse am Infloreszenzschaft sind bei *U. sandersonii* und *U. livida* dieselben; bei *U. bisquamata* kann ein zweiter Blütenstand in der Achsel der untersten Schuppe entstehen.
- Bei *U. sandersonii* und *U. livida* treten am Rosettenknoten superponierte Organe (immer ein Blatt über einem Ausläufer) auf, was für *U. bisquamata* nicht beobachtet wurde.
- *U. livida* und *U. bisquamata* stimmen bezüglich der Stellung der Anhangsorgane entlang eines Hauptausläufers (a_I) überein, indem auf der Dorsalseite Blätter und Ausläufer zweiter Ordnung (a_{II}) miteinander abwechseln. Bei *U. sandersonii* entspringen entlang der Dorsalseite der a_I-Stolonen fast nur Blätter. a_{II}-Ausläufer fehlen weitgehend.

4.2. Stellungs- und Verzweigungsmuster bei Landutricularien

Bei den Vegetationsorganen der Utricularien streiten sich die Botaniker bis heute darüber, was Sproß, Blatt oder gar Wurzel zu nennen ist. Der Einfachheit halber übernehmen wir in diesem Kapitel die von den meisten Botaniker (z. B. Goebel 1889 b, Kamienski 1895, Arber 1920, Metcalfe & Chalk 1950) vertretene Ansicht, daß die Utricularien generell keine Wurzeln besitzen.

4.2.1. Die Keimlinge

Unsere Untersuchungen an vier Landutricularien (*U. alpina, U. reniformis, U. humboldtii* und *U. bisquamata*) bestätigen Goebels (1891 a) Ansicht, wonach Blätter, Ausläufer und Fangblasen an der Keimlingsachse positionsäquivalent und bei geeigneter Wahl der Homologiekriterien somit morphologisch gleichwertig sind. Die Meinung, daß bei *Utricularia* zwei Keimblätter auftreten, wird dagegen durch die vorliegende Studie nicht bestätigt. Als erste Organe erscheinen entweder mehrere, gleich aussehende Primärblätter oder nur ein Blatt und etwas später eine Fangblase oder ein Ausläufer.

Da die Entwicklung nur an einem Pol des Embryos erfolgt und dort Blätter und Ausläufer gebildet werden, muß es sich um den Sproßpol handeln. Der Wurzelpol bleibt bei allen untersuchten *Utricularia*-Arten inaktiv. Dies im Gegensatz zu *Pinguicula,* wo eine Primärwurzel zwar austreibt, dann aber früh abstirbt (Haccius & Hartl-Baude 1956).

4.2.2. Stellungs- und Verzweigungsmuster entlang der Ausläufer und innerhalb der Rosetten

Goebel (1891 a) hat einmal zusammengefaßt, daß bei *Utricularia* aus jedem Primordium ein Ausläufer, ein Blatt oder eine Blase werden könne. Diese Verallgemeinerung (in der vorliegenden Arbeit als „Goebels *Utricularia*-Regel" bezeichnet) scheint aufgrund unserer Untersuchungen nicht ganz zuzutreffen. Der Pflanzenkörper von *Utricularia* zeigt trotz großer Freiheiten gegenüber dem klassischen Kormusschema (vgl. Rutishauser & Sattler 1985) art- oder sektionsspezifische Entwicklungsmuster innerhalb des Vegetationskörpers. Schematisch vereinfacht ergeben sich für die sieben untersuchten landlebenden Arten Stellungsmuster, wie sie in den Schemata der Abbildungen 60–70 festgehalten sind. Ergänzend findet sich ein Schema, das für einige aquatische Arten der Sektion *Utricularia* (Taylor 1986) zutrifft, so z. B. für *U. australis* und *U. vulgaris* (Goebel 1891 a, 1891 b, Troll & Dietz 1954, Rutishauser & Sattler 1989). Diese aquatischen Arten sind unter der zusammenfassenden Bezeichnung *U. vulgaris*-Gruppe aufgeführt (Abb. 71).

Die relativen Hauptachsen aller untersuchten Arten weisen bezüglich der Stellung der Seitenorgane eine gewisse Dorsiventralität auf. Auf der Ventralseite werden (mit Ausnahme vereinzelter Ausläufer bei *U. longifolia*) keinerlei Organe ausgebildet, während die Dorsalseite morphogenetisch sehr aktiv ist. Bei *U. alpina, U. reniformis, U. humboldtii* und der *U. vulgaris*-Gruppe äußert sich der dorsiventrale Bau auch darin, daß die Einrollung der Ausläuferspitzen zur Dorsalseite hin erfolgt.

Bei allen untersuchten Utricularien werden an den Flanken der relativen Hauptachsen oder mehr der Dorsalseite genähert Auswüchse gebildet. Bei den epiphytischen Arten handelt es sich dabei um dünne Ausläufer, bei den terrestrischen Arten um Fangblasen und bei der aquatischen *U. vulgaris*-Gruppe um Blätter (Abb. 60–63, 68–71).

Die Blattausgliederung erfolgt bei den Landutricularien auf der Dorsalseite der Ausläufer und innerhalb der Rosetten, die ebenfalls dorsal gebildet werden. An einem Rosettenknoten scheinen zumindest die oberen Primordien nicht von Anfang an determiniert zu sein, ein Blatt oder einen Ausläufer zu liefern. Aus dem Rosettenzentrum können sich bei den terrestrischen und epiphytischen Arten Blütenstände entwickeln. Bei vielen aquatischen Utricularien ist die Infloreszenz gegen eine Flanke hin verschoben, und eine eigentliche Rosette fehlt bei den meisten aquatischen Arten (Abb. 71, Goebel 1891 a, Sattler & Rutishauser, unveröffentlicht).

So ungewöhnlich der Aufbau des Pflanzenkörpers von *Utricularia* auch ist, es gelten doch gewisse Regeln. Man kann für bestimmte Höcker mit großer Wahrscheinlichkeit voraussagen, welches Organ daraus hervorgehen wird. Es beruht demzufolge nicht ganz auf Zufall, ob an einer bestimmten Stelle ein Ausläufer, ein Blatt oder eine Fangblase gebildet wird.

Erwähnt werden sollen die Fälle, wo Goebels *Utricularia*-Regel in etwas eingeschränkter Form zutrifft:

- Innerhalb der Rosetten der hier untersuchten Arten können sich, abgesehen von den ersten Auswüchsen, Ausläufer und Blätter annähernd beliebig ersetzen. Dies bedeutet, daß aus einem rosettenbürtigen Primordium ein Ausläufer oder ein Blatt entstehen kann, weshalb es für jede Art zahlreiche Muster in der Ausgliederung der Kurztriebe gibt (vgl. Abb. 10, 25, 36). Erstaunlich ist dabei, daß gewisse Rosettentypen gehäuft auftreten, während andere, theoretisch denkbare Muster nicht verwirklicht sind. So werden z. B. bei *U. alpina* als erste Auswüchse nie zwei Blätter, wohl aber zwei Ausläufer gebildet.
- Bei den epiphytischen Arten können an den Flanken der dünnen Ausläufer (a_I, a_{II} und a_{III}) Fangblasen oder weitere dünne Ausläufer auftreten (Abb. 64–67). Fangblasen kommen umso häufiger vor, je höher die Verzweigungsordnung der Ausläufer ist. An den Seiten der dicken Ausläufer (A) entstehen fast nie direkt Fangblasen (Abb. 60–63). Die Fähigkeit zur Blasenproduktion ist wahrscheinlich mit dem Durchmesser der Triebe (Durchmesser der Vegetationspunkte) gekoppelt. Die dicken Stolonen mit über 1 mm Durchmesser kommen dafür nicht in Frage, während die a-Ausläufer, entsprechend ihrer Dicke, von a_I–a_{IV} immer mehr Blasen zu bilden vermögen. Dies würde auch erklären, weshalb bereits die relativen Hauptachsen der terrestrischen Arten an ihren Flanken Blasen tragen.
- In Flankenposition können an den a_I-Stolonen von *U. longifolia* anstelle von a_{II}-Ausläufern oder Fangblasen auch b-Blätter auftreten (Abb. 65).
- Bei *U. reniformis* können r-Rosetten auf den a_I-Ausläufern in der proximalen Achsel von Tragblättern oder von tragenden Ausläufern erscheinen (Abb. 27, 66).

4.2.3. Stellungsregeln von der Rosette bis zur Blütenregion

Utricularien zeigen im vegetativen Bau ungewohnte Stellungsmuster, wie sie für andere Dikotyledonen nicht oder kaum bekannt sind. Die Tragblätter von Rosetten kehren ihre Unterseite stets der Spitze des sie tragenden Stolons zu und die Rosetten selbst sind invers-axilläre Verzweigungen (vgl. Kap. 2). Im Übergang von der Rosette in die Blütenregion erfolgt aber eine Rückkehr zu den gewohnten Dikotyledonenverhältnissen. Bei den terrestrischen Utricularien (z. B. *U. sandersonii*) ist besonders schön zu sehen, daß dieser Wechsel allmählich geschieht:

1. Schritt: Während die Rosetten auf der Abstammungsachse noch alle in einer Geradzeile hintereinander entstehen (bei *U. sandersonii* je aus der proximalen Achsel eines

Tragblattes), treten innerhalb der Rosetten annähernd dekussierte (z. B. *U. sandersonii*, Abb. 42) oder spiralige (z. B. *U. alpina*, Abb. 15) Muster auf.

2. Schritt: Rückkehr zur normal-axillären Verzweigung mit Rosettenbildung aus der distalen Achsel eines Tragorgans. Die r*-Rosetten an der Basis der Infloreszenzachsen von *U. sandersonii* sind Verzweigungen in der distalen Achsel eines Ausläufers (Abb. 43, 44).
3. Schritt: Die Tragblattfunktion wird von einem Schuppenblatt übernommen, die axillären Auswüchse sind aber noch ausläuferartig (Abb. 45).
4. Schritt: Das Auswachsen der Höcker in den Achseln der oberen Schuppen wird unterdrückt (Abb. 46).
5. Schritt: Im Blütenbereich ist dann der Wechsel zum gewohnten Verzweigungsmuster der Blütenpflanzen endlich vollzogen: Der distalen Achsel eines Schuppenblattes (Braktee) entspringt ein Seitenzweig mit zwei schuppenartigen Vorblättern (Brakteolen) und einer Blüte (Abb. 47).

4.3. Morphologische Interpretation des Utricularia-Pflanzenkörpers: Drei Ansätze

4.3.1. Deskriptiver Ansatz

Die deskriptive Betrachtungsweise dient insbesondere dem Systematiker, der bei *Utricularia* für die Artbeschreibung die Begriffe Blatt und Sproßachse zwar braucht, damit aber keine Aussagen macht über die Homologisierbarkeit der *Utricularia*-Organe mit den Kormusgrundorganen Blatt, Sproßachse und Wurzel.

Dieser Ansatz wurde von vielen Botanikern benutzt (z. B. Schenck 1887, Kamienski 1895, Stapf 1904, 1905, Luetzelburg 1910, Merl 1915, Taylor 1964, Casper 1974, Slack 1980/81). Der Verständlichkeit halber wurde er auch in den bisherigen Kapiteln unserer Publikation verwendet. Bei den Landutricularien werden flache, grüne Gebilde als „Blätter" bezeichnet, während „Ausläufer" („Stolonen") zylindrische, langgestreckte Organe sind, welche meist das Substrat durchdringen. Die morphologische Streitfrage, ob bei *Utricularia* die Ausläufer umgewandelte Blätter oder die Blätter Ausläufer sind, bleibt beim deskriptiven Ansatz unbeantwortet.

4.3.2. Klassischer Ansatz

Beim klassischen Ansatz geht man von der Annahme aus, daß bei Blütenpflanzen die drei Kormusgrundorgane Blatt, Sproßachse und Wurzel stets sauber unterschieden werden können (wobei die Wurzeln fehlen können; so z. B. bei *Utricularia*). Alle Auswüchse bei Blütenpflanzen lassen sich nach dem klassischen Ansatz mit einem der drei Grundorgane homologisieren. Übergangsformen zwischen den drei Organkategorien werden nicht akzeptiert. Metamorphosen sind nur innerhalb einer Organkategorie möglich.

Dieser Ansatz wurde bisher von den wenigen Botanikern benutzt, die es sich zutrauten, Aussagen über die morphologische Natur der *Utricularia*-Organe zu machen (z. B. Goebel 1891 a, Troll & Dietz 1954).

Da das Positionskriterium (insbesondere die Stellung der Organe in der Rosette) bei dieser Interpretation stark gewichtet wird, ist man sich darüber einig, daß bei *Utricularia* blattartige und ausläuferartige Strukturen homologe Organe sein müssen. Dies wird auch dadurch bestätigt, daß sich Rosettenauswüchse nach einer Periode ausläuferartigen Wachstums zu Blättern umwandeln können (Schimper 1882, Goebel 1891 a). Dazu kommt die erstmals von Goebel (1889 b) gemachte Beobachtung, daß die Blätter von

U. longifolia in der Lage sind, ihr Spitzenwachstum wieder aufzunehmen und ausläuferartig weiter zu wachsen (vgl. Abb. 18).

Da Übergangsformen beim klassischen Ansatz nur innerhalb eines Organtyps akzeptiert werden und das Vorhandensein von Wurzeln in der Gattung *Utricularia* kategorisch verneint wird, gibt es nur drei Möglichkeiten der Interpretation des *Utricularia*-Pflanzenkörpers:

a) *Utricularien bestehen aus Ausläufern und Blättern.* Hovelaque (1888) sowie Troll & Dietz (1954) betrachten den Pflanzenkörper von *U. vulgaris* als ein aus Blättern und Ausläufern bestehendes Gebilde. Diese Ansicht mag für viele aquatische Arten einigermaßen zutreffen, gerät für Landutricularien aber rasch ins Wanken. Es kommen Übergangsformen zwischen den Organkategorien Blatt und Sproßachse vor, die willkürlich einer der beiden Kategorien zugeordnet werden müssen. Außerdem sind Blätter und Ausläufer am Rosettenknoten positionsäquivalent, womit das sonst so wichtige Lagekriterium plötzlich nicht mehr brauchbar ist.

b) *Bei Utricularien gibt es nur Ausläufer (= Sproßachsen).* Dieser Meinung sind für gewisse epiphytische Utricularien Troll & Dietz (1954). Sie unterscheiden bleiche, kryptophile, ausläuferartige Organe von grünen, photophilen, phyllomorphen Organen. Betrachtet man die ausläuferartigen Organe als Sproßachsen, so erscheinen die „Blätter" aufgrund der von Troll und Dietz bevorzugten Homologiekriterien (Lage, spezielle Qualität) als blattartig verbreiterte Sproßachsen, als Phyllokladien. Nach den beiden Autoren vermögen die Ausläufer „bei ihrer latenten Blattnatur, die sie zugunsten achsenartiger Entwicklung sozusagen vorübergehend aufgegeben haben, zur Blattform zurückzukehren. Nur geschieht dies unvollständig, so daß sich bei ihnen phyllomorphe Merkmale mit Sproßcharakteren verbinden. Sie sind gleichsam in zweiter Linie Blätter; von den Ausläufern her gesehen müssen sie als Phyllokladien angesprochen werden" (Troll & Dietz 1954: 186).

Die Entscheidung, daß Blätter abgeflachte Ausläufer seien, wird vor allem von histologischen Befunden abhängig gemacht. Nach Troll & Dietz verläuft das Spitzenwachstum der Blätter von *U. longifolia* sproßartig, indem der Scheitel eine Differenzierung in zwei Tunikaschichten und den Korpus aufweist. Demzufolge kann kein typisch blattartiges, subepidermales Wachstum erfolgen.

Für die Interpretation, daß Blätter umgewandelte Ausläufer sind, spricht ferner, daß die Blätter der epiphytischen Arten Adventivsprosse und die Blätter der terrestrischen Arten Fangblasen, manchmal ganze Rosetten und bei *U. caerulea* nach Goebel (1891 a) sogar regelmäßig Ausläufer ausbilden können (vgl. Tab. 2).

c) *Bei Utricularien gibt es nur Blätter.* Dieser Ansicht sind, zumindest für die epiphytischen Arten, Hovelaque (1888) und Goebel (1891 a). Hovelaque schreibt *U. alpina* zweierlei Blätter zu: oberirdische, ungeteilte und unterirdische, farblose, reich verzweigte. Letztere werden gedeutet als reduzierte Blätter, bei denen nur noch die Nerven erhalten geblieben sind, denen aber ein unbegrenztes Wachstum zukommt. Goebel (1891 a) kommt nach dem Studium mehrerer epiphytischer Arten zum Schluß, daß der Vegetationskörper der Utricularien ein einheitliches, reich differenziertes Blatt sei. Die einzelnen Teile dieses Großblattes müssen als reich gegliederte Strukturen angesehen werden, die entsprechend ihrer Funktion extremste Veränderungen erfahren haben. Die Rosetten wären in Bezug auf den ganzen Vegetationskörper als epiphylle Adventivsprosse zu bezeichnen, die mit den epiphyllen Sprossen von *Tolmiea menziesii* oder den wurzellosen Sproßknospen von *Begonia phyllomaniaca* vergleichbar sind (vgl. Napp-Zinn 1988).

Für die Interpretation, daß der Vegetationskörper von *Utricularia,* von den Infloreszenzen abgesehen, nur aus Blättern besteht, spricht unter anderem die klare Dorsiventra-

Tabelle 2: Ausläufer und Blätter von Landutricularien (LU) im Vergleich mit der typischen Sprossachse (Kaulom) und dem typischen Laubblatt (Phyllom) von Blütenpflanzen

Merkmal	typ. Sprossachse	Ausläufer der LU	Blatt der LU	typ. Blatt
Form (Querschnitt)	rund	± rund	flach	flach
Symmetrie	radiärsymmetrisch	dorsiventral	dorsiventral	dorsiventral
Spitze	ungerollt, durch Blätter geschützt	gerade oder gerollt	gerade oder gerollt	ungerollt, aber leicht zum Vegetationspunkt der Sprossachse gebogen (Farnblätter gerollt)
Wachstum vorwiegend mit	Apikalmeristem	Apikalmeristem	Apikal- und Randmeristem	Randmeristem
Wachstumsdauer	± unbeschränkt	± unbeschränkt	meist beschränkt	beschränkt
Funktion	v.a. Traggerüst und Stofftransport	v.a. Traggerüst und Stofftransport	v.a. CO_2-Assimilation	v.a. CO_2-Assimilation
Verzweigung	Seitensprossbildung aus den distalen Blattachseln, meist rund um die Sprossachse	Seitensprossbildung, aber nicht aus einer Blattachsel oder invers-axillär. Anordnung der a-Ausläufer der epiphytischen Arten und der Blasen terrestrischer Arten in einer Ebene, aber auch dorsal Ausbildung von Organen	selten Adventivsprossbildung auf Blättern; bei terrestrischen Arten aber stets Fangblasen oder epiphylle Blätter oder Ausläufer auf der Blattunterseite	keine Seitensprossbildung aus den Fiederblattachseln. Fiederblätter mit Stellung der Fiedern in einer Ebene
Stellung am Spross (Positionskriterium)	seitlich an der Sprossachse, in der distalen Achsel eines Blattes	seitlich an der Sprossachse, aber nicht in der distalen Achsel eines Blattes	seitlich an der Sprossachse, aber nicht in der Achsel eines Blattes	seitlich an der Sprossachse, aber nicht in einer Blattachsel

lität der Ausläufer bezüglich Auswachsen von weiteren Organen (vgl. Abb. 60–70, Tab. 2).

Auch bei dieser Interpretation darf nicht übersehen werden, daß die zu Ausläufern umgestalteten Blätter einige Eigenschaften haben, die im klassischen Ansatz sonst typisch für Sproßachsen sind (vgl. Tab. 2). Als Beispiele seien das unbegrenzte Wachstum und die Fähigkeit zu (invers-) axillärer Verzweigung genannt.

4.3.3. Dynamischer Ansatz (Kontinuumsansatz)

Die von Goebel (1891 a) bzw. Troll & Dietz (1954) gegebenen Deutungen des Pflanzenkörpers von *Utricularia* basieren auf dem Axiom, daß Blätter und Ausläufer scharf getrennte Organkategorien sind. Die Homologie (oder zumindest Positionsäquivalenz) von Blättern und Ausläufern, die bei *Utricularia* die Regel ist, stellt unter dieser Annahme einen Ausnahmefall unter den Blütenpflanzen dar (vgl. Glück 1906).

Mit beiden Interpretationen können nicht alle typischen Merkmale von Utricularien in Einklang gebracht werden. Troll & Dietz müssen eingestehen, daß den Phyllokladien extreme Blattnatur zukommt. Dasselbe gilt bei Goebel in umgekehrter Weise für die „Blätter" von *Utricularia*.

Im Gegensatz zum klassischen Ansatz erlaubt nun der dynamische Ansatz die bei *Utricularia* beobachteten Intermediärformen zwischen Organkategorien auch als solche zu akzeptieren (vgl. Tab. 2). Damit muß das für den klassischen Ansatz so wichtige Lagekriterium relativiert werden.

Der dynamische Ansatz ist nicht neu. Schon Glück (1906) hat bei den aquatischen Arten Intermediärformen zwischen Sproßachsen und Blättern akzeptiert.

Wie kommen Intermediärformen zwischen Organkategorien zustande? Übergangsformen sind erklärbar durch folgende zwei entwicklungsbiologische Mechanismen, die einander gegenseitig nicht ausschließen:

a) *Homöosis:* Ein Organ mit einer bestimmten Form und Funktion wird an einer „falschen Stelle" ausgebildet, d.h. an einem Ort, wo normalerweise ein anderes Organ steht (Juniper et al. 1989). Der Begriff Homöosis kann nach Sattler (1988) aber auch weiter gefaßt werden: Ein Teil eines Organismus sieht, bedingt durch endogene und/oder exogene Faktoren, plötzlich einem andern, nicht positionsäquivalenten Teil recht ähnlich. Benützt man diese zweite, offene Definition, so lassen sich die bei *Utricularia* auftretenden Intermediärformen als Fälle von Homöosis verstehen.

b) *Vermischung (Hybridisierung) von Entwicklungsprogrammen:* Dadurch werden die Ausläufer von *Utricularia* mit „Sproßnatur" und zugleich „Blattnatur" plötzlich erklärbar. Die Vermischung (Konvergenz versus Divergenz) der Entwicklungsprogramme „Ausläufer" und „Blatt" ist bei aquatischen *Utricularia*-Arten unterschiedlich stark ausgeprägt (Rutishauser & Sattler 1989). Bei *U. macrorhiza* und andern Arten der *U. vulgaris*-Gruppe sind Blätter und Wassersprosse (Ausläufer) relativ verschieden gebaut, während bei *U. purpurea* die Blätter als Wassersprosse mit vorzeitigem Entwicklungsstop in Erscheinung treten, als „partial-shoots" im Sinne von Arber (1920, 1950).

Bis anhin wurde nur darüber diskutiert, ob die Ausläufer Sproßachsen, Blätter oder Übergangsformen zwischen diesen beiden Organkategorien seien. Es wurde außer acht gelassen, daß die Ausläufer auch einige Merkmale mit typischen Wurzeln gemeinsam haben (Tab. 3), und daher durchaus auch als Intermediärformen zwischen solchen und Sproßachsen interpretiert werden können. Dieser die Wurzel einschließende, dynamische Ansatz wurde bereits von Clos (1882) publiziert: „La partie submerge des Utriculaires, formée de ramifications dichotomes, objet d'interpretations diverses, présente aussi un

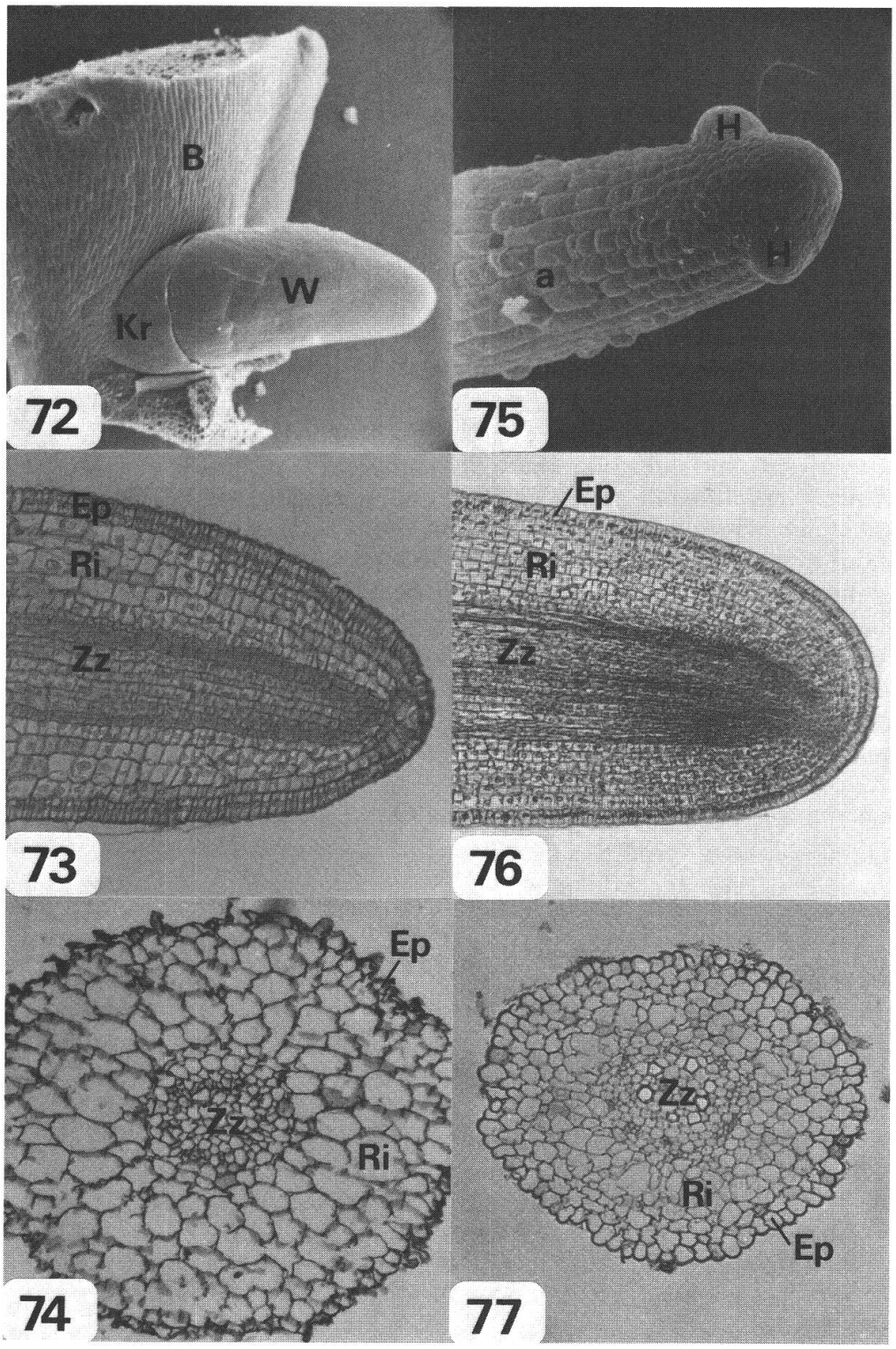


Abb. 72–77. Vergleich der Ausläufer von *Utricularia longifolia* mit den Adventivwurzeln von *Pinguicula moranensis*. 72–74: *P. moranensis*. – 72, Adventivwurzel (W), die auf der abaxialen Seite der Basis eines Blattes (B) entspringt. Kr = Kragen [25 ×]. – 73, Längsschnitt durch eine Adventivwurzel. Eine Wurzelhaube fehlt. Ep = Epidermis, Ri = Rinde, Zz = Zentralzylinder [130 ×]. – 74, Querschnitt durch eine Adventivwurzel. Die Xylem- und Phloemelemente sind zerstreut angeordnet. Übrige Abkürzungen wie in Abb. 73 [120 ×]. 75–77: *U. longifolia*. – 75, Ungerollte Spitze eines a-Ausläufers. H = Primordien [300 ×]. – 76, Längsschnitt durch einen dicken Ausläufer. Abkürzungen wie in Abb. 73 [130 ×]. – 77, Querschnitt durch einen dicken Ausläufer. Im Zentralzylinder (Zz) befinden sich die Phloeminseln in der äußeren Schicht, und die Xylemelemente sind etwa in einem Ring um das Mark angeordnet. Abkürzungen wie in Abb. 73 [70 ×].

Tabelle 3: Vergleich der Ausläufer von Landutricularien (LU) mit den Wurzeln von *Pinguicula moranensis* (Pm), typischen Wurzeln und typischen Sproßachsen von Blütenpflanzen

Merkmal	typ. Wurzel	Wurzel v. Pm	Ausläufer v. LU	typ. Sprossachse
Anlegung	endogen	endogen	exogen	exogen
Anatomie	Xylem u. Phloem in getrennten Sektoren	Xylem u. Phloem zerstreut angeordnet	Xylem u. Phloem zerstreut angeordnet	Xylem u. Phloem in kollateralen Bündeln
Wurzelhaube	+	-	-	-
Wurzelhaare	+	-	-	-
Seitenorgane	Seitenwurzeln frei inserierend	ohne Seitenwurzeln	flankenständige Ausläufer frei inserierend; viele Ausläufer der r*-Rosetten unverzweigt	Seitensprosse in den Achseln von Tragblättern
Blätter tragend	-	-	teilweise +, teilweise -	+
subterran, chlorophyllos	+	+	meist +	-, aber Rhizom +
Hauptfunktionen	Verankerung, Wasser- und Nährstoffaufnahme	Verankerung, Wasser- und Nährstoffaufnahme	Verankerung, Wasser- und Nährstoffaufnahme, Traggerüst und Stofftransport	Traggerüst und Stofftransport

système intermediaire entre la tige, la racine et la feuille, tenant lieu, comme par suite d'une sorte de fusion, de ces trois organes".

Vergleicht man die mit gerader Spitze wachsenden Ausläufer von *U. longifolia, U. sandersonii, U. livida* und *U. bisquamata* mit den Wurzeln der nah verwandten Gattung *Pinguicula* (z. B. mit *P. moranensis,* Abb. 72–74), so scheint die Ansicht, daß *Utricularia*-Ausläufer Intermediärformen zwischen Wurzeln und Sproßachsen sind, durchaus berechtigt. Die Wurzeln von *Pinguicula moranensis* haben ebenfalls keine Wurzelhaube, die Phloem- und Xylemelemente sind zerstreut angeordnet und die Wurzeln entspringen abaxial der Basis von Blättern. Letzteres kommt bei verschiedenen Utricularien in ähnlicher Form auch vor, indem ein distales Blatt und ein proximaler Ausläufer superponiert sind, z. B. in Rosetten der terrestrischen Arten (Abb. 51). Weitere Studien an verschiedenen Lentibulariaceae (z. B. *Pinguicula, Genlisea*) sind nötig, um die von Clos (1882) vertretene Meinung durch Fakten zu unterstützen. Vielleicht kommt man dann zum Schluß, daß die Adventivwurzeln von *Pinguicula* gar keine typischen Wurzeln sind, sondern ihrerseits Intermediärformen zwischen solchen und Sproßachsen darstellen.

4.4. Analoge Abweichungen vom Bauplan typischer Sproßpflanzen bei Utricularia und bei Farnen

Die Hypothese, daß es bei Utricularien Blätter und Ausläufer mit Intermediärformen und sogar Übergangsformen zu Wurzeln gibt, tönt sehr einfach. Trotz ihrer Schlichtheit läßt sich aber ein Großteil der Baueigentümlichkeiten bei *Utricularia* damit erklären.

Glück (1906), der die aquatischen Arten genauer untersucht hat, kommt für diese Gruppe ebenfalls zum Ergebnis, daß die Bedeutung von Blatt und Sproßachse bei *Utricularia* nicht den Vorstellungen entspricht, an denen die Morphologie gemeinhin festzuhalten pflegt. Selbst der Blütenstandsstengel, die „typischste Sproßachse" der Utricularien, zeigt die für diese Gattung charakteristische, zerstreute Anordnung der Xylem- und Phloemelemente (Schenck 1887). Die Utricularien liefern nach Glück (1906) den Beweis, daß die Kormusgrundorgane „Blatt", „Achse" und „Wurzel" nur deskriptive Begriffe sind, welche Botaniker zur Beschreibung der Pflanzen geschaffen haben (vgl. Sattler 1989).

Es sind wohl ökologische Faktoren, welche bei den meisten landlebenden Sproßpflanzen (Kormophyten) zu einer Differenzierung in Blatt, Sproßachse und Wurzel geführt haben. Blätter sind Sonnenkollektoren, die durch stoffleitende Sproßachsen in eine optimale Lage gebracht werden, während die Wurzeln der Verankerung und Stoffaufnahme dienen (Hagemann 1982). Blatt, Sproßachse und Wurzel können daher als „adaptive peaks" verstanden werden (Stebbins 1974, Rutishauser und Sattler 1985). Die Gliederung des Kormus in die drei Grundorgane Sproßachsen, Wurzeln und Blätter ist demnach das Resultat einer optimalen Anpassung der landlebenden Sproßpflanzen an ihre Umgebung.

Von diesen allgemeinen Vorstellungen weichen die Utricularien und andere Lentibulariaceae mehr oder weniger stark ab. Ihre „adaptive peaks" entsprechen nur noch bedingt oder überhaupt nicht mehr den Kormusgrundorganen „Blatt", „Sproßachse" und „Wurzel" (vgl. Tab. 2 und 3). Die Utricularien stehen mit ihren etwas seltsamen Konstruktionsprinzipien jedoch nicht völlig isoliert da. Bei verschiedenen Farngattungen findet man annähernd dieselben Muster (Espagnac & Lück 1970, Hébant-Mauri 1975, Hagemann & Schulz 1978). Ähnlichkeiten im Sproßaufbau bei Utricularien und Farnen sind:

- Die Wedel der Farne sind am Anfang ihrer Entwicklung, wie die B-Blätter der Utricularien, eingerollt.
- Nach Hagemann & Schulz (1978) ist die Rhizomspitze einiger Farne ebenfalls leicht gekrümmt.
- Die Rhizome von Polypodiaceae, Davalliaceae und Gleicheniaceae sind stark dorsiventral gebaut (Hagemann & Schulz 1978, Hagemann 1988). Bei den Gleicheniaceae stehen die Wedel in einer Zeile auf der Dorsalseite der Rhizome und sind transversal, allerdings mit der Oberseite zur Spitze des Rhizoms, orientiert.
- Nach Espagnac & Lück (1970) wechseln bei *Dicranopteris linearis* monostich angeordnete Blätter und ruhende Seitenknospen miteinander ab. Dieses Muster findet man auch bei *U. livida* und *U. bisquamata* (Abb. 35). Hagemann & Schulz (1978) schreiben dazu: „Bei Monostichie und median-dorsaler Knospenstellung würde eine Rückwärtsverschiebung zu axillärer, eine Vorwärtsverschiebung dagegen zu dorsal-median-phyllogener Verzweigung führen, welch letztere bei Farnen weit verbreitet ist". Ein Beispiel dafür ist nach Hébant-Mauri (1975) *Dicksonia squarrosa*. An der Basis der Blätter sind bei dieser Pflanze auf der abaxialen Seite „detached meristems" vorhanden, aus welchen Stolonen hervorgehen. Diese Form der dorsal-median-phyllogenen Verzweigung

findet sich auch bei mehreren Landutricularien (*U. longifolia, U. reniformis, U. sandersonii, U. livida, U. bisquamata*). Sie wird in der vorliegenden Arbeit als invers-axilläre Verzweigung bezeichnet.

- Hagemann (1988) beobachtete bei Farnen seitliche Verzweigungen, die nicht phyllomkonjunkt sind, d.h. in keiner Beziehung zu einem Blatt stehen. Auch die dünnen Ausläufer erster Ordnung (a_I) der untersuchten epiphytischen Utricularien entspringen ohne Bezug zu einem Tragblatt an einem dicken Stolon (Abb. 60–63).

5. Zusammenfassung

Utricularien entsprechen nicht dem klassischen Kormophytenmuster mit Wurzeln, Stengeln und Blättern, sondern folgen eigenen, sektions-, gattungs- oder artspezifischen Regeln. Die flachen, grünen Organe werden für beschreibende Zwecke dennoch als Blätter bezeichnet und die zylindrischen, langgestreckten Strukturen als Ausläufer. Die bei den rein terrestrischen Arten *U. sandersonii, U. livida* und *U. bisquamata* und bei den oft epiphytischen Arten *U. alpina, U. longifolia, U. reniformis* und *U. humboldtii* gefundenen Regeln lassen sich wie folgt zusammenfassen:

a) Normal-axilläre Verzweigungen fehlen im vegetativen Bau der terrestrischen und epiphytischen Utricularien. Die Verzweigungen eines Stolons sind entweder tragblattlos oder die Positionen für Blatt und axillären Kurztrieb sind vertauscht (=invers-axilläre Verzweigung).

b) Die Ausläufer von Utricularien sind in verschiedener Hinsicht dorsiventral: Die epiphytischen Arten *U. alpina, U. reniformis,* und *U. humboldtii* wachsen mit dorsalwärts gekrümmten Ausläuferspitzen. Die Dorsalseite der Ausläufer aller untersuchten Arten ist morphogenetisch viel aktiver als die Ventralseite, wo (von vereinzelten dünnen Ausläufern bei *U. longifolia* abgesehen) keine Organe entstehen (vgl. Abb. 60–71). Auf der Dorsalseite werden bei allen untersuchten Arten Rosetten gebildet. Bei den terrestrischen Arten treten dorsal zudem noch Blätter ohne Achselprodukte und bei *U. livida* und *U. bisquamata* auch einzeln entspringende Ausläufer nächsthöherer Ordnung auf.

c) Die Flanken der Ausläufer produzieren andere Seitenorgane als der dorsale Sektor (vgl. Abb. 60–71). Abhängig von der Art und der Ausläuferordnung sind es weitere dünne Ausläufer oder nur Fangblasen. Bei den aquatischen Arten treten flankenständig fangblasentragende, zerschlitzte Blätter auf.

d) Fangblasen kommen bei den untersuchten terrestrischen Arten an den Ausläufern und auf Blättern vor, während sie bei den epiphytischen Arten auf die dünnen Ausläufer beschränkt sind.

e) Die Blätter einiger epiphytischer Arten können an der Spitze plötzlich ausläuferartig weiterwachsen (z. B. bei *U. longifolia*), und Ausläufer von terrestrischen und epiphytischen Arten können sich abflachen und zu Blättern werden.

f) Die Auswüchse einer Rosette (Ausläufer und Blätter) werden entweder annähernd dekussiert angelegt (terrestrische Arten) oder entstehen in einer Spirale (*U. alpina*).

g) Die meisten Rosettenprimordien sind nicht von Anfang an determiniert, einen Ausläufer oder ein Blatt zu liefern. Trotzdem gibt es für jede *Utricularia*-Art Rosettenmuster, die sehr häufig auftreten und als typisch betrachtet werden können (vgl. Abb. 10, 25, 36).

h) Blütenstände entwickeln sich gewöhnlich aus dem Zentrum einer Rosette. Von der Rosette zur Blütenregion findet eine allmähliche Rückkehr zum gewohnten Kormus-

schema mit Blüten in den Achseln von Brakteen statt. Dies trifft insbesondere für die drei untersuchten terrestrischen Arten zu.

i) Der innere Bau der Ausläufer, Blattstiele und Infloreszenzachsen zeigt neben einer parenchymatischen Rinde einen Zentralzylinder mit zerstreuter Anordnung der Phloem- und Xylemelemente (keine kollateralen Bündel).

k) Der Bau der Keimlinge von *Utricularia* erlaubt kaum eine Homologisierung der ersten beiden Auswüchse mit den Keimblättern typischer Dikotyledonen, da entweder mehrere grüne Primärblätter oder nur ein Blatt und etwas später ein Ausläufer oder eine Blase auftreten. Eine Primärwurzel wird nicht ausgebildet.

Der Pflanzenkörper der in dieser Arbeit vorgestellten Utricularien kann verschieden interpretiert werden. Es werden drei komplementäre Ansätze präsentiert, bei denen von verschiedenen Voraussetzungen (Axiomen) ausgegangen wird. Als Arbeitshypothese favorisiert wird der dynamische Ansatz, bei dem Intermediärformen zwischen den Organkategorien Blatt, Sproßachse und Wurzel akzeptiert werden. Das Auftreten von Intermediärformen wird erklärt durch Homöosis und/oder durch Vermischung von Entwicklungsprogrammen im Laufe der Evolution. So können z. B. die mit gerader Spitze wachsenden Stolonen verschiedener Arten (*U. longifolia, U. sandersonii, U. livida* und *U. bisquamata*) als modifizierte Wurzeln mit der Fähigkeit zur Blattproduktion oder als Intermediärformen zwischen Wurzeln und Sproßachsen betrachtet werden. Dafür sprechen Ähnlichkeiten der Ausläufer der erwähnten Arten mit den Adventivwurzeln von *Pinguicula moranensis*.

Wir danken Herrn L. Bütschi für die zur Verfügung gestellten Pflanzen und die wertvollen Tips, Herrn J. C. Gauteur für die Pflege aller untersuchten Arten, Herrn U. Jauch für die technische Betreuung am REM und Herrn A. Zuppiger für photographische Arbeiten. Danken möchten wir auch Herrn P. Taylor (Kew), der uns freundlicherweise einen Teil seines unveröffentlichten Manuskripts überließ, sowie den Herren Profs. Drs. C. D. K. Cook, K. U. Kramer und R. Sattler für die Durchsicht unseres Manuskripts.

Literatur

Arber A. 1920. Water plants. A study of aquatic angiosperms. Cambridge: Univ. Press (Reprint 1972, Lehre: Cramer).

Arber A. 1950. The natural philosophy of plant form. Cambridge: Univ. Press (Reprint 1970, Darien, Conn.: Hafner).

Benzing D. H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. Selbyana 9: 23–43.

Casper S. J. 1974. Lentibulariaceae. Hegi's Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Ed. 2, Vol. 6(1): 529–550.

Clos D. 1882. Des organes intermédiaires entre la racine et la feuille et de l'appareil végétatif des Utriculaires. Mém. Acad. Sci. Toulouse, Sér. 8, 4: 104–123.

Espagnac H. & Lück H. B. 1970. Sur un phénomène rythmique dans le développement du rhizome de *Dicranopteris linearis* (Burm.) Und. Bull. Soc. Bot. Fr. 117: 97–102.

Glück H. 1906. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. 2. Teil. Untersuchungen über die mitteleuropäischen *Utricularia*-Arten, über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über *Ceratophyllum*. Jena: G. Fischer.

Goebel K. 1889a. Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 72: 40–44.

Goebel K. 1889b. Der Aufbau von *Utricularia*. Flora 72: 291–297.

Goebel K. 1891a. Morphologische und biologische Studien. V. *Utricularia*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 9: 41–119.

Goebel K. 1891 b. Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Teil. Marburg: Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.
Goebel K 1904. Morphologische und biologische Bemerkungen. 15. Regeneration bei *Utricularia*. Flora 93: 98–126.
Goebel K. 1932/33. Organographie der Pflanzen. Ed. 3, Vol. 3(1–2). Jena: G. Fischer.
Haccius B. & Hartl-Baude E. 1956. Embryologische und histogenetische Studien an „monokotylen Dikotylen". II. *Pinguicula vulgaris* L. und *Pinguicula alpina* L. Österr. Bot. Z. 103: 567–587.
Hagemann W. & Schulz U. 1978. Wedelanlegung und Rhizomverzweigung bei einigen Gleicheniaceen. Bot. J. Syst. 99: 380–399.
Hagemann W. 1982. Vergleichende Morphologie und Anatomie. Organismus und Zelle, ist eine Synthese möglich? Ber. Dt. Bot. Ges. 95: 45–56.
Hagemann W. 1988. Acrogenous branching in Pteridophytes (Manuskript).
Hébant-Mauri R. 1975. Apical segmentation and leaf initiation in the tree fern *Dicksonia squarrosa*. Canad. J. Bot. 53: 764–772.
Hooker J. D. 1896. *Utricularia janthina*. Curtis Bot. Mag. 122: t. 7466.
Hooker J. D. 1913. *Utricularia longifolia*. Curtis Bot. Mag. 139: t. 8516.
Houtte L. van 1858. *Utricularia humboldtii* Schomb. (Lentibulariaceae). Fl. Serres Jard. Eur. 2(3): t. 1390.
Hovelaque M. 1888. Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. 4e partie. Utriculariées. Paris: Lib. de l'académie de médecine, pp. 635–745.
Jérémie J. 1987. Stigmatic movements and self-pollination in *Utricularia alpina* Jacq. (Lentibulariaceae). Abstract XIV. Int. Bot. Congress, Berlin, p. 373.
Juniper B. E., Robins R. J. & Joel D. M. 1989. The carnivorous plants. London: Academic Press.
Kamienski F. 1877. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. Bot. Zeitung (Berlin) 35: 761–775.
Kamienski F. 1895. Lentibulariaceae. In Engler A. & Prantl K. (eds.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. Vol. 4/3 b. Leipzig: Engelmann.
Lloyd F. E. 1930. The structure of the trap of *Utricularia capensis*. J. Bot. Soc. S. Afr. 16: 5–10.
Lloyd F. E. 1931. The range of structural and functional variation in the traps of *Utricularia*. Flora 125: 260–276.
Lloyd F. E. 1937. *Utricularia*. Its development from the seeds. J. S. Afr. Bot. 3: 155–164.
Luetzelburg P. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora 100: 145–212.
Merl E. M. 1915. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen. Flora 108: 127–200.
Merl E. M. 1925. Beiträge zur Kenntnis der brasilianischen Utricularien. Flora 118–119: 386–392.
Merz M. 1897. Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularien. Flora 84: 69–87.
Metcalfe C. R. & Chalk L. 1950. Anatomie of Dicotyledons. Ed. 2, Vol. 1. Oxford: Clarendon Press.
Napp-Zinn K. 1988. Anatomie des Blattes. II B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. VIII/2 B. Berlin: Borntraeger.
Pietropaolo J. & Pietropaolo P. 1986. Carnivorous plants of the world. Portland (Oregon): Timber Press.
Rutishauser R., Brugger J. & Bütschi L. 1990. Structural and developmental diversity of *Utricularia* traps. Carnivorous Plant Newsletter (in prep.).
Rutishauser R. & Sattler R. 1985. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. Bot. Jahrb. Syst. 107: 415–455.
Rutishauser R. & Sattler R. 1989. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like "leaves" and leaf-like "shoots" in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (Lentibulariaceae). Bot. Jahrb. Syst. 111: 121–137.
Sattler R. 1988. Homeosis in plants. Amer. J. Bot. 75: 1606–1617.
Sattler R. 1989. Towards a more dynamic plant morphology. Proc. 2nd Int. Symp. Theor. Plant Morph. (in press).
Schenck H. 1887. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Jahrb. Wiss. Bot. 18: 218–235.
Schimper A. F. 1882. Notizen über fleischfressende Pflanzen. III. *Utricularia cornuta*. Bot. Zeitung (Berlin) 40: 225–234, 241–248.

Schlauer J. 1986. Nomenclatural synopsis of carnivorous phanerogamous plants. A world carnivorous plant list. Carnivorous Plant Newsletter 15(3–4): 89–116.
Siebert A. 1912. *Utricularia montana* Jacq. Ber. Senkenberg. Naturf. Ges. 43: 68–71.
Slack A 1980/81. Karnivoren. Stuttgart: Ulmer.
Stapf O. 1904. Lentibulariaceae. In Harvey W. H. & Sonder O. W. (eds.): Flora capensis 4: 423–437.
Stapf O. 1905. Lentibulariaceae. Hooker's Icon. Pl. 28: t. 2794–2796.
Stebbins G. L. 1974. Flowering plants. Evolution above the species level. Cambridge: Belknap Press.
Taylor P. 1964. The genus *Utricularia* L. in Africa (south of the Sahara) and Madagascar. Kew Bull. 18: 1–245.
Taylor P. 1967. Lentibulariaceae. In Maguire B. (ed.): Botany of the Guayana Highland. Part VII. Mem. New York Bot. Gard. 17(1): 201–228.
Taylor P. 1976. Lentibulariaceae. In Woodson R. W., Schery Jr., Schery R. W. et al. (eds.): Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 68(1): 565–580.
Taylor P. 1980. Flora Ilustrada Catarinense. Lentibulariáceas. Itajaí: Herb. Barbosa Rodrigues.
Taylor P. 1986. New taxa in *Utricularia* (Lentibulariaceae). Kew Bull. 41: 1–18.
Troll W. & Dietz H 1954. Morphologische und histogenetische Untersuchungen an *Utricularia*-Arten. Österr. Bot. Z. 101: 165–207.
Velenovský J. 1905. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Vol. 2. Prag: Fr. Řivnač.