

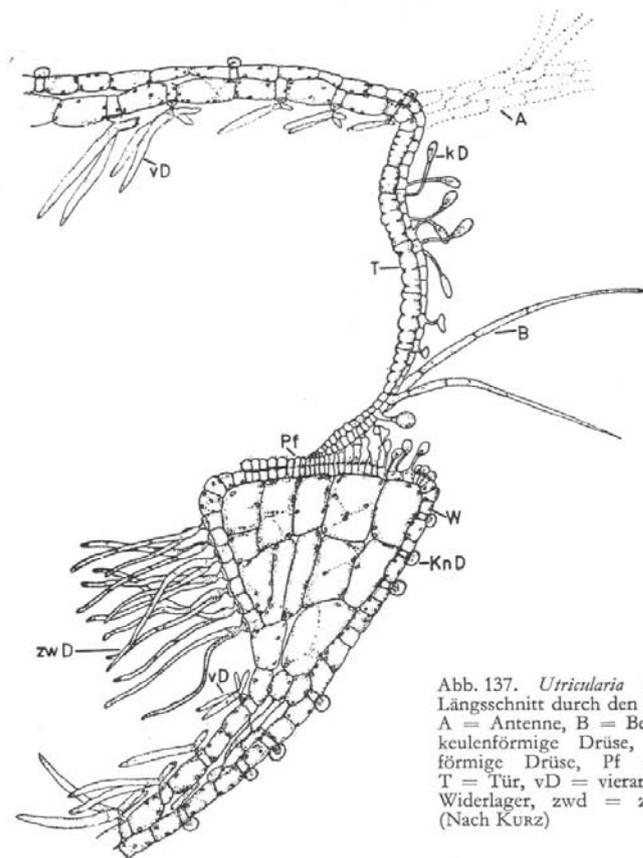
Zur Struktur der Verschlussklappe von *Utricularia*

Aus Hermann von Guttenberg: Bewegungsgewebe und
Perzeptionsorgane (1971, VIII, 332 pp, 231 Abb.)

Handbuch der Pflanzenanatomie, Band V Teil 5, pp. 180-185, sowie p. 187.
Gebr. Bornträger, Berlin und Stuttgart

<http://www.schweizerbart.de/pubs/isbn/bo/hpflanzena-3443140041-desc.html>

Mit freundlicher Genehmigung der Verlage
<http://www.borntraeger-cramer.de/>



Nunmehr sind Anordnung und Struktur der Verschlussklappe zu besprechen. Auch sie besteht nur aus zwei Zellenlagen, da eine Mittelschicht sich frühzeitig auflöst (Abb. 137). Nach MEIERHOFER (1902) entsteht sie durch eine Einkrümmung des oberen Randes der Blasenanlage. Im fertigen Zustand entspringt sie halbkreisförmig aus dem gewölbten Oberteil der Blase. Mit ihren Seitenwänden ist sie angewachsen, nur ihr unterer Saum ist frei. Infolgedessen ist sie schaufelförmig gewölbt, man könnte sie dem Gaumensegel vergleichen. Mehreren Autoren gelang es, die Klappe zu isolieren. Drückt man sie dann flach, so erkennt man, daß sie halbkreisförmig

ist (Abb. 140-1, 2). Ihr Mittelteil ist vorgewölbt und von einer Randzone umfaßt, CZAJA vergleicht sie daher mit einem Hut samt Krempe. In der geschlossenen Blase verschließt sie in schräger Lage den Eingang, wobei ihr unterer freier Saum in die Furche der Lippe eingesenkt ist,

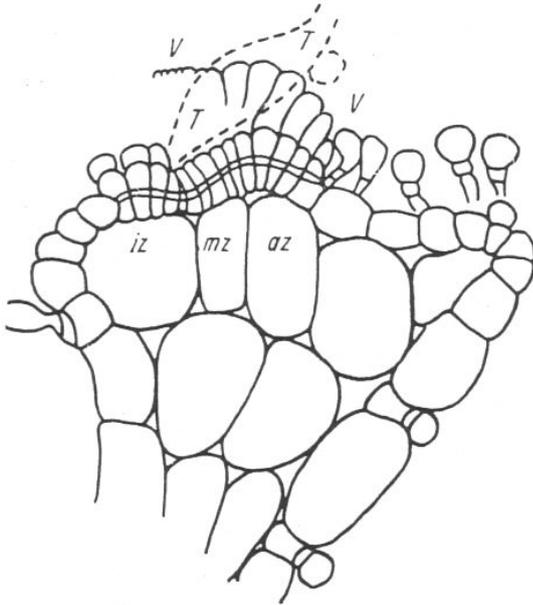


Abb. 138. *Utricularia intermedia*. Medianer Längsschnitt durch ein Widerlager (Lippe). V = Velum Kutikula der Ballonzellen, T = untere Kante der Tür, in eine schwache Vertiefung des Widerlagers eingreifend, iz = innere, mz = mittlere, az = äußere Zone des Pflasterepithels. (Nach LLOYD)

also zwischen den Ballonzellen ruht (Abb. 137). Aus dieser Arretierung wird sie bei der Borstenberührung befreit, der Saum schnellt nach innen, und so entsteht die spaltenförmige Öffnung, durch die das Wasser einströmt. Das dauert nur einen Augenblick, denn bei der sofortigen Füllung der Blase legt sich die Klappe wieder der Mundöffnung an.

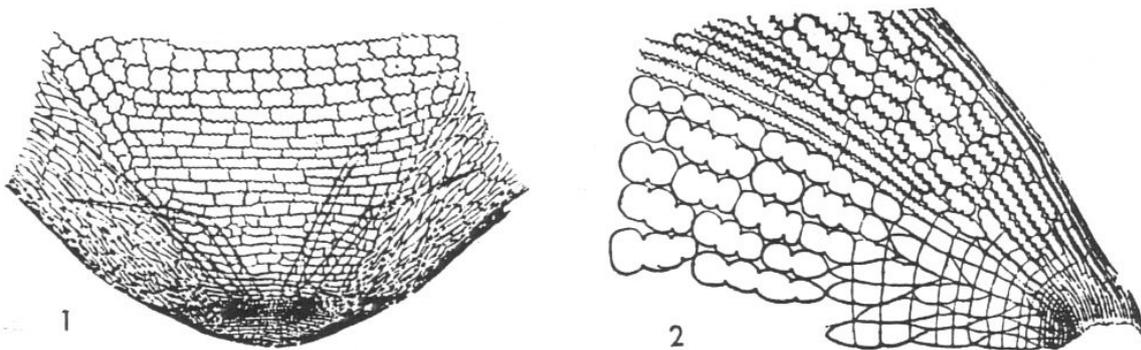


Abb. 139. *Utricularia vulgaris*. Flächenansicht des freien Klappenendes 1: Außenseite, 2: Innenseite. (Nach EKAMBARAM)

Über die Anatomie der Klappe liegen zahlreiche Angaben vor, am ausführlichsten wurde sie von LLOYD und EKAMBARAM beschrieben. Leider sind aber alle Schilderungen sehr ungenau und auch die Abbildungen unzureichend. Im folgenden will ich trotzdem versuchen, die komplizierte Struktur der Klappe klarzulegen, denn nur auf dieser Grundlage ist es möglich, ihre Bewegungen zu erklären. Ich möchte von dem Flächenbild einer isolierten Klappe ausgehen. Betrachtet man die Innenfläche (Abb. 140-1, 139-2), so erkennt man, daß alle Zellreihen vom angewachsenen Rand her radial einem Zentrum zustreben, das nahe dem freien Klappensaum an der Stelle liegt,

wo außen die Borsten auftreten. Von diesem Punkte aus betrachtet, breiten sich also die Zellzüge fächerförmig aus. Im Zentrum sind die Zellen isodiametrisch, dabei aber mit ihren Radialwänden in auffälliger Weise zickzackförmig verbunden (Abb. 141). Diese Wände sind dünn aber durch zahlreiche senkrechte Leisten verstärkt, welche im Flächenbild warzenförmige Vorsprünge bilden. Nun folgt eine Übergangszone von Zellen gleichen Baues, die indessen bereits verlängert und radial orientiert sind, wobei die Verdickungen nur mehr auf den Längswänden auftreten. Die anschließende breite Mittelzone zeigt den kompliziertesten Bau. Bei wechselnder Einstellung des Mikroskopes kann man folgendes erkennen (Abb. 139-2): Die Zellen haben die Form langgestreckter Schläuche, die quere Einschnürungen besitzen, zwischen welchen sich die Außenwand stark vorwölbt. An den eingeschnürten Stellen treten wieder Membranleisten auf, die sich hier aber über die Radialwände hinaus fortsetzen und auch die Innenwände überziehen. Es liegt also eine Versteifung durch Halbringe vor. An diese Mittelzone grenzt mit deutlichem Absatz eine Randzone. Ihre Zellen setzen die Radialreihen fort, doch fehlen hier die Halbringe; an ihrer Stelle treten wieder Versteifungsleisten an den Längswänden auf. Die Außenschicht der Klappe ist einfacher gebaut (Abb. 139-1). Sie besitzt ein der Oberseite entsprechendes Zellzentrum, dem hier die Borsten entspringen. An jeder Zacke der verzahnten Zellen tritt eine Verstärkungsleiste auf. An dieses Zentrum schließen sich quer verlaufende, an ihren Längswänden mit Leisten verstärkte Elemente an, die Zone mit den Halbringen fehlt hier. Der freie Saum der Klappe besteht aus verdickten langgestreckten Elementen, die dem Rande parallel verlaufen.

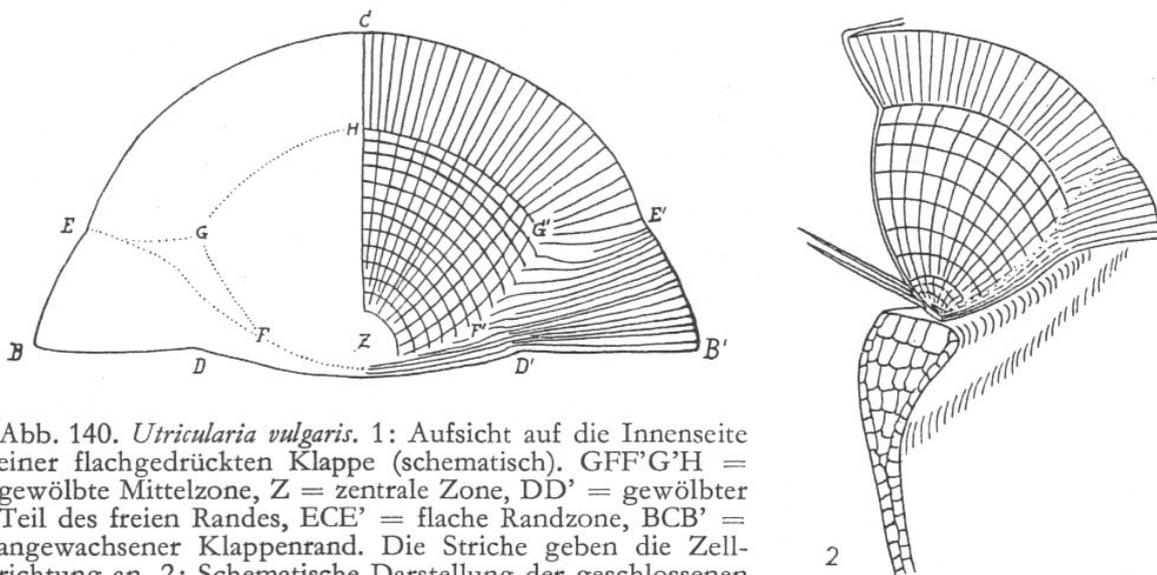
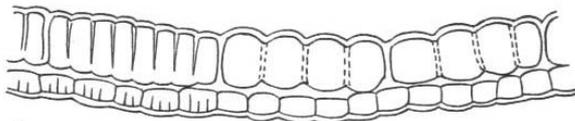
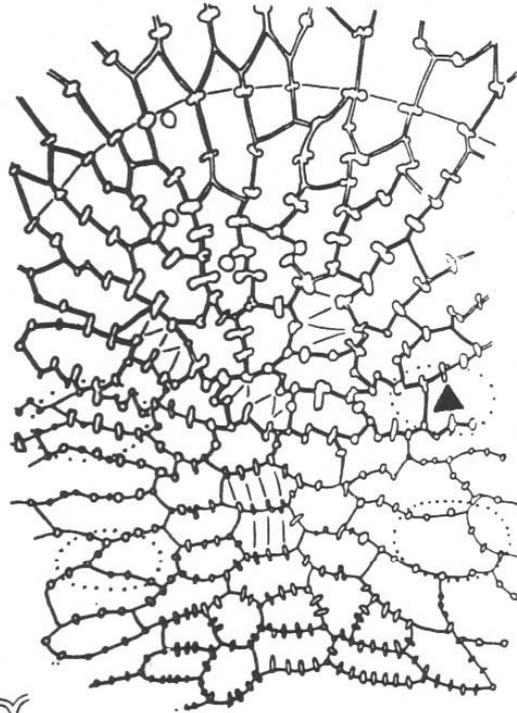


Abb. 140. *Utricularia vulgaris*. 1: Aufsicht auf die Innenseite einer flachgedrückten Klappe (schematisch). GFF'G'H = gewölbte Mittelzone, Z = zentrale Zone, DD' = gewölbter Teil des freien Randes, ECE' = flache Randzone, BCB' = angewachsener Klappenrand. Die Striche geben die Zellrichtung an. 2: Schematische Darstellung der geschlossenen Klappe. (Nach CZAJA)

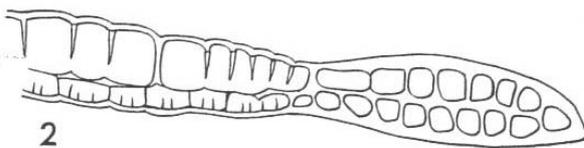
Am medianen Längsschnitt durch die Blase und die Klappe (Abb. 137) erkennt man zunächst ihre Zweischichtigkeit, ferner eine nicht unbeträchtliche Verdickung der Außenwände. Sehr auffällig ist, daß die Klappe eine S-förmige Verbiegung zeigt, die mit den beschriebenen drei differenten Zonen harmoniert. Die angewachsene Randzone ist nach innen gewendet, dann folgt eine scharfe Kniebiegung, so daß der breite Mittelteil der Klappe sich schräg nach unten wendet und den Mund bedeckt. In der Nähe des freien unteren Saumes gibt es eine zweite Krümmung nach innen, die dazu führt, daß der verstärkte Rand in die Furche der Lippe zu liegen kommt; knapp darüber entspringen außen die Borstenhaare. Im einzelnen wäre noch folgendes zu bemerken. An den Kniestellen sind die Zellen beider Schichten niedrig, es liegen hier also typische Gelenkfurchen vor. Man erkennt jetzt, daß die Wandversteifungen der Radialwände die Form von Leisten besitzen, die gegen den Zellboden zu auskeilen. An den Kniestellen sind sie infolge der Verbiegung der Zellen gegen das Zellinnere zu zusammengedrängt, woraus man schließen kann, daß die Krümmung passiv ist. Im Mittelstück bemerkt man, daß den Außenwülsten der Zellen auch solche auf der

Innenseite entsprechen. Das führt dazu, daß zwischen der Außen- und Innenschicht große zugespitzte Interzellularen auftreten, die dem übrigen Teil der Klappen fehlen (Abb. 142). Kombiniert man das Flächen- und das Längsschnittsbild, so ergibt sich, daß die Zellen der Mittelzone Würsten gleichen, die mehrfach quer eingeschnürt sind. Man kann sie also als Blasebalgzellen bezeichnen, wie dies schon EKAMBARAM tat. Daß hier ein expansives Bewegungsgewebe vorliegt, das weitgehend dem von *Cyclanthera* gleicht, steht bei vergleichend anatomischer Betrachtung außer Zweifel.

Abb. 141. *Utricularia vulgaris*. Aufsicht auf das „Zentrum“ der Innenepidermis. (Nach LLOYD)



1



2

Abb. 142. *Utricularia vulgaris*. Teile eines medianen Längsschnittes durch die Klappe. 1: Grenze zwischen dem äußeren Gelenk (links) und der Mittelzone (rechts). Interzellularen schraffiert. 2: Grenze zwischen dem inneren Gelenk und dem freien unteren Klappenrand. (Abgeändert und ergänzt nach LLOYD)

Keiner der Autoren, die sich mit der Anatomie der Klappe befaßten, versuchte bisher das Zusammenwirken der differenten Klappenzonen beim Bewegungsvorgang aufzuklären. Betont wurde nur mehrfach, daß die Leistenzellen einem radialen Druck Widerstand leisten, und die Halbringzellen überdies blasebalgartig entfaltbar sind; auch wurde erkannt, daß den Gelenkfurchen große Bedeutung zukommt. Indessen liegen einige Beobachtungen und Versuche vor, die sich für das Verständnis der Zusammenhänge auswerten lassen. Schon BROCHER (1911) bemerkte, daß sich die befreite Klappe streckt und abflacht. KRUCK (1931) beobachtete direkt, daß sich die Zellen dabei verlängern und verschmälern. In der geschlossenen Blase sind sie offensichtlich komprimiert, besonders die Halbringzellen sind verkürzt und verbreitert, ihre verdickten Außenwände wölben sich weit vor. Es herrscht also eine hohe longitudinale Druckspannung, die auch dazu führt, daß die verdünnten Gelenkfurchen einknicken. Kurz gesagt, ist die Klappe im turgeszenten Zustand für den zur Verfügung stehenden Raum zu groß und muß sich daher an den dafür vorgesehenen

Stellen einfallen. LLOYD will dafür auf Grund der Beschreibung von MEIERHOFER ein „transversales Wachstum“ der Klappe verantwortlich machen, welches das der Lippe übertrifft. Das mag zutreffen, entscheidend für die hohe Druckspannung ist indessen ein hoher Turgordruck, denn entspannte Klappen kontrahieren sich und werden weich. Jedenfalls stemmt sich die Klappe allseits gegen die Blasenwand und gegen die Lippe. Sehr aufschlußreich ist ein Versuch von LLOYD, bei welchem er einen medianen Längsschnitt durch die Blase in Wasser legt und später plasmolysiert. In Wasser schlägt die Klappe weit nach außen zurück und wölbt sich nach oben. Dabei werden die Gelenkfurchen geglättet und die Klappe hat sich verlängert. Bei der Plasmolyse bewegt sie sich unter Verkürzung im Bogen bis nahe an die Mundöffnung zurück. Daraus folgt, daß zwischen den beiden Klappenschichten eine hohe turgeszente Gewebespannung herrscht, die Innenschicht ist ein Expansions- die Außenschicht ein Sperrgewebe. In der geschlossenen gespannten Blase muß sich das dahin auswirken, daß die Klappe fest gegen die Mundöffnung gepreßt wird. Diese Doppelspannung ist es also, die den festen Verschuß der Blase garantiert. Dabei ist leicht einzusehen, daß die Turgorspannung der Klappe höher sein muß als die Saugspannung in der Blase, sonst könnte sie dem Sog nach innen nicht widerstehen. Die Beteiligung der einzelnen Klappenzone am Bewegungsvorgang ist folgende; die isodiametrischen verzahnten Zellen des Zentrums können sich durch Vergrößern oder Verkleinern ihrer Zackenwinkel allseits ausdehnen oder verkürzen. Die fächerförmig ausstrahlenden Zellen der Mittelzone besitzen infolge ihrer Blasebalgstruktur die größte Verlängerungsmöglichkeit. Sie drücken gegen die Randzonen und führen zu deren Einknicken; andererseits pressen sie den Mittelteil der Klappe gegen die Mundöffnung. Die Klappenränder erfahren die stärkste Verbiegung und sind daher mit Radialleisten versehen, die dem Radialdruck Widerstand leisten. Im ganzen besteht die Klappe aus einem System elastisch federnder Elemente, die Expansion und Kontraktion ermöglichen. Da diese Elemente radial dem basalen Zentrum zustreben, ergibt sich, daß dieses und damit auch der freie Saum der Klappe, bei steigendem Turgor gegen die Lippe gepreßt wird, während bei sinkendem Turgor dieser Druck abnimmt.

Wenn wir uns nun der Frage nach dem Zusammenwirken aller Teile des komplizierten Apparates zuwenden und den Versuch machen, die Zusammenhänge zwischen Bau und Funktion aufzuklären, so müssen wir davon ausgehen, daß daran dreierlei Mechanismen beteiligt sind: der Kohäsionsmechanismus der Blase, der Turgormechanismus der Klappe und der Auslösungsmechanismus der Borstenhaare. Das Funktionieren der Blase wurde vor allem durch die Studien von CZAJA in seinen Grundzügen aufgeklärt. Es ließ sich experimentell beweisen, daß die vierarmigen Trichome der Innenwand tatsächlich als Saugpumpen wirken, wofür sie durch das Fehlen der Kutikula prädestiniert sind. Sie überführen das Binnenwasser in die Blasenwand, und diese scheidet es durch die knopfförmigen Hydathoden der Außenseite wieder aus. Eine Gewebespannung zwischen den beiden Wandschichten bedingt zunächst die konvexe Form der Flanken. Die durch das Auspumpen des Wassers entstandene Kohäsionsspannung wölbt dann die Flanken konkav nach innen und kehrt damit die Gewebespannung um. Rücken- und Bauchwand widerstehen der Deformation, die ganze Blase wird also schmaler und etwas höher. Sie wird dabei solange negativ gespannt, bis die Gewebespannung und die Saugspannung sich kompensieren. Das Eintreten des Außenwassers wird einerseits durch die Undurchlässigkeit der Blasenwand, andererseits durch den festen Verschuß der Klappe verhindert. Ich möchte ferner annehmen, daß auch die Auflösung einer ursprünglich vorhandenen Mittelschicht von Bedeutung ist. Die Epidermen sind nicht miteinander verwachsen, können sich also gegeneinander verschieben; ferner eignet sich der Zwischenraum zur vorübergehenden Aufnahme von Wasser. Das konträre Verhalten der Innen- und Außendrüsen ist noch kaum geklärt, wie ja überhaupt über die Funktion der Hydathoden und Hydropoten nichts Sicheres bekannt ist. Indessen haben mehrere Autoren, so NOLD (1935), DIANELLIDIS (1948) und UMRATH (1953) Hinweise dafür erbracht, daß die Wasserbewegung elektroosmotisch vor sich gehen könne. Es ließ sich nämlich eine deutliche Potentialdifferenz zwischen dem negativen Außenwasser und dem positiven Blaseninhalt feststellen.

Daß der Klappenmechanismus einer gespannten Feder gleicht wurde allgemein festgestellt, und ich habe bereits im vorhergehenden versucht, durch Kombination der vorliegenden Angaben den

äußerst komplizierten Bau des Ventils als Grundlage für den Bewegungsvorgang auszuwerten. Hier sei nur zusammenfassend wiederholt, daß einerseits zwischen den beiden Klappenschichten eine turgeszente Gewebespannung herrscht, welche sie gegen die Mundöffnung preßt, andererseits eine longitudinale Spannung den freien Saum in die Furche der Lippe drückt. Für diese Vorgänge ist vor allem ein typisches, aus Blasebalgzellen bestehendes Bewegungsgewebe verantwortlich. Zu wenig beachtet wurde bisher, daß der feste Verschuß der Blase ausschließlich durch die hohe Turgeszenz der Klappe bedingt wird.

Eine wirklich befriedigende Erklärung für die Auslösung der Bewegung, also für die Befreiung der Klappe aus ihrer Arretierung durch die Lippe, ist bisher keinem der Autoren gelungen. Es stehen zwei Auffassungen einander gegenüber. Die eine Ansicht, die besonders CZAJA und LLOYD vertreten, geht dahin, daß es sich um einen rein mechanischen Vorgang handelt, andere Autoren, so vor allem WITHYCOMBE (1923), EKAM-BARAM (1916) und KRUCK (1931) glauben an einen Reizvorgang, ohne indessen Beweise für einen solchen erbringen zu können.

[Darauf folgt eine ausführliche Diskussion der unterschiedlichen Auffassungen.]

Und S. 187:

Zusammenfassend können wir somit feststellen, daß für die Annahme, die Klappenbewegung würde rein mechanisch ausgelöst, keine stichhaltigen Beweise vorliegen. Alles spricht dafür, daß es sich um einen Reizvorgang handelt, der sich analog zu anderen vergleichbaren Auslösungsvorgängen vollzieht. Nach meiner Ansicht läuft dieser folgendermaßen ab. Das Einknicken der Fühlborsten bewirkt eine Deformation des Plasmas, wirkt also als Reiz, der sich in das angrenzende Klappengewebe fortpflanzt. Als Folge der Reizung kommt es zu einer Permeabilitätserhöhung. Da sich die Klappenzellen in hoher Druckspannung befinden, muß jetzt Wasser austreten, wobei die Spannung sich vermindert. Während vorher die Turgorspannung der Klappe höher war als die Kohäsionsspannung des Binnenwassers, kommt jetzt der Moment, wo sich das Kräfteverhältnis umkehrt: die Klappe wird nach innen gezogen, und dieses wird dadurch erleichtert, daß nach KURZ die Ballonzellen nunmehr Schleim absondern. Die Klappe ist indessen noch hoch turgeszent. Sowie sie befreit ist, strecken sich ihre Zellen und die Knickstellen werden ausgeglichen. Wie sich das im einzelnen vollzieht, ist heute noch nicht festzustellen, doch kommt dem Expansionsgewebe (den Blasebalgzellen) dabei wohl die größte Bedeutung zu. Bei der plötzlichen Füllung der Blase mit Außenwasser erfährt dieses einen Rückstoß an den Blasenwänden, und dadurch wird die Klappe der Mundöffnung wieder angepreßt. Vermutlich wirkt dabei auch das Klappengewebe selbst mit, indem es sich, ähnlich einer Metallfeder nach der explosiven Vergrößerung wieder etwas kontrahiert. Nunmehr setzt ein Restitutionsvorgang ein. Während die Blase sich wieder einzudellen beginnt, wird die ursprüngliche Semipermeabilität des Plasmas der Klappenzellen wieder hergestellt. Dieses hat zur Folge, daß die Klappe die Ausgangsdruckspannung wieder erreicht, sich neuerdings anpreßt und dem steigenden Zug nach innen widersteht. Diese von mir vorgeschlagene Deutung des Gesamtvorganges hat den Vorzug, daß sie mit dem Funktionieren ähnlicher Bewegungsmechanismen in Einklang steht, und alleine im Stande ist, die Befreiung der Klappe aus ihrer Zwangslage zu erklären.

Zurück zu <http://www.weloennig.de/Utricularia.html>

Internet address of this document: internetlibrary.html
 © 2007 by Wolf-Ekkehard Lönnig - LoennigWE@aol.com
[Disclaimer](#)