



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Untersuchungen zur möglichen Protokarnivorie von
Lathraea squamaria, *Salvia glutinosa* und *Rubus phoenicolasius*

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

Verfasserin: Sina Aimée Pohl

Matrikel-Nummer: 0302927

Studienrichtung/ Studienzweig Biologie/ Ökologie
(lt. Studienblatt):

Betreuerin: Ao. Prof. Dr. Irene K. Lichtscheidl

Wien, am 18.10.2009

Danksagung

Danksagung

Zu allererst danke ich meiner Familie für die weit reichende Unterstützung während meines Studiums. Im Besonderen meinen Eltern für ihre scheinbar endlose Geduld und ihr Vertrauen und meiner Schwester Fleur, die immer ein offenes Ohr für mich hat.

Prof. Dr. Irene Lichtscheidl danke ich für den Arbeitsplatz in der Abteilung Zellphysiologie und Wissenschaftlicher Film sowie für die Betreuung meines Themas und die konstruktiven Gespräche während der Erstellung dieser Arbeit.

Mag. Dr. Wolfram Adlassnig danke ich für seine zahllosen Fotos und sein umfassendes Wissen, beides hat er freigiebig mit mir geteilt. Bei fast allen Makroaufnahmen der auf den Blütenständen von *S. glutinosa* klebenden Beute hatte er den Finger am Auslöser. Auch hätte ich ohne ihn viele der kleinen und großen Hürden, die während meiner Arbeit auftaucht sind, nicht, oder nur mit viel Mühe, überwunden.

Bei Mag. Thomas Lendl bedanke ich mich für die wissenschaftliche und persönliche Unterstützung, besonders für seine Beratung und Mithilfe bei meiner Arbeit.

Ebenso danke ich Mag. Marianne Peroutka für ihre Hilfe mit so manchen Geräten, vor allem aber für ihre Mitarbeit am Rasterelektronenmikroskop.

Mag. Michael Volgger, Mag. Dr. Ingeborg Lang und Gregor Eder danke ich für ihre technische Hilfe und moralische Unterstützung, im Besonderen für ihre Giraffenohren.

Ich danke Mag. Kornelja Pranjic für ihre moralische Unterstützung und ihren wissenschaftlichen Rat, beides hat mir den Anfang dieser Arbeit erleichtert.

Besonders herzlich danke ich Prof. Mag. Dr. Martina Weber und DDr. Heidemarie Halbritter für die Möglichkeit, die Geräte des Departments für Palynologie und strukturelle Botanik verwenden zu dürfen, ihre Hilfe dabei sowie für Kaffee und Kekse.

Mag. Dr. Wolfgang Rabitsch danke ich für die Bestimmung der Wanzen, die ich auf *S. glutinosa* gesammelt habe.

Danksagung

Bei Mag. Barbara Müllner bedanke ich mich für die Bestimmung von *Absidia corymbifera* in den Lakunen von *L. squamaria*.

Allen Kollegen der Abteilung Zellphysiologie und Wissenschaftlicher Film danke ich für ihre Anteilnahme an meiner Arbeit und die kurzweiligen Stunden, die wir miteinander verbracht haben.

Zu guter Letzt danke ich meinem Freund J. Michael Mühlegger. Er hat mir viele der langen Stunden dieser Arbeit versüßt und hatte immer eine Umarmung für mich bereit.

Wien, am 18.10.2009

Sina Pohl

Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung	5
2	Abstract.....	7
3	Einleitung	8
3.1	Karnivore Pflanzen.....	8
3.2	Fallentypen	9
3.2.1	Klappfallen	9
3.2.2	Kannen- oder Gleitfallen	10
3.2.3	Saugfallen	11
3.2.4	Klebfallen	11
3.2.5	Reusenfallen	12
3.3	Protokarnivorie	13
3.4	Drüsen karnivorer und protokarnivorer Pflanzen.....	15
3.4.1	Drüsen zur Anlockung und zum Festhalten	15
3.4.2	Drüsen zur Verdauung und Aufnahme.....	15
3.5	Problemstellung	16
4	Material.....	18
4.1	<i>Lathraea squamaria</i> L.....	18
4.1.1	Systematik und Verbreitung	18
4.1.2	Merkmale.....	18
4.1.3	Haustorien.....	19
4.1.4	Stand der Forschung zur Karnivorie von <i>Lathraea squamaria</i>	20
4.1.5	Standortbeschreibung	21
4.2	<i>Rubus phoenicolasius</i> MAXIM. (1872).....	22
4.2.1	Systematik und Verbreitung	22
4.2.2	Merkmale.....	22
4.2.3	Standortbeschreibung	23
4.3	<i>Salvia glutinosa</i> L.....	24
4.3.1	Systematik und Verbreitung	24

Inhaltsverzeichnis

4.3.2	Merkmale	24
4.3.3	Standortbeschreibung.....	25
5	Methoden	27
5.1	Standortausmessung.....	27
5.2	Standort- und Makrophotographie	27
5.3	Mikroskopie	27
5.3.1	Hellfeld.....	27
5.3.2	Fluoreszenz	27
5.4	Umweltparameter.....	28
5.4.1	Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH, NO ₃ ⁻ , PO ₄ ³⁻)	28
5.4.2	pH und Osmolarität der Lakunenflüssigkeit	29
5.4.3	Analyse des Klebstoffes von <i>Salvia glutinosa</i>	29
5.4.4	Kultivierung des in <i>L. squamaria</i> gefundenen Pilzes	29
5.5	Anatomie	30
5.5.1	Fixierungen für Anatomie	30
5.5.2	Rasterelektronenmikroskopie.....	31
5.5.3	Paraffinschnitte	31
5.6	Fangvermögen.....	32
5.6.1	Auszählen der „Beute“	32
5.6.2	Fangversuche	33
5.7	Cytochemie	35
5.7.1	Fixierungen für Cytochemie	35
5.7.2	Sudan IV-Nachweis von Fetten, Ölen und Wachsen.....	36
5.7.3	Proteinnachweis	36
5.7.4	Gerbstoffnachweis	36
5.7.5	Stärkenachweis.....	37
5.7.6	Nachweis saurer Kompartimente	37
5.7.7	Enzymnachweis	37
5.7.8	Aufnahmevermögen der Drüsen/ Nachweis von Kutikularporen.....	38
6	Ergebnisse	39

Inhaltsverzeichnis

6.1	<i>Lathraea squamaria</i>	39
6.1.1	Umweltparameter	39
6.1.2	Anatomie	40
6.1.3	Fangvermögen	44
6.1.4	Cytochemie	46
6.2	<i>Rubus phoenicolasius</i>	49
6.2.1	Umweltparameter	49
6.2.2	Anatomie	49
6.2.3	Fangvermögen	54
6.2.4	Cytochemie	56
6.3	<i>Salvia glutinosa</i>	63
6.3.1	Umweltparameter	63
6.3.2	Anatomie	64
6.3.3	Fangvermögen	67
6.3.4	Cytochemie	72
7	Diskussion	79
7.1	Methoden	79
7.1.1	Umweltparameter	79
7.1.2	Anatomie	80
7.1.3	Fangvermögen	81
7.1.4	Cytochemie	82
7.2	<i>Lathraea squamaria</i>	85
7.2.1	Standort	85
7.2.2	Fangvermögen	86
7.2.3	Lakunenflüssigkeit	87
7.2.4	Speicherstoffe	87
7.2.5	Anatomie und Funktion der Drüsen	88
7.2.6	Zusammenfassung	89
7.3	<i>Rubus phoenicolasius</i>	89
7.3.1	Standort	89

Inhaltsverzeichnis

7.3.2	Fangvermögen.....	90
7.3.3	Speicherstoffe.....	91
7.3.4	Trichome	91
7.3.5	Drüsen	91
7.3.6	Zusammenfassung.....	93
7.4	<i>Salvia glutinosa</i>	94
7.4.1	Standort	94
7.4.2	Fangvermögen.....	94
7.4.3	Wanzen.....	95
7.4.4	Speicherstoffe.....	95
7.4.5	Drüsen	96
7.4.6	Zusammenfassung.....	97
8	Literaturverzeichnis	99

1 Zusammenfassung

Die drei in Österreich vorkommenden Pflanzenarten *Lathraea squamaria*, *Rubus phoenicolasius* und *salvia glutinosa* weisen Strukturen auf, die eine Zuordnung zu den protokarnivoren Pflanzen vermuten lassen. *L. squamaria* hat dicht mit Drüsen besetzte Aushöhlungen in ihren unterirdischen Niederblättern, die an die Fallen von *Genlisea* erinnern. Bei *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* sind gewisse Pflanzenteile mit klebrigen Drüsen besetzt, ähnlich den Klebfallen karnivorer Pflanzen (z.B. *Drosera*). Zudem leben auf *S. glutinosa* verschiedene Wanzen, mit denen eine ähnliche Symbiose bestehen könnte wie bei der Protokarnivoren *Roridula*.

In dieser Arbeit wurde durch Untersuchungen am Naturstandort, kontrollierte Fangversuche, makro- und mikroskopische Betrachtung der Fangblätter und ihrer Drüsen sowie durch cytochemische Nachweise versucht, Hinweise für oder gegen eine mögliche Protokarnivorie dieser Pflanzen zu finden.

Die Menge der im Boden verfügbaren Nährstoffe zeigt keine Notwendigkeit einer zusätzlichen Ernährung durch eventuelle Beutetiere.

Ein Fangvermögen der möglichen Fallen ist am jeweiligen Naturstandort auf jeden Fall gegeben, unter Laborbedingungen ist die Wahl der angebotenen Beute entscheidend für das Ergebnis.

Die Schuppenblätter von *L. squamaria* speichern massenhaft Stärke, jedoch keine Proteine. Die Drüsen in den Aushöhlungen der Blätter produzieren keine Verdauungsenzyme und sind auch nicht geeignet, um gelöste Stoffe aufzunehmen. Ihre Aufgabe ist es, den Wasserhaushalt der Pflanze zu kontrollieren.

In *R. phoenicolasius* gibt es keine Speichergewebe. In den Drüsenstielen sind Gerbstoffe eingelagert, die als Fraßschutz dienen. Die vielzelligen Drüsenköpfchen geben einen wasserlöslichen Schleim ab, der keine Verdauungsenzyme enthält. Eine Aufnahme wasserlöslicher Nährstoffe konnte nicht festgestellt werden. Die klebrigen Pflanzenorgane dienen zum Schutz der Knospe.

Auch in *S. glutinosa* treten keine Speichergewebe für Stärke oder Proteine auf. Die Köpfchen der gestielten Drüsen am Blütenstand sind einzellig und sezernieren ein lipidhaltiges, harziges Sekret. Es enthält keine Verdauungsenzyme und dient vermutlich hauptsächlich der Anlockung von Bestäubern. Wenn eine Symbiose von *S. glutinosa* mit den auf ihr gefundenen

1 Zusammenfassung

Wanzen besteht, so ist noch nicht geklärt, wie die Nährstoffe in die Pflanze gelangen. Über die Blütenstände oder die Laubblätter können keine wässrigen Flüssigkeiten aufgenommen werden.

Aufgrund der Ergebnisse dieser Arbeit ist keine der drei Pflanzen als protokarnivor zu bezeichnen, da sie offenbar keinen Nutzen von den gefangenen Tieren haben.

2 Abstract

The three in Austria occurring plants *Lathraea squamaria*, *Rubus phoenicolasius* and *Salvia glutinosa* show structures that may lead to the assumption that they could be proto-carnivorous.

L. squamaria has subterrestrial leaves that are – like those of the carnivorous *Genlisea* – packed with glands. Certain parts of *R. phoenicolasius* and *S. glutinosa* show glands that excrete a sticky secretion, which resembles the sticky traps of carnivorous plants like *Drosera*. Furthermore, different species of bugs can be found on *S. glutinosa*, which proposes a symbiosis similar to that of the proto-carnivorous *Roridula* and its bugs.

The aim of this thesis was to find clues that would speak for or against the possible proto-carnivory of these plants by examining the natural site, the trapping leaves and their glands as well as by conducting experiments on their capturing ability and cytochemistry.

The soil samples showed a high content of nutrients, which makes an additional – prey derived – resource unnecessary.

At the natural sites, the capturing ability of the potential traps is clearly evident. In controlled experiments the choice of prey makes a significant difference in the results.

The leaves of *L. squamaria* show many starch grains, but no protein-storages. The glands within the leaves do not produce enzymes and have no ability to absorb solutes. Their main function is to regulate the plant's water-balance.

In *R. phoenicolasius* there is no storage tissue, but the stalks of the glandular hairs contain tannins that serve as a defensive compound against herbivores. The multi-cellular glands secrete water-soluble mucilage that does not contain digestive enzymes. An uptake of solutes could not be observed. The sticky parts of the plant mainly serve to protect the bud.

In *S. glutinosa* no storage tissue for starch or proteins was found. The heads of the stalked glands are made of a single cell that excretes a lipoid, resinous secretion which does not contain any digestive enzymes. Its main purpose is probably the attraction of pollinators. If a symbiosis between the plant and its bugs exists, the uptake of the digested nutrients has yet to be proven as this work could not show any ability, neither of the flowers nor the leaves, to absorb water-based liquids.

Considering the results of this work, none of the three examined plants can be called proto-carnivorous because they have no obvious benefits of capturing prey.

3 Einleitung

3.1 Karnivore Pflanzen

Ein großer Teil unserer Pflanzenwelt ernährt sich autotroph mittels Photosynthese und bietet so die Grundlage für nahezu jede weitere Lebensweise. Manche dieser Pflanzen sind zu einem gewissen Teil abhängig von anderen Pflanzen, Pilzen oder Bakterien, da sie mit diesen in Symbiose leben. Einige sind sogar vollkommen unselbstständig und leben als Parasiten, die ohne ihren Wirt sterben würden. Es gibt in der Natur unzählige Wechselwirkungen zwischen Pflanzen und Tieren. Eine besondere Wechselwirkung stellt die direkte Nutzung tierischer Nährstoffe durch Pflanzen dar, indem diese ihre „Nahrung“ fangen und verwerten. Dieses Phänomen wurde unter anderem von Darwin (1875) beschrieben, der es als „Insektivorie“ bezeichnete. Da das Beutespektrum jedoch nicht nur Insekten beinhaltet, sondern auch von Protozoen und Nematoden bis hin zu kleinen Wirbeltieren reicht (Barthlott *et al.* 2004), wird heute meist die allgemeinere Bezeichnung „karnivore“ oder „fleischfressende“ Pflanzen verwendet. Letztlich kann alles gefangen werden, was klein genug ist, um den Pflanzen in die Falle zu gehen (Barthlott *et al.* 2004).

Bekannt ist diese besondere Ernährungsweise in rund 600 verschiedenen Pflanzenarten, deren Verbreitung sich fast über die ganze Welt erstreckt (Barthlott *et al.* 2004).

Alle bekannten Karnivoren sind Blütenpflanzen, die Photosynthese betreiben (Braem 2002) und ein reduziertes, aber fast normales Wurzelsystem besitzen, das an und für sich eine ausreichende Mineralstoffversorgung aus der Umgebung gewährleistet (Weber 1978).

Da sie jedoch auf mineralstoffreicheren Böden dem Konkurrenzdruck anderer Pflanzen unterliegen, sind sie häufig an von Nährstoffarmut gekennzeichneten Extremstandorten zu finden. Meist ist vor allem Stickstoff Mangelware, der zum Aufbau von Biomasse benötigt wird (Braem 2002). Die wichtigsten Lebensräume karnivorer Pflanzen sind Moore und Sümpfe, Gewässer, Sandflächen, Felsstandorte und Wälder (Barthlott *et al.* 2004).

Um als karnivor charakterisiert zu werden, muss eine Pflanze folgende Eigenschaften aufweisen, die Juniper (1989) als das Karnivore Syndrom zusammenfasst:

1. Anlockung der Beute
2. Festhalten und Töten
3. Verdauung der Weichteile
4. Absorption der verdauten Substanzen

3 Einleitung

Die Anlockung der Beute geschieht meist über optische, taktile oder olfaktorische Signale, wie z.B. die auffälligen Farbmuster der Gleitfallen vieler Sarraceniaceae (Abb. 3-1 B) oder die Nektardrüsen an den Fallenrändern bei *Nepenthes*, die einen süßlichen Duft verströmen.

Das Problem, die angelockten Tiere festzuhalten, hat unterschiedliche Lösungen hervorgebracht, die als „Fallen“ bezeichnet werden. Sie beinhalten spezielle Mechanismen wie z.B. klebrige Substanzen, flüssigkeitsgefüllte Behälter oder mechanische Strukturen, die die Opfer am Fliehen hindern.

Die Verdauung passiert meist direkt an dem Ort, an dem die Beute letztendlich unbeweglich gemacht wurde. Durch Enzyme, die entweder von der Pflanze selbst synthetisiert werden oder von symbiotischen Organismen wie Pilzen oder Bakterien stammen, werden Nährstoffe aus der Beute gelöst.

Die Aufnahme dieser Nährstoffe erfolgt ebenfalls am Ort des Festhaltens/ des Verdauens entweder durch spezielle Zellen und/ oder durch Poren in der Kutikula (Barthlott *et al.* 2004).

3.2 Fallentypen

Bei den meisten bekannten karnivoren Pflanzen entstehen die Fallen aus umgebauten Blättern, an denen sich zahlreiche Verdauungsdrüsen befinden, die zersetzende, meist pepsinähnliche Stoffe enthalten. Fehlen solche Drüsen, übernehmen symbiotische Bakterien die Verdauung. Die Eiweißstoffe werden von der Pflanze mit Hilfe absorbierender Drüsen oder auch durch Epidermiszellen aufgenommen (Weber 1978).

Allgemein kann man zwischen Klebfallen, Klappfallen, Kannen- oder Gleitfallen, Saugfallen und Reusenfallen unterscheiden (Barthlott *et al.* 2004).

Abgesehen von der Gliederung nach Fallentypen kann man auch zwischen aktiven und passiven Fallen unterscheiden, je nachdem, ob die Pflanze eine aktive Bewegung ausführt oder nicht (Barthlott *et al.* 2004; Braem 2002).

In der folgenden Kurzbeschreibung werden nur die beiden für diese Arbeit für Vergleiche relevanten Typen der Kleb- und Reusenfallen genauer beschrieben, die Mechanismen der Klapp-, Kannen- und Saugfallen werden der Vollständigkeit halber erklärt.

3.2.1 Klappfallen

Dieser Fallentyp zählt zu den aktiven und ist nur aus der Familie der Droseraceae bekannt. Die Falle wird sowohl bei der Gattung *Aldrovanda* – einer wasserlebenden Klappfallenpflanze – als auch bei der Gattung *Dionaea* – der bekannten Venusfliegenfalle –

3 Einleitung

von zwei Lappen des Laubblattes gebildet, die an der Mittelrippe beweglich und am Rand mit einer Reihe von Zähnen besetzt sind. Bei Berührung der Fühlhaare auf der Blattinnenseite wird der Fangmechanismus ausgelöst und die beiden Blatthälften klappen blitzschnell zusammen. Die Beute, die die Berührung ausgelöst hat, wird gefangen und von den Zähnen in der Falle gehalten. Nach einigen Minuten beziehungsweise aufgrund mechanischer Stimulation durch Fluchtbewegungen der Beute schließt sich die Falle enger, es beginnt die Verdauungsphase (Braem 2002).

3.2.2 Kannen- oder Gleitfallen

Vertreter dieser Fallentypen finden sich in den Familien der Bromeliaceae, Nepenthaceae, Sarraceniaceae und Cephalotaceae (Braem 2002). Bei Kannenfallen erfolgt keinerlei aktive Bewegung der Pflanze, somit zählt dieser Fallentyp zu den passiven. Die Gleitfalle wird aus dem Blatt gebildet, das zur Anlockung gewöhnlich sowohl im sichtbaren als auch im ultravioletten Bereich des Lichtes gemustert (Juniper *et al.* 1989) und meist blütenartig geformt ist. Zusätzlich zu diesem optischen Signal kann die Produktion von Nektar die Beuteanlockung verbessern. Der Rand des Schlauches oder der Kanne kann rot, gelb oder weiß gefärbt sein (Abb. 3-1) (Barthlott *et al.* 2004). Daran anschließend folgen eine Zone, die die Beute zum Ausrutschen bringt, und weiter unten ein Zurückhaltemechanismus, der verhindert, dass sie wieder entkommt.

Bei den Arten der Gattung *Sarracenia* z.B. ist der Fallenrand mit einer sehr glatten Kutikula ausgekleidet, auf der die Beutetiere ausrutschen sollen. Etwas weiter im Inneren der Kanne weisen nach innen/ unten gerichtete Haare die Richtung des geringeren Widerstandes, wodurch die Pflanze erreicht, dass gefangene Tiere immer weiter ins Innere der Falle vordringen, wodurch die Chance auf eine erfolgreiche Flucht der Beute immer unwahrscheinlicher wird.

Bei den Fallen der Gattung *Nepenthes* führt das gerillte Peristom die Beutetiere in Richtung der Gleitzone. Diese ist mit Wachs beschichtet und dadurch glitschig genug, um Insekten zum Ausrutschen zu bringen. Der untere Teil der Kanne ist mit Flüssigkeit gefüllt, die aufgrund der in ihr gelösten Stoffe eine verringerte Oberflächenspannung aufweist. Dadurch gehen die Insekten, die darin landen, sehr schnell unter und ertrinken (Braem 2002).

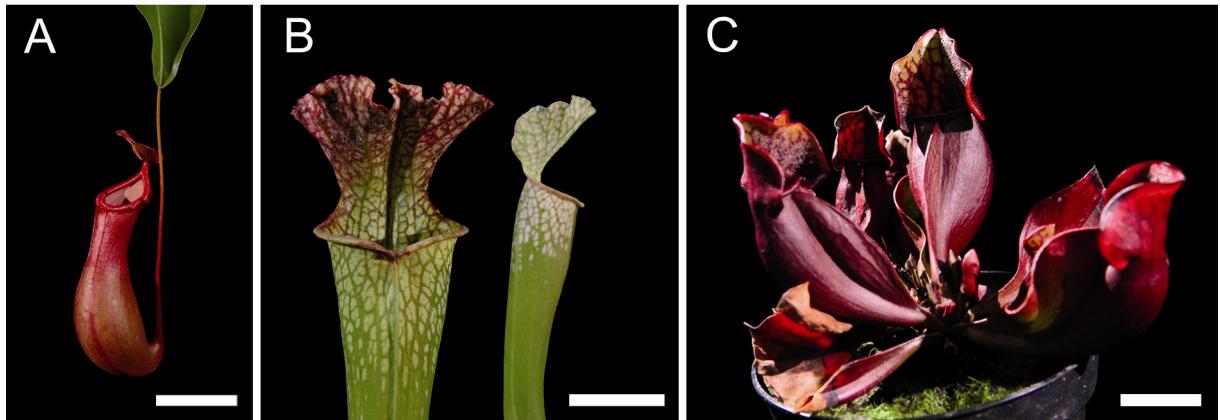


Abb. 3-1 (A) Fallenblatt von *Nepenthes ventrata*, Balken 4 cm. (B) Oberer Teil der Kannenfallen von *Sarracenia leucophylla*, Balken 2,5 cm. (C) Habitus von *Sarracenia purpurea*, Balken 4 cm.

3.2.3 Saugfallen

Dieser Fallentyp ist in 4 Gattungen der Familie der Lentibulariaceae bekannt (Braem 2002). Die aktiven Saugfallen der Gattung *Utricularia* sind blasenähnliche Strukturen mit einem Klappdeckel. Auch sie werden aus einem Laubblatt gebildet. In ihrem Inneren bauen sie einen Unterdruck auf, der beim plötzlichen Öffnen des Deckels das blitzschnelle Einsaugen von Wasser erlaubt. Ausgelöst wird dies durch einen mechanischen Reiz an den Fühlhaaren im Bereich des Falleneingangs. Der Verursacher dieses Reizes – hoffentlich ein Beutetier – wird mit in die Falle gesaugt, sowie auch alles andere, was sich zu diesem Zeitpunkt vor dem Fallendeckel befindet (Braem 2002). Danach geht der Deckel sofort wieder zu (Barthlott *et al.* 2004). Befindet sich die Beute in der Blase, setzt der Verdauungsvorgang ein (Braem 2002). Mit Hilfe von Ionenpumpen in der Wand der Blase entsteht durch den aktiven Transport von Chlorid-Ionen ein Konzentrationsgradient, dem das Wasser aus der Blase osmotisch folgt, wodurch sich im Innern wieder ein Unterdruck aufbaut (Barthlott *et al.* 2004).

3.2.4 Klebfallen

Der Fangmechanismus der Klebfallen ist in folgenden Familien beschrieben: Byblidaceae, Dioncophyllaceae, Droseraceae, Lentibulariaceae, Myrtyniaceae (Braem 2002). Es gibt sowohl aktive (z.B. *Drosera*, *Pinguicula*), als auch passive (z.B. *Byblis*, *Drosophyllum*) Klebfallenarten (Abb. 3-2) (Slack 2000). Meist sind nur Teile einer Pflanze zu Klebfallen ausgebildet. Bei der Gattung *Byblis* ist es der gesamte oberirdische Teil, bei *Drosera* sind es die Blätter. Die Fallenorgane sind mit gestielten Drüsen besetzt, die ein klebrig Sekret abgeben.

3 Einleitung

Beutetiere (meist Insekten) werden durch den Geruch und die scheinbaren Nektartröpfchen, die von den Drüsen gebildet werden, angelockt und bleiben, sobald sie in Berührung mit den Drüsen kommen, kleben. Bei dem Versuch, sich zu befreien, berühren sie immer mehr Drüsen und verkleben immer weiter, bis sie endgültig gefangen sind. Der Tod erfolgt durch Ersticken, da die Atmungsöffnungen verkleben.

Die gestielten Drüsen bringen den Vorteil, dass das Beutetier auch von der Seite bzw. von oben „beklebt“ werden kann. Außerdem wird so verhindert, dass die Pflanzenepidermis darunter vollständig verklebt.

Es gibt Pflanzen mit einzelligen Drüsenstielen, wie z.B. *Pinguicula* oder *Byblis* und solche mit mehrzelligen Drüsenstielen wie z.B. *Drosera* oder *Drosophyllum*. Bei letzteren sind die Stiele mit Leitbündeln versehen.

Die Drüsen am Ende der Stiele produzieren neben dem klebrigen Sekret, das überwiegend aus einer wässrigen Lösung saurer Polysaccharide besteht (Barthlott *et al.* 2004), auch noch ein Gemisch an Verdauungsenzymen. Dieses wird nach außen abgegeben und löst die Weichteile der Beute auf. Chitinpanzer von Insekten und andere Hartteile bleiben über und werden durch Wind und Regen abtransportiert (Barthlott *et al.* 2004; Braem 2002).

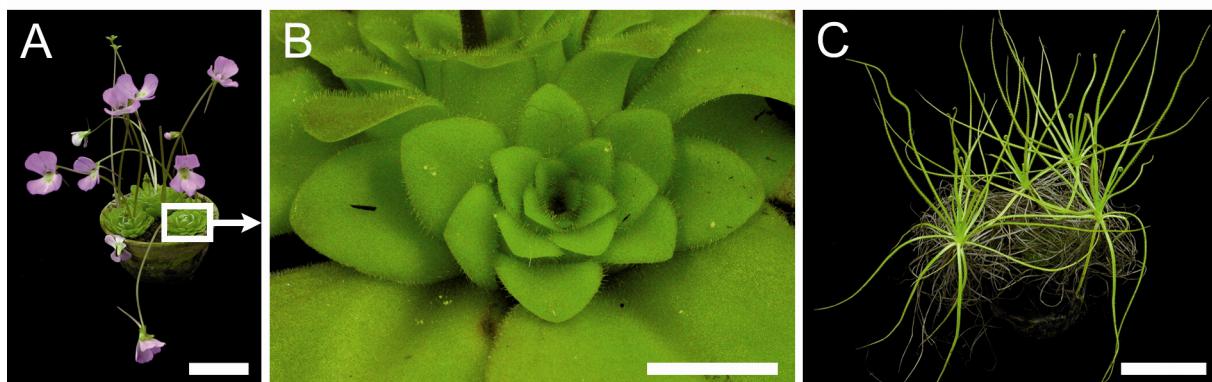


Abb. 3-2 (A) Habitus von *Pinguicula* sp., Balken 6 cm. (B) Klebrige Blätter von *Pinguicula* sp., Balken 1 cm. (C) Habitus von *Drosophyllum* sp., Balken 7 cm.

3.2.5 Reusenfallen

Juniper beschrieb 1989 die Reusenfalle von *Genlisea* als spezielle Form der Saugfalle. Barthlott charakterisierte sie 15 Jahre später (2004) als eigenen Fangmechanismus, die Reusenfalle. Die Gattung *Genlisea* besitzt keine Wurzeln, dafür aber unterirdische Fangorgane, die von chlorophylllosen Blättern in Form eines auf den Kopf gestellten Ypsilon gebildet werden. An seinem Stiel sitzt etwa in der Mitte eine blasenartige Erweiterung, in der die Verdauung stattfindet. Am Ende gabelt sich das Blatt. An der

3 Einleitung

Teilungsstelle befindet sich der Anfang des schlitzförmigen Eingangs, der sich spiralförmig bis ans Ende der beiden korkenzieherartig gewundenen Fangarme erstreckt (Slack 2000).

Hat ein Beutetier den Eingang passiert, verhindern – ähnlich wie bei einer Fischreuse – nach innen gerichtete, spitze Haare ihr Entkommen und leiten sie in Richtung der Blattansatzstelle.

Als Beute dienen Milben, Ciliaten, w提醒artige Organismen und auch Kleinkrebse (Lendl 2007). Stoffe, mit denen die Pflanze ihre Beute anlockt, sind nicht bekannt. Das Vorkommen dieser Gattung ist auf die Tropen beschränkt, genauer auf Afrika, Madagaskar und Südamerika (Barthlott *et al.* 2004).

Zu den Reusenfallen zählt Slack (2000) außerdem noch *Sarracenia psittacina*, die im Gegensatz zu den anderen *Sarracenia*-Arten keine stehende Kannenfalle besitzt. Ihre Fallenblätter biegen sich quasi aus der Rosette nach hinten heraus und legen sich waagrecht auf den Boden. Der oberste Teil des Blattes ist zu einer schnabelförmigen Höhle angeschwollen, die mit scheinbaren Fenstern gemustert ist, die der potentiellen Beute einen Ausgang vortäuschen. Direkt unter der „Schnabelspitze“ befindet sich der Eingang in die Falle. Der waagrecht liegende Teil des Blattes ist sehr eng und dicht mit Harren besetzt, die zur Blattansatzstelle hinzeigen, womit gefangener Beute eine Einbahnstraße Richtung verdaut Werden vorgelegt wird.

S. psittacina lebt an Standorten, die immer wieder überflutet werden. Sie ist die einzige bekannte Art, die sowohl auf den Fang von Land- als auch von Wasserlebewesen eingerichtet ist. Ihr Vorkommen beschränkt sich auf Süd-Georgien, Nord-Florida und südlich des Mississippi (Slack 2000).

3.3 Protokarnivorie

Viele Pflanzen weisen nur einige Merkmale der Karnivorie auf, es ist deshalb nicht ganz richtig, sie als fleischfressend zu bezeichnen. Die scheinbaren „Fallen“, die sie ausbilden, dienen meist als Fraßschutz oder sind auf sehr spezialisierte Bestäubungsmechanismen zurückzuführen wie z.B. bei den Kesselfallenblumen (*Araceae*) (Barthlott *et al.* 2004).

Pflanzen, die als Nahrungsergänzung Beute fangen, aber nicht selbst in der Lage sind, sie zu verdauen, nennt man protokarnivor. Synonyme dafür sind „prokarnivor“, „präkarnivor“ oder „subkarnivor“. Die – oft sehr spezifische – Symbiose mit Organismen, die die Verdauung übernehmen, verschafft diesen Pflanzen letztlich doch einen Nutzen ihrer Beute (Spomer 1999).

3 Einleitung

Das wohl bekannteste Beispiel protokarnivorer Pflanzen stellt die Gattung *Roridula* dar. Sie kommt endemisch im südafrikanischen Kapland vor und umfasst nur zwei Arten. Sie hat ein schlecht entwickeltes Wurzelsystem, ist zweigeschlechtlich und wird von zwei Arten von Weichwanzen (= Blindwanzen, Miridae) bestäubt: *Pameridea malothii* (auf *Roridula dentata*) und *Pameridea roridulae* (auf *Roridula gorgonias*). Auf der Suche nach Zucker stechen die Wanzen mit ihrer Proboscis in die Schwellung an der Basis der Antheren. Dadurch schwingen diese hoch und streuen so die Pollen auf das Insekt (Obermeyer 1970).

Roridula bewohnt sandige und saisonal feuchte Standorte zwischen Quarzitfelsen, die sich durch starke Nährstoffarmut auszeichnen (Barthlott *et al.* 2004). Ihr Erscheinungsbild ist ähnlich dem der *Drosera*-Arten: Die mit langen, unbeweglichen Drüsenhaaren besetzten Blätter sondern ein klebrigtes Sekret ab, von dem Insekten angelockt und gefangen werden. Der Fangschleim fungiert außerdem als Fraßschutz gegen Raupen und Schnecken. Die erbeuteten Insekten werden allerdings von hochspezialisierten Wanzen der Familie der Weichwanzen und der Krabbensspinnen (Thomisidae) gefressen. Die Exkremeante dieser Symbionten fallen entweder direkt auf die Blattoberfläche, wo die Nährstoffe über Kutikularporen aufgenommen werden können, oder auf den umgebenden Boden, wo sie als natürlicher Dünger wirken. So kann die Pflanze die Nährstoffe ihrer Beute schließlich doch aufnehmen (Barthlott *et al.* 2004; Braem 2002).

Auch bei Arten der Gattungen *Byblis* und *Drosera* sind Miridae als Kommensalen bekannt (Barthlott *et al.* 2004).

Barthlott (2004) zählt außer *Roridula* auch noch *Brocchinia* und *Catopsis* aus der Familie der Bromeliaceae zu den Protokarnivoren, da sie die Nährstoffe der in ihren Trichterrossetten gefangenen Tiere nur mit Hilfe symbiotischer Bakterien verwerten können.

Givnish (1984) beantragt eine „neue“ Definition von Karnivorie, nach der eine Pflanze folgende 2 Eigenschaften aufweisen muss, um als karnivor zu gelten:

1. Sie muss in der Lage sein, Nährstoffe von toten Tieren aufzunehmen und dadurch eine erhöhte Fitness im Sinne von besserem Wachstum, Überlebenschance, Pollenproduktion oder Samenanlagen zu erlangen.
2. Sie muss eine besondere morphologische, physiologische oder verhaltenstechnische Anpassung aufweisen, deren erste Bestimmung Anlockung, Fangen und/ oder Verdauung der Beute ist.

Seiner Meinung nach ist *Brocchinia reducta* zu den Karnivoren zu zählen, denn auch die Kannenfallen von *Heliamphora* und *Darlingtonia* besitzen keine Verdauungsdrüsen und

3 Einleitung

brauchen Bakterien und andere Organismen, die die Nährstoffe für sie aufschließen (Slack 2000).

Demnach definiert Givnish (1984) auch „Protokarnivorie“ neu: Wenn eine Pflanze Merkmale aufweist, die zur Anlockung, zum Fangen oder Verdauen von Beute geeignet sind, aber jedes dieser Merkmale eigentlich eine andere, grundlegende Funktion aufweist, deren Energie nicht allein auf Karnivorie ausgerichtet ist, sollte diese Pflanze besser als „protokarnivor“ bezeichnet werden.

3.4 Drüsen karnivorer und protokarnivorer Pflanzen

Drüsen sind im Pflanzenreich wohlbekannt. Ein Beispiel sind Nektar- und Duftdrüsen zur Anlockung von Tieren, die für Bestäubung und Samenausbreitung benötigt werden. Aber auch Giftstoffe sezernierende Drüsen sind bekannt, die als Fraßschutz der Pflanze dienen (Bresinsky *et al.* 2008).

Auch bei den Fallen karnivorer Pflanzen gibt es unterschiedliche Arten von Drüsen. Sie können in gestielte, sitzende und eingesenkte Drüsen unterteilt werden (Barthlott *et al.* 2004). Ihr Vorkommen ist je nach Gattung unterschiedlich, ihre Aufgaben reichen von Anlockung und Festhalten der Beute bis zur Verdauung und Aufnahme der Nährstoffe.

3.4.1 Drüsen zur Anlockung und zum Festhalten

Einige Drüsen verströmen einen Geruch, der sich über weite Strecken ausbreiten kann und somit der Fernanlockung dient, andere bieten ihrer Beute Futter in Form von Nektar an. Die Drüsen der Klebfallenpflanzen sezernieren häufig einen zähen Schleim aus Polysacchariden, der außer zur Anlockung auch zum Festhalten der Beute dient (Braem 2002; Juniper *et al.* 1989).

3.4.2 Drüsen zur Verdauung und Aufnahme

Die Fähigkeiten der Verdauungs- und Aufnahmedrüsen stellen den Schlüssel für die besondere Lebensweise karnivorer Pflanzen dar.

In der von den Drüsen sezernierten Verdauungsflüssigkeit befinden sich verschiedene Enzyme, die notwendig sind, um Nährstoffe aus der gefangenen Beute herauszulösen. Meist sind es Proteasen, Phosphatasen und Esterasen, manchmal auch Amylasen (Heslop-Harrison 1976).

3 Einleitung

Bei manchen Karnivoren ermöglichen die Drüsen der Pflanze auch die Wahrnehmung von gefangener Beute (Juniper *et al.* 1989). So ein Reiz kann außerdem eine zusätzliche Produktion von Verdauungsenzymen auslösen (Heslop-Harrison 1976).

Letztendlich befähigen die Drüsen die Pflanze auch zur Aufnahme der verdauten Substanzen. Bei manchen karnivoren Pflanzen wird dieser Schritt von den gleichen Drüsen bewerkstelligt, die auch die Verdauungsenzyme ausscheiden (z.B. bei *Nepenthes*), bei anderen wiederum sind eigene Drüsen für die Aufnahme zuständig (z.B. bei *Pinguicula*) (Barthlott *et al.* 2004; Heslop-Harrison & Knox 1971). Die absorbierten Nährstoffe werden vom Ort der Aufnahme in andere Pflanzenteile wie Überdauerungsorgane, Fortpflanzungseinheiten oder wachsendes Gewebe transportiert (Barthlott *et al.* 2004).

Alle diese Drüsen bestehen aus einer Endodermissschicht oder -zelle und dem darüber liegenden Drüsengewebe, das nach außen mit einer dünnen Kutikula überzogen ist. In dieser können sich kleinste Öffnungen befinden, wodurch sie für wasserlösliche Moleküle durchlässig ist. Dies ist sowohl für die Wahrnehmung von Reizen als auch für den Transport von Enzymen und Verdauungsprodukten wichtig. Alle diese Transportvorgänge zwischen dem Drüsengewebe und den tiefer liegenden Schichten werden durch die Endodermis, die wasserundurchlässige Zellwandeinlagerungen besitzt, geleistet und geregelt (Barthlott *et al.* 2004).

3.5 Problemstellung

In dieser Arbeit wird die Frage einer möglichen Protokarnivorie bei drei Pflanzen erörtert: *Lathraea squamaria* und *Salvia glutinosa* sind in Österreich heimisch, *Rubus phoenicolasius* stammt ursprünglich aus China, wurde in Mitteleuropa als Obststrauch eingeführt und hat sich in Österreich an einigen Standorten als Kulturflüchtling etabliert (Al-Shehbaz 2003; Fischer *et al.* 2005).

L. squamaria wurde als mögliche karnivore Pflanze schon des Öfteren diskutiert (Studnicka 1982; Weber 1975; 1978; Ziegler 1955), wobei das Hauptaugenmerk dieser Arbeiten auf die Eigenschaft der Haustorien gelegt wurde. Die Drüsen in den schuppigen Niederblättern wurden demnach hauptsächlich im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise der Pflanze betrachtet, ihre etwaige Funktion als Verdauungsdrüsen wurde eher am Rand behandelt.

3 Einleitung

Die potenziellen Fähigkeiten von *R. phoenicolasius*, Nährstoffe aus tierischer Quelle nutzen zu können, wurden schon getestet (Krbez *et al.* 2001). Seine Versuche zeigten ein Aufnahmevermögen der Drüsen auf den Kelchblättern von Nährstoffen von ¹⁴C-markierten Fruchtfliegen. Ob die Verdauung der Beute durch pflanzeneigene Enzyme oder symbiotische Mikroorganismen geschieht, ist noch nicht eindeutig geklärt (Fauland *et al.* 2001).

Schon der Name von *S. glutinosa*, zu Deutsch „Klebriger Salbei“, gibt einen Hinweis auf die Fähigkeit der Pflanze, Tiere mit Hilfe eines klebrigen Sekrets zu fangen. Dieses wird von den gut beschriebenen Drüsen der Blütenstände ausgeschieden (Schnepf 1969). Mir ist keine Literatur bekannt, die sich mit der Frage beschäftigt, ob bei dieser Pflanze eine Verdauung bzw. eine Aufnahme der tierischen Nährstoffe erfolgt.

In dieser Diplomarbeit habe ich bei den drei genannten Pflanzen unterschiedliche Faktoren untersucht, die einen Hinweis auf die Funktion der Drüsen und der möglichen „Fallen“ geben sollen.

Folgende Parameter habe ich untersucht:

- Verfügbarkeit von Nährstoffen im Boden der Standorte
- Effektives Fangvermögen der Fallen durch Beutezählungen und Fangversuche
- Eventuelle Speichergewebe für Stärke, Proteine, Gerbstoffe
- Anatomie der Drüsen im Licht- und Rasterelektronenmikroskop
- Vorkommen von Lipiden und Enzymen in den Drüsensekreten
- Aufnahmevermögen der Drüsen
- Saure Kompartimente in den Drüsen

4 Material

4.1 *Lathraea squamaria* L.

4.1.1 Systematik und Verbreitung

Lathraea squamaria ist eine von drei in Österreich heimischen Arten der insgesamt sieben Arten umfassenden Gattung *Lathraea* aus der Familie der Orobanchaceae (Deutsch: Sommerwurzgewächse), die ca. 1700 halb- bis vollparasitische Arten in 60 Gattungen beinhaltet (Fischer *et al.* 2005).

Weber zählt *Lathraea* 1978 noch zur Familie der Scrophulariaceae, da die Stellung dieser Gattung lange ungeklärt war. Bresinsky zählt sie 2008 jedoch zu den Orobanchaceae, in denen alle vollparasitischen Gattungen der Scrophulariaceae zusammengefasst werden.

Die Verbreitung der Familie der Orobanchaceae reicht von tropischen bis in temperierte Gebiete und ist fast kosmopolitisch (Fischer *et al.* 2005), während das Verbreitungsgebiet der Gattung *Lathraea* von Schottland und Skandinavien bis zum Balkan und von Portugal bis zum Iran reicht (Weber 1978).

L. squamaria wird im deutschen Sprachraum als gewöhnliche oder aufrechte Schuppenwurz bezeichnet und lebt bevorzugt in frischen bis feuchten nährstoffreichen Edellaubwäldern, besonders Auwäldern der collinen bis montanen Stufe (Fischer *et al.* 2005).

4.1.2 Merkmale

Die Laubblätter der in Österreich vorkommenden Vertreter der Orobanchaceae sind wechselständig, gegenständig oder fehlend. Nebenblätter sind keine vorhanden, die Anordnung der Blüten am Blütenstand ist traubig. Der Fruchtknoten ist oberständig, die Frucht meist eine lokulizide Kapsel. Die am Rhizom ansetzenden Wurzeln besitzen Haustorien.

L. squamaria ist, wie alle Arten der Gattung, ein mehrjähriger chlorophyllloser Geophyt, der hauptsächlich aus einem stark verzweigten weißen Rhizom besteht, das dicht mit eng aneinander liegenden fleischigen Schuppen (= umgewandelte Niederblätter) besetzt ist. Die gesamte Pflanze lebt unterirdisch, einzige Ausnahme bildet der im Frühjahr (Februar bis Mai) sichtbare oberirdische Blütenstand, der 10-20 cm hoch wird und zahlreiche schmutzigweiß-blassrosa bis purpur gefärbte Blüten trägt. Ein Individuum besitzt meist mehrere Seitentriebe, die je einen Blütenspross bilden können.

Alle Arten der Gattung *Lathraea* ernähren sich ausschließlich von den Nährstoffen ihrer Wirtspflanzen, deren Leitungsbahnen sie mit Hilfe von Haustorien anzapfen. Sie zählen somit zu den heterotrophen Vollparasiten (Fischer *et al.* 2005; Weber 1978). Zu den Wirtspflanzen zählen verschiedene Bäume und Sträucher, es liegt keine Wirtsspezifität vor. Manche Pflanzen werden jedoch bevorzugt, andere strikt gemieden (Weber 1976b).

Die schuppigen Niederblätter enthalten Aushöhlungen (im Weiteren auch als „Lakunen“ bezeichnet), die mit sitzenden und gestielten Drüsen ausgekleidet sind. Diese Höhlen entstehen durch Einfaltung der Blattspitze, so dass die gesamte Außenseite des Niederblattes morphologisch der Blattoberseite entspricht, während die Oberfläche der drüsensetzen Lakunen der Blattunterseite entspricht (Heinricher 1931; Weber 1975).

4.1.3 Haustorien

An den dünnen Wurzeln von *Lathraea* bilden sich lange Haare, die zur Kontaktaufnahme mit der Wirtswurzel dienen. Gleichzeitig teilen sich die Rindenzellen, wodurch kleine Gebilde entstehen, die sich mit Hilfe der Wurzelhaare auf der Wirtswurzel verankern. Diese Gebilde heißen Haustorien. Die befallene Wurzel wird an der Kontaktstelle mechanisch und enzymatisch aufgelöst und auseinandergedrückt, so dass die inneren Zellen des Parasitenhaustoriums in das Wirtsgewebe eindringen können. In dem Haustorium besteht ein ausgeklügeltes Leitungssystem, mit dem es dem Schmarotzer möglich ist, den Xylembahnen des Wirtes Nährstoffe zu entziehen und ins eigene Leitgewebe aufzunehmen (Weber 1978). Am Zentralzylinder der Mutterwurzel ist hauptsächlich ventral ein Xylem-System entwickelt. Durch den vom Rindenparenchym klar abgrenzbaren Haustorialkern verläuft eine schmale Xylem-Brücke, die die Verbindung zwischen dem Zentralzylinder mit dem Endophyten herstellt (Weber 1976a). Die Haustorien enthalten also nur Xylem und kein Phloem (Kuijt 1969). Es besteht auch keine Verbindung des Haustoriums des Parasiten mit dem Phloem des Wirtes (Ziegler 1955). Eine ausreichende Versorgung mit organischen Substanzen, die ja normalerweise nicht im Xylemsaft enthalten sind, erhält die Pflanze aus dem so genannten Blutungssaft. Dieser nährstoffreiche Saft fließt im Frühjahr – also genau zur Blütezeit von *Lathraea* – in den Wasserleitungsbahnen der meisten Bäume. Wahrscheinlich bezieht der Schmarotzer in dieser Zeit so viele Nährstoffe, dass er damit nicht nur seine Blütenbildung fördern, sondern auch noch Reserven für den Winter in den fleischigen Niederblättern speichern kann (Weber 1978; Ziegler 1955).

Das Konzept des Haustoriums ist also die Grundlage für diese Form von Parasitismus, da der spezialisierte Kanal, über den die Nährstoffe fließen können, die physiologische Brücke zwischen Parasit und Wirt darstellt (Kuijt 1969).

Eine ganz junge Keimpflanze von *Lathraea squamaria* entwickelt so schnell wie möglich ein Haustorium, um sofort eine Nahrungsquelle zur Verfügung zu haben (Abb. 4-1 A). Eine ältere Pflanze kann bis zu einigen hundert dieser Kontaktorgane aufweisen (Abb. 4-1 B), der Schaden am Wirt ist jedoch meist gering, da die Wirtspflanzen (vorwiegend Laubbäume) meist sehr robust sind (Weber 1978).

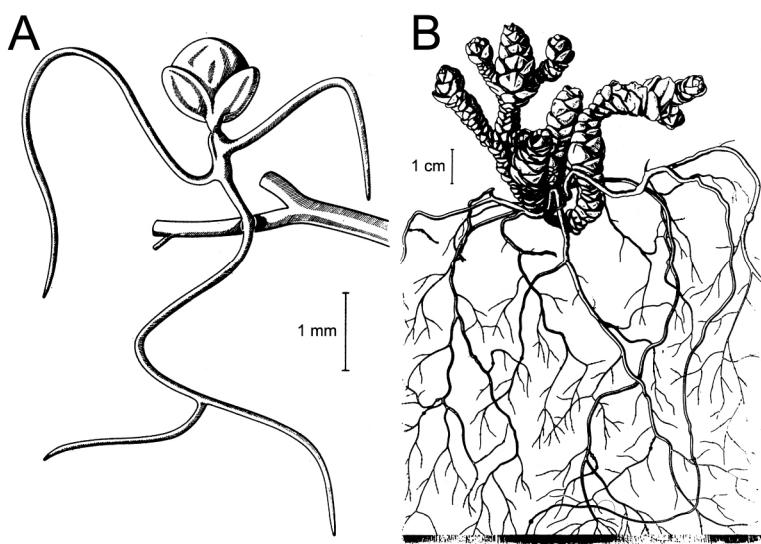


Abb. 4-1 *L. squamaria*. (A) Junge Keimpflanze, die bereits eine Wirtswurzel angreift. (B) mehrere Jahre alte Pflanze, die an ihren Wurzeln mehrere Haustorien besitzt. Verändert nach Weber (1978).

4.1.4 Stand der Forschung zur Karnivorie von *Lathraea squamaria*

Weber (1978) schließt die Möglichkeit der Karnivorie bei *L. squamaria* aus, mit der Begründung, dass die Drüsen in den Lakunen der Schuppenblätter lediglich einen intensiveren Stofftransport ermöglichen, indem die sitzenden Drüsen (= Schilddrüsen) zur Wasserregulation dienen. Die Funktion der gestielten Drüsen (= Köpfchendrüsen) kann er jedoch nicht erklären. Die Annahme der wasserausscheidenden Drüsen verstärkt sich durch die histochemischen Untersuchungen von Ziegler (1955). Er hat eine hohe Aktivität an Dehydrasen an den Drüsen nachgewiesen, indem er die Dehydrierung von Tetrazoliumchlorid zu rot gefärbtem Formazan beobachtete, wobei die flachen Schilddrüsen eine intensivere Formazanbildung aufwiesen als die gestielten Köpfchendrüsen. Daraus schließt er, dass die Drüsen Hydathoden darstellen, die mit ihrer Ausscheidungstätigkeit den Wasserstrom aufrechterhalten und so den Transport aus der Wirtswurzel gewährleisten. Den gleichen

Schluss zieht auch Haberlandt (1897), der den Drüsen zudem eine Kalk ausscheidende Funktion zuschreibt.

4.1.5 Standortbeschreibung

Ternitz

Dieser Standort liegt auf einer Anhöhe etwa 3,7 km (Luftlinie) nordwestlich der Ortschaft Ternitz in Niederösterreich, rechts und links eines Wanderweges auf 538 m (Google Earth) bzw. 529 m (GPS) Seehöhe bei den Koordinaten 47°44'45.3"N 16°0'43.8"E. In direkter Nachbarschaft der untersuchten Pflanzen wachsen folgende Arten: *Acer campestre*, *Acer pseudoplatanus*, *Cornus* sp., *Hedera helix*, *Primula elatior* und *Ulmus* sp. (Abb. 4-2).



Abb. 4-2 Standortfotos 3,7 km NW von Ternitz. (A) Satellitenbild. Untersuchter Punkt rosa markiert. Breite des Bildes 2,8 km. (B) Umgebung der untersuchten (rosa) Punkte.

Lobau

Der Nationalpark Lobau liegt im Osten von Wien. Der genaue Standort der hier untersuchten Pflanzen liegt in einem Auwald, der vermutlich regelmäßig überflutet wird, auf 159 m Seehöhe bei den Koordinaten 48°11'54.12"N 16°29'28.80"E (Abb. 4-3).

An beiden Standorten habe ich Teile von Rhizomen mitgenommen und für einige Tage zusammen mit feuchter Standorterde in Plastiksäcken im Kühlschrank aufbewahrt.

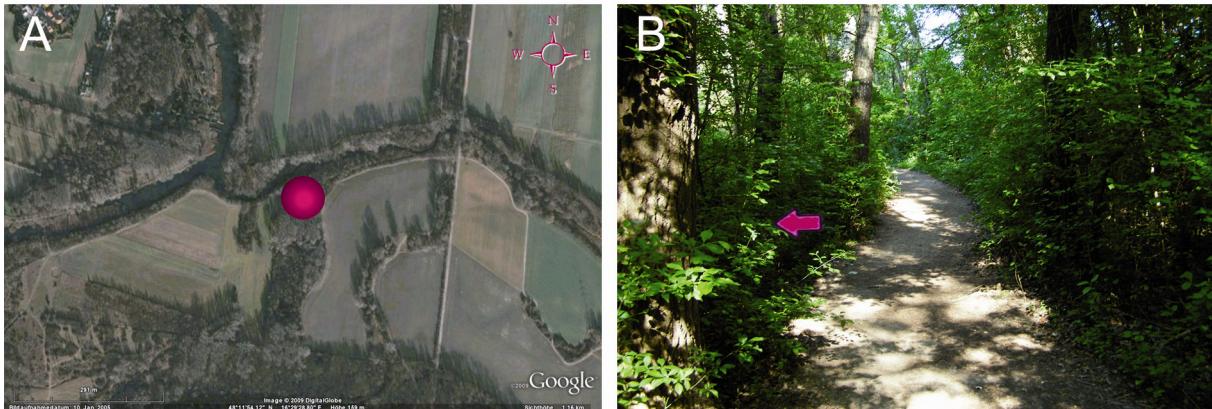


Abb. 4-3 Standortfotos Lobau bei Wien. (A) Satellitenbild. Untersuchter Punkt rosa markiert. Breite des Bildes 1,16 km. (B) Umgebung des untersuchten Punktes, der in Richtung des rosa Pfeils liegt.

4.2 *Rubus phoenicolasius* MAXIM. (1872)

4.2.1 Systematik und Verbreitung

Diese in Österreich ursprünglich nicht heimische Art gehört zur Familie der Rosaceae (95 Gattungen mit ca. 2825-4000 Arten). Die Familie ist subkosmopolitisch, besonders holarktisch vertreten.

Rubus phoenicolasius gehört zur Subgattung *Idaeobatus*, seine ursprüngliche Heimat liegt in Japan, China und Korea. Er hat sich jedoch in Nordamerika und Europa eingebürgert und wird in Österreich als Obststrauch kultiviert, wodurch er oft verwildert und als Kulturrelikt zu finden ist (Al-Shehbaz 2003; Fischer *et al.* 2005; Pagitz 2000). In seinem natürlichen Verbreitungsgebiet ist er Element sommergrüner Laubwälder bis zur collinen Höhenstufe, in Österreich kann man ihn sowohl an schattigen als auch an sonnenexponierten Standorten finden (Pagitz 2000).

Deutsche Bezeichnungen sind: Japanische Weinbeere, Rotborsten-Himbeere, Rotborstige Brombeere und auch Wein-Himbeere (Fischer *et al.* 2005).

4.2.2 Merkmale

In Österreich vorkommende Vertreter der Familie der Rosaceae (Rosengewächse) sind holzig oder krautig, die oft zusammengesetzten Laubblätter haben meist Nebenblätter. Sowohl Kelch- als auch Kronblätter sind meist 5-zählig und nicht verwachsen. Die Früchte sind oft Sammelfrüchte (meist mit einsamigen Nüsschen, seltener mit Steinfrüchtchen) oder Stein- bzw. Apfelfrüchte.

Bei den meisten Arten der Gattung *Rubus* erfolgt die Befruchtung auf ungeschlechtlichem Weg, trotzdem ist dafür Bestäubung notwendig (= Pseudogamie). Außerdem bilden sie überwinternde vegetative Triebe, die so genannten Schösslinge. Diese sind aus dem Boden entspringende, Laubblätter tragende, jedoch noch nicht blühende Sprosse, die erst im 2. Jahr seitlich Blütentriebe hervorbringen.

R. phoenicolasius ist ein Nanophanerophyt (Strauch), der in unseren Breiten im Juni und Juli blüht. Die Achse seiner Schösslinge ist dicht mit ca. 5-9 mm langen, fuchsroten Drüsen besetzt. Die Laubblätter sind 3- bis 5zählig gefiedert, die Krone rosa gefärbt. Die Pflanze wird 1-2 m hoch, die älteren Triebe können auch verholzen. Die Früchte sind lebhaft orangerot glänzende, kahle und säuerlich schmeckende Sammelsteinfrüchte (Fischer *et al.* 2005).

4.2.3 Standortbeschreibung

Fuxengut

Am von mir untersuchten Standort befindet sich *Rubus phoenicolasius* in Kultur in einem Beerengarten, dem so genannten „Fuxengut“, in Garsten bei Steyr in Oberösterreich, auf 336 m Seehöhe auf den Koordinaten 48° 1'49.60"N 14°24'19.02"E (Abb. 4-4).

Vom Eigentümer und Betreiber dieses Beerengartens habe ich im Herbst Stecklinge erhalten, die bis zur Blüte im Frühjahr im Glashaus der Universität Wien gestanden sind. Sobald die Frostgefahr vorbei war, wurde ein Teil der Pflanzen in den Garten gestellt, der andere Teil blieb im Glashaus.

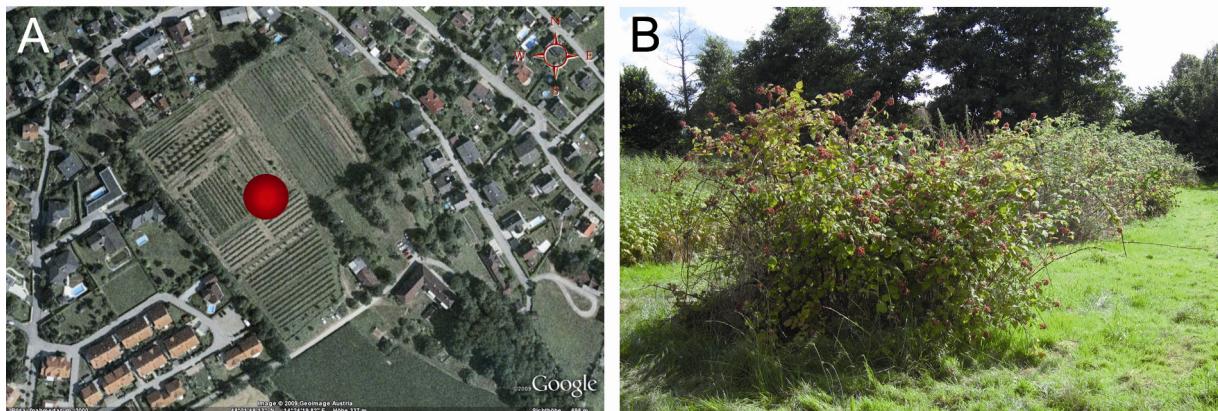


Abb. 4-4 (A) Satellitenbild des Standortes Fuxengut. Untersuchter Punkt rot markiert. Breite des Bildes 440 m. (B) Habitus am Standort, *R. phoenicolasius*, Höhe ca. 2 m.

4.3 *Salvia glutinosa* L.

4.3.1 Systematik und Verbreitung

Salvia glutinosa ist eine von 900 Arten der Gattung *Salvia* aus der Familie der Lamiaceae (Deutsch: Lippenblütengewächse), die ca. 6700 Arten in 252 Gattungen umfasst (Fischer *et al.* 2005). Die Familie ist fast weltweit vertreten, besonders zahlreich jedoch vom Mittelmeergebiet bis Vorderasien. Die Gattung *Salvia* ist vor allem in den Tropen und Subtropen beider Hemisphären anzutreffen, sie kommt aber auch im Mittelmeerraum vor. In Mitteleuropa sind 10 Vertreter bekannt (Danert 1994).

Deutsche Bezeichnungen für *S. glutinosa* sind Kleb-Salbei, Klebriger Salbei, Gelber Salbei, Flöhkraut und Flohkraut. Man findet sie häufig in ganz Österreich, in frischen Edellaubwäldern von der collinen bis zur montanen Stufe (Fischer *et al.* 2005).

4.3.2 Merkmale

Die in Österreich vorkommenden Vertreter der Familie sind überwiegend krautig, selten halbstrauchig und oft aromatisch. Die meist ungeteilten Laubblätter sind gegenständig am vierkantigen Stängel angeordnet. Der Blütenstand wird aus stockwerkig übereinander stehenden Scheinquirlen gebildet, Kelch und Krone sind stets 5zählig und miteinander verwachsen.

S. glutinosa ist ein Chamaephyt, das heißt, eine Oberflächenpflanze, die eine durchschnittliche Höhe von 40-100 cm erreicht und gern auf kalkreichen Böden wächst.

Sie blüht etwa von Juli bis Oktober, die hellgelbe, 30-40 mm lange Krone ist zweilippig, wobei die Oberlippe ungeteilt, die Unterlippe dreilippig und rotbraun gezeichnet ist. Die Frucht ist eine vierteilige Klausenfrucht (Fischer *et al.* 2005).

Auf den Laub- und Blütenblättern finden sich drei Typen von Drüsenaaren: Die Laubblätter weisen Drüsenschuppen und kurzgestielte Drüsen auf, auf den Blütenblättern, vor allem den Kelchblättern, findet man zusätzlich auch noch lang gestielte Drüsen. Die Drüsenschuppen haben 4-8 sekretorische Zellen, die eine emulsionsartige Flüssigkeit ausscheiden, in der die Ölkomponente überwiegt. Der Stiel der lang gestielten Drüsen ist 4-6 Zellen lang, die sekretorische Zelle des Köpfchens scheidet ein homogenes, zähes Öl aus, das zumindest teilweise aus Fett besteht, da es sich verseifen lässt. Auch können die Vakuolen Nadeln aus Kalziumoxalat enthalten. Die kurz gestielten Drüsen scheiden Wasser und Schleim aus, vermutlich sind es Guttationsdrüsen (Schnepf 1969).

Das klebrige Sekret der lang gestielten Drüsen auf den Kelchblättern dient der epizoochoren Ausbreitung der Früchte (Fischer *et al.* 2005).

4.3.3 Standortbeschreibung

Lunz

Lunz am See liegt in Niederösterreich. Der untersuchte Standort befindet sich östlich des Sees, in einem von Wiesen durchbrochenen Waldstück an beiden Seiten des Wanderweges Richtung Oberer See, auf einer Länge von ca. 200 m zwischen den Koordinaten 47°51'6.36"N 15° 4'20.46"E und 47°51'0.54"N 15°4'25.26"E auf etwa 618 m Seehöhe (Abb. 4-5).



Abb. 4-5 Standortfotos Lunz. (A) Satellitenbild. Untersuchte Punkte gelb markiert. Abstand zw. den 2 Punkten ca. 200 m. (B) Habitus am Standort, *S. glutinosa*, Höhe ca. 70 cm.

Wien

Die Punkte der Probennahmen dieses Standortes liegen nördlich von Wien im Wienerwald. Man erreicht den Standort, wenn man von der Busstation „Sulzwiese“ (städtischer Autobus 38A der Wiener Linien) mit den Koordinaten 48°16'36.06"N 16°19'9.36"E auf 443 m (Google Earth) bzw. 437 m (GPS) Seehöhe, dem Schreiberbach für ca. 800 m nach Südosten, Richtung Wiener Innenstadt bis zu den Koordinaten 48°16'24.72"N 16°19'45.24"E auf 367 m (Google Earth) bzw. 360 m (GPS) Seehöhe folgt (Abb. 4-6).

Hier habe ich drei Pflanzen mit Wurzelstock ausgegraben, die dann für ein Jahr im Glashaus der Universität Wien gewachsen sind.

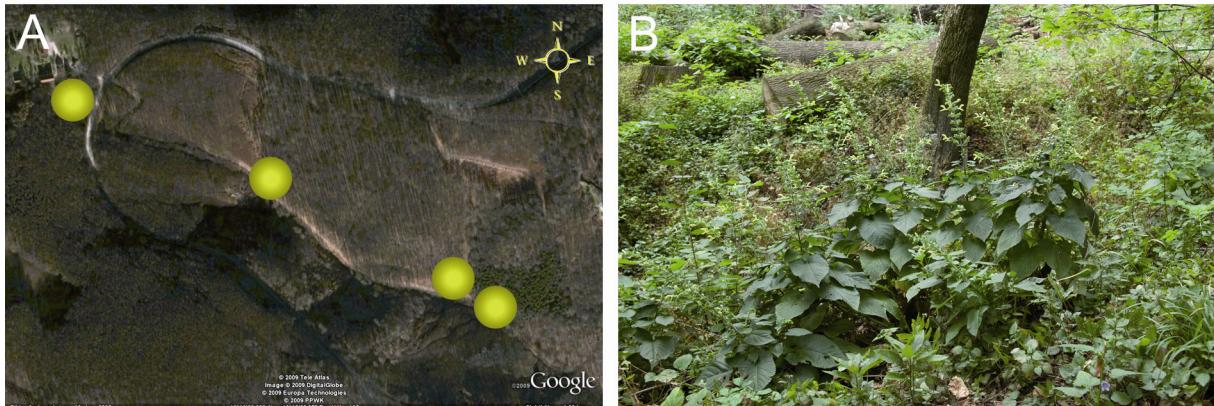


Abb. 4-6 Standortfotos Wien-Sulzwiese. (A) Satellitenbild. Untersuchte Punkte gelb markiert. Abstand zwischen den beiden äußersten Punkten ca. 800 m. (B) Habitus am Standort, *S. glutinosa*, Höhe ca. 80 cm.

5 Methoden

Bei all meinen Versuchspflanzen habe ich verschiedene Methoden angewendet, um einen Überblick über den Lebensraum, die Funktionsweise und die mögliche Nutzung tierischer Nährstoffe durch die untersuchten Pflanzen zu bekommen.

5.1 Standortausmessung

Die Bestimmung der Koordinaten und der Seehöhe der jeweiligen Standorte erfolgte mit einem GPS (Garmin Etrex Legend). Die Seehöhe wird – sofern GPS-Daten vorhanden sind – im Vergleich mit Daten von Google-Earth (Hanke 2009) angegeben.

5.2 Standort- und Makrophotographie

Die Standortfotos wurden mit einer Olympus Digital Camera (Modell SP500UZ für *L. squamaria*, Modell E-330 für *S. glutinosa*) und einer Canon Digital IXUS 180 IS (*R. phoenicolasius*) gemacht. Makrophotos aller drei Pflanzen habe ich mit der Digitalkamera Canon EOS 20D gemacht. Die Dokumentation der Versuchsanordnungen erfolgte ebenfalls mit der Digitalkamera Canon EOS 20D (*R. phoenicolasius*) beziehungsweise mit der Olympus Digital Camera Modell SP500UZ (*S. glutinosa*).

Das Übereinanderlegen von Bildern mit unterschiedlicher Schärfenebene erfolgte mit dem *freeware* Programm CombineZM (Hadley 2008).

5.3 Mikroskopie

5.3.1 Hellfeld

Die lichtmikroskopische Auswertung erfolgte – wenn nicht anders erwähnt – an einem Durchlichtmikroskop Olympus BX-41 mit den jeweiligen Objektiven: 4-, 10-, 20- und 40-fache Vergrößerung: Olympus Plan CN UIS 2 dry, 60- und 100-fache Vergrößerung: Olympus Plan CN UIS 2 Oil Iris. Die Bilder habe ich mit der fix auf dem Mikroskop montierten Colorview III (Soft Imaging System) Mikroskop-Digitalkamera erstellt.

5.3.2 Fluoreszenz

Um spätere (Aufnahme-) Versuche mit fluoreszenzmarkierten Nährstoffen zu ermöglichen, habe ich die Drüsen von *L. squamaria* am *Confocal Laser Scanning Microscope (CLSM)* der Firma Leica (DM IRE 2) untersucht. Ich habe auch einen Versuch zur Färbung der Drüsen mit 0,5% Fluorescein markiertem Rinder Serum Albumin (*Bovine Serum Albumin, BSA*)

5 Methoden

gemacht. Dazu wurde ein Schnitt für 3-4 h in die Färbelösung gelegt, mit $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$ gewaschen und auf veränderte Fluoreszenz im Vergleich zur Autofluoreszenz untersucht.

Die Eigenfluoreszenz der Drüsen von *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* habe ich bei verschiedenen Wellenlängen im Olympus BX 41 Auflichtfluoreszenzmikroskop dokumentiert:

UV-Anregung (360-370 nm), Emission im blauen Bereich (um 470 nm)

Blauanregung (470-490 nm), Emission im grün-gelben Bereich (um 550 nm)

Grünanregung (530-550 nm), Emission im roten Bereich (um 600 nm)

5.4 Umweltparameter

5.4.1 Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH , NO_3^- , PO_4^{3-})

Aus möglichst geringer Entfernung zur Untersuchungspflanze wurden an drei (*R. phoenicolasius*) oder fünf (*L. squamaria*, *S. glutinosa*) verschiedenen Stellen Bodenproben entnommen und auf ihren Gehalt von NO_3^- und PO_4^{3-} getestet. Die Punkte der Probennahme waren jeweils mindestens 10 m voneinander entfernt und befanden sich direkt neben den untersuchten Pflanzen.

Bis zur Analyse wurden die Bodenproben kühl (bei ca. 4°C) gehalten. Nach Bestimmung des Frischgewichtes wurden sie für 20-30 Stunden bei 60°-70°C im Trockenschrank getrocknet, das Trockengewicht bestimmt und in drei Fraktionen (> 5 mm, > 2 mm und < 2 mm) gesiebt. Die Fraktionen wurden gewogen, um die Zusammensetzung des Bodens festzustellen. Die Fraktionen > 5 mm und > 2 mm wurden verworfen, die < 2 mm-Fraktion je nach Menge im entsprechenden Verhältnis in $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$ bzw. KCl (1M) aufgeschlämmt. Nach mindestens 15 min wurden sie durch eine Nutsche abfiltriert. Wenn noch Schwebstoffe und Partikel vorhanden waren, wurde die Probe abzentrifugiert.

Mit diesen Lösungen erfolgte die Analyse. Der $\text{pH}_{akt.}$ (in $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$) und $\text{pH}_{pot.}$ (in KCl) wurden mit einem pH-Meter des Typs „PH-Elektrode Lutron PH-201“ (*L. squamaria*, *S. glutinosa*) oder „Voltcraft PH-100ATC“ (*R. phoenicolasius*) gemessen. In den wässrigen Lösungen wurde mit einem *Kit* von Aquamerck (Aquamerck® Kompaktlabor für Wasseruntersuchungen) der Gehalt von NO_3^- und PO_4^{3-} in der jeweiligen Bodenprobe bestimmt.

5.4.2 pH und Osmolarität der Lakunenflüssigkeit

Von frisch (max. 2 Tage bei 4°C gelagert) gesammelten Rhizomstücken von *L. squamaria* wurde mit einer lang gezogenen Plastikspritze aus mehreren Lakunen die darin enthaltene Flüssigkeit herausgesaugt. Von dieser Lösung wurden der pH (PH-Mikroelektrode) und die Osmolarität (The advanced™ Micro-Osmometer, Model 3 MO Plus) gemessen.

5.4.3 Analyse des Klebstoffes von *Salvia glutinosa*

Zur Überprüfung der groben Zusammensetzung des Sekrets von *S. glutinosa* habe ich 2 Kelche und ein ca. 2 cm langes Stück Stängel für 3 h in 96% Ethanol (EtOH) gelegt und anschließend mit H₂O_{dest.} abgespült. Ebenso habe ich einen Blütenstand für 5 min unter fließendes Wasser gehalten. Danach habe ich mit den Fingern getestet, ob sie noch kleben oder sich das Sekret gelöst hat.

5.4.4 Kultivierung des in *L. squamaria* gefundenen Pilzes

Der in den Lakunen von *L. squamaria* gefundene Pilz wurde zur Bestimmung auf zwei unterschiedlichen Nährmedien nach Baune (1982) kultiviert, bis er Sporen machte. Zum leichteren Bestimmen habe ich die Sporen auf dem Objektträger mit einem Tropfen Methylenblau (1:1000) gefärbt.

Nährmedium 1

90 ml Maismehlextrakt

0,45 g Malzextrakt

0,18 ml Kalilauge (10%)

1,35 g Agar

pH = 5,12

Zur Herstellung des Maismehlextraktes habe ich 50 g nicht zu fein gemahlenen Mais in 2 Liter Leitungswasser suspendiert, nach 12 h bei 60°C den Überstand abgenutscht und wie oben erwähnt verwendet.

Nährmedium 2

125 ml H₂O_{dest.}

2,5 g Agar

2,5 g Glucose

0,125 g Pepton

2,5 g Malzextrakt

5 Methoden

pH auf 5,4 eingestellt

5.5 Anatomie

5.5.1 Fixierungen für Anatomie

Die Fixierungen habe ich so gewählt, dass möglichst viel von der ursprünglichen Gewebestruktur erhalten bleibt. Die Größe der zu fixierenden Stücke richtet sich nach der Fragestellung, denn je kleiner die Stücke sind, desto besser funktioniert die Fixierung. Wenn nötig habe ich die jeweiligen Pflanzenteile vor dem Fixieren entlüftet. Diese erfolgte in Anlehnung an die von Gerlach (1984) beschriebenen Fixierungen:

Chromsäure-Propionsäure

38,4 ml H₂O_{dest.}

1,2 ml Chromsäure (10%)

280 µl Propionsäure (conc.)

54 h fixieren

mit H₂O_{dest.} waschen

EtOH-FA-Propionsäure

18 ml H₂O_{dest.}

18 ml EtOH

2 ml Propionsäure (conc.)

2 ml Formaldehyd (FA) (37%)

mind. 4 h fixieren

mit 50% EtOH waschen, bis der Propionsäure-Geruch nicht mehr wahrnehmbar ist

FA-GA-Puffer

2% Glutaraldehyd (GA)

3,7% FA

Cacodylatpuffer (1:10)

54 h fixieren

3x in Cacodylatpuffer (1:10) waschen

10x mit H₂O_{dest.} waschen

5.5.2 Rasterelektronenmikroskopie

Mit Hilfe von rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen habe ich zu klären versucht, ob der Raum der Lakunen von *L. squamaria* von Epidermis ausgekleidet ist, und ob bei *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* Kutikularporen für eine eventuelle Nährstoffaufnahme vorhanden sind.

Dazu habe ich in FA-GA-Puffer fixierte Stücke mit 2,2-Dimethoxypropan (DMP) entwässert, in reines Aceton überführt und Kritisch-Punkt getrocknet (BALZERS CPD 300, umgebaut von GLASER).

Die Objekte habe ich mit doppelseitigem Klebeband oder Nagellack auf Messing-Tischchen (*Stubs*) geklebt, mit Gold bedampft (*Sputter* der Firma BALZERS) und im Rasterelektronenmikroskop REM Jeol JSM-35CF angeschaut.

5.5.3 Paraffinschnitte

Zur Anfertigung 30 µm dicker Schnitte habe ich in EtOH-FA-Propionsäure fixierte Stücke von Rhizomschuppen von *L. squamaria* und in Chromsäure-Propionsäure fixierte Stücke von Stängeln von *R. phoenicolasius* mit DMP entwässert und über Terpineol in Paraffin gebracht:

Einbetten

fixierte Gewebestücke in 12 ml reines DMP
jede Stunde 1 Tropfen Terpineol dazu
nach ca. 7 Tropfen je 3-4 pro Stunde, bis 20 ml
abpipettieren, reines Terpineol dazu
nach 5 min in frisches Terpineol
in 10 ml-Schnappdeckelglas (zu 1/3 mit Terpineol gefüllt)
mit Paraffinflöckchen auffüllen
9 h bei 30°C im Wärmeschränkchen
alle 12 h 5°C dazu bis 60°C
Stücke in gewünschter Ausrichtung in Schälchen mit reinem (flüssigen!) Paraffin

Schneiden

Zum Abkühlen habe ich die Schälchen aus dem Wärmeschränk direkt in eiskaltes Wasser (mit Eiswürfeln) gegeben, damit das Paraffin schnell und somit gleichmäßig erhärtet und sich keine Kristalle bilden.

5 Methoden

Mit einer Rasierklinge habe ich überschüssiges Paraffin rund um das Objekt entfernt und die so entstandenen Paraffinstückchen auf Holzblöckchen geklebt. Dazu habe ich das jeweilige Paraffinstück kurz über einer Heizplatte anschmelzen lassen, damit es auf dem Holz kleben bleibt. Die Blöcke habe ich in ein Schlittenmikrotom eingespannt und ca. 30 µm dicke Schnitte angefertigt.

Aufbringen auf Objektträger

Vom Messer des Schlittenmikrotoms habe ich die Schnitte mit einem Pinsel vorsichtig in ein Schüsselchen mit Wasser gegeben. Auf einen Objektträger habe ich mit einem fettfreien(!) Finger hauchdünn Eiweiß-Glucol aufgetragen. Das Auftragen des Eiweißes auf die Objektträger mit dem Finger hat den Vorteil, dass die Glucol-Schicht gleichmäßig dünn wird. Auf diese habe ich 1 Tropfen Wasser gegeben und die Schnitte darauf schwimmen lassen. Dann habe ich den Objektträger über eine Heizplatte gehalten, damit sich die Schnitte strecken (dabei muss das Paraffin durchsichtig werden, darf aber nicht ganz schmelzen). Damit das Wasser verdunstet und die Schnitte am Objektträger ankleben, habe ich sie für 5-8 h (oder über Nacht) bei 50°C in den Wärmeschrank gegeben.

Paraffinentfernungsreihe in Färbeküvetten

Um das Paraffin zu lösen, habe ich für die auf Objektträgern klebenden Schnitte folgende Entfernungsreihe durchgeführt:

2x Orangenöl (oder Xylol), je ca. 20 min in Orangenöl bzw. 10 min in Xylol (lässt Paraffin)

2x Isopropanol (lässt Orangenöl bzw. Xylol) je ca. 5 min

Alkoholreihe bis in H₂O_{dest.}, je 2-3 min

einen Tropfen H₂O_{dest.} drauf

lichtmikroskopische Auswertung

aufheben in 70% EtOH möglich

5.6 Fangvermögen

Die Fallen karnivorer Pflanzen sind oft nicht darauf spezialisiert, explizit Tiere zu fangen. So beinhaltet das Beutespektrum bisweilen auch andere Strukturen organischer oder anorganischer Natur (Juniper *et al.* 1989).

5.6.1 Auszählen der „Beute“

Ich habe Rhizomstücke von *L. squamaria* mit der sie umgebenden Erde ins Labor transportiert, unter fließendem Leitungswasser gewaschen und in 50% Ethanol (EtOH)

konserviert. Nach Querschneiden der Niederblätter habe ich die in den Lakunen enthaltenen Objekte mit Hilfe eines Nikon Stereomikroskops untersucht und gezählt.

Die Anzahl der von *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* festgehaltenen Strukturen habe ich zur jeweiligen Blütezeit an mehreren Pflanzen (*R. phoenicolasius*: 75, *S. glutinosa* je 50) am entsprechenden Naturstandort erhoben, wobei ich bei *S. glutinosa* den gesamten Blütenstand, bei *R. phoenicolasius* jeweils ein abgemessenes Stück eines Triebendes untersucht habe. Die Wahl der Länge ergab sich aus der Zugänglichkeit des jeweiligen Triebes.

Bei *S. glutinosa* wurden außerdem Art und Zahl der Wanzen bestimmt, die sich auf der Pflanze befanden und nicht als „Opfer“ gezählt wurden. Außerdem habe ich in Lunz die zu *S. glutinosa* benachbarten Pflanzen auf Anwesenheit von Wanzen überprüft. Die Artbestimmung der Wanzen erfolgte an Hand von in Alkohol fixierten Tieren durch Mag. Dr. Wolfgang Rabitsch der Uni Wien (pers. Mitteilung).

Die statistische Auswertung der Daten von *S. glutinosa* erfolgte mit SPSS (Spearman-Test, 2-seitig).

5.6.2 Fangversuche

Lathraea squamaria

Bei *L. squamaria* habe ich das Potential der Lakunen in den Niederblättern als „Fallen“ mit folgenden Versuchsansätzen untersucht:

- a) Ein 5 cm langes Rhizomstück wurde in ein stilles Mineralwasser der Marke „Volvic“ mit 100 lebenden Paramecien (= Pantoffeltierchen) gelegt und nach 48 h in 6% Formaldehyd fixiert. Zur Auswertung habe ich 100 Schuppenblätter einzeln aufgeschnitten, den Inhalt der jeweiligen Lakune mit H₂O_{dest.} in eine kleine Petrischale gespült und 1-2 Tropfen Neutralrot (1%) dazugegeben. Nach etwa 15 min haben sich die Paramecien dunkelrot gefärbt und waren so im Stereomikroskop gut zu erkennen und auszuzählen.
- b) Ein Rhizomstück wurde in eine Box mit Laub und Collembolen (= Springschwänze) gelegt. Nach 72 h wurde es aus der Box genommen und in 50% EtOH fixiert. Mit Hilfe eines Nikon-Stereomikroskops habe ich die Inhalte von 104 fixierten Niederblättern im Durchlichtmodus untersucht.

Rubus phoenicolasius

Folgenden Versuch für *R. phoenicolasius* habe ich zur Blütezeit (Mai/ Juni 2008) einmal im Glashaus und einmal im Garten der Universität Wien vor den Fenstern der Arbeitsgruppe *Cell*

5 Methoden

Physiology & Scientific Film angesetzt: Um ein oder zwei Triebe mit Knospe oder Blüte einer gesamten Pflanze wurde mit einem leeren Aquarium und schwarzem Stoff eine Box gebaut, aus der die zugegebenen Fliegen (*Drosophila melanogaster*) nicht entkommen konnten (Abb. 5-1). Nach einer bestimmten Zeit (Glashaus: 28 Tage, Garten: 5 Tage) wurde die Box abgebaut und die Zahl der an der Pflanze klebenden Fliegen bestimmt. Während der Dauer des Versuches habe ich im Glashaus dreimal, im Garten einmal kontrolliert, ob sich noch lebende *D. melanogaster* in der Box befinden.

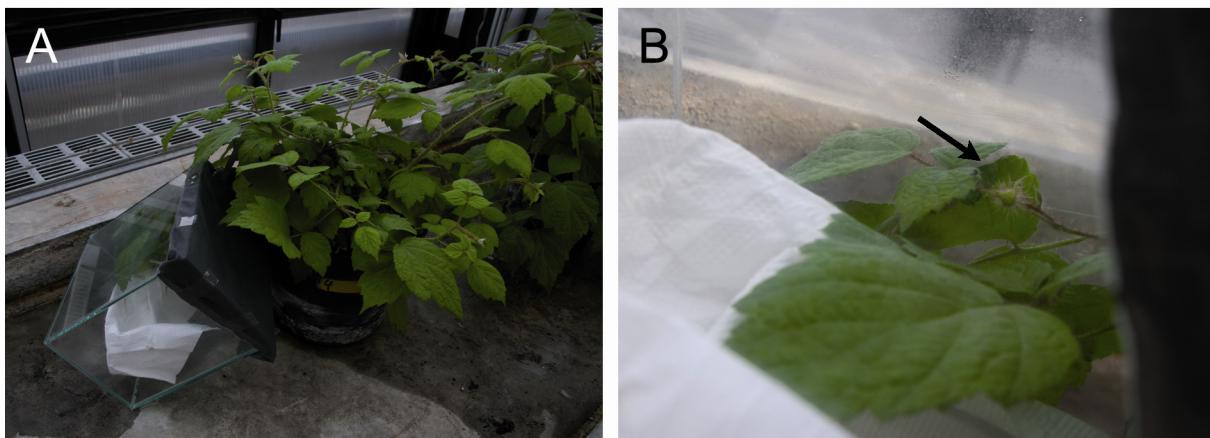


Abb. 5-1 Versuchsanordnung Fangversuch *R. phoenicolasius* im Glashaus. (A) Aquarium mit Teil der Pflanze, lückenfrei mit Stoff bedeckt. (B) Pfeil markiert eine Knospe in der Versuchsbox.

Salvia glutinosa

Das Fangvermögen von *S. glutinosa* habe ich sowohl in freier Natur am Standort Wien als auch im Labor untersucht. Im Freiland habe ich einzelne Individuen der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* auf die Kelch- und Kronblätter der Blütenstände gesetzt, um zu sehen, ob sie kleben bleiben oder nicht.

Die Versuche im Labor habe ich ebenfalls mit Fruchtfliegen durchgeführt: In je eine feuchte Kammer habe ich einen Teil eines Blütenstandes von *S. glutinosa* und eine bestimmte Anzahl an *D. melanogaster* gegeben. In diesem Experiment habe ich außerdem die Fähigkeit der auf der Pflanze lebenden Wanzen, sich nicht fangen zu lassen, bzw. ob sie die gefangenen Fliegen als Nahrung verwerten können, getestet.

- a) 1 Blütenstand wurde in eine große Petrischale gelegt. Dazu gab ich 10 Individuen von *D. melanogaster* sowie folgende Wanzen: 2 *Dicyphus pallidus*, 1 *Macrolophus pygmaeus* und 1 Rhopalidae Larve.

- b) 2 Blütenstände mit einer Länge von 10 cm (mit 7 Blüten und 8 Kelchen) bzw. 15 cm (mit 3 Blüten und 28 Kelchen) kamen in eine Petrischale. Dazu gab ich 13 Individuen von *D. melanogaster* und keine Wanzen.

5.7 Cytochemie

5.7.1 Fixierungen für Cytochemie

Bei diesen Fixierungen ist wichtig, dass die chemische Reaktionsfähigkeit der in den Zellen enthaltenen Stoffe erhalten bleibt, um chemische Nachweise zu ermöglichen. Die zu fixierenden Stücke sollten nicht zu groß sein (Schnitte oder kleine Pflanzenteile), damit das Fixiermittel so schnell wie möglich eindringen kann. Wenn nötig habe ich die Gewebe vor dem Fixieren entlüftet. Wenn nicht anders vermerkt, bezieht sich der Terminus „Schnitt“ auf einfache Handschnitte. Die folgenden Fixierungen habe ich in Anlehnung an Chayen (1975) verändert.

FA-Ca

1 ml FA (37%)
85 mg Calciumchlorid (CaCl)
mit H₂O_{dest.} auf 10 ml
mit gleich konzentrierter Ca-Lösung waschen

Pikrinsäure-FA

1 ml FA (37%)
5,6 ml EtOH absolut
18 mg Natriumchlorid (NaCl)
15 mg Pikrinsäure (trocken)
H₂O_{dest.} auf 10 ml (3,4 ml)
in 50% EtOH waschen

Pikrinsäure-Propionsäure

1 ml FA (37%)
5,6 ml EtOH absolut
18 mg NaCl
15 mg Pikrinsäure (trocken)
0,5 ml Propionsäure

5 Methoden

$H_2O_{dest.}$ auf 10 ml (2,9 ml)

in 50% EtOH waschen

5.7.2 Sudan IV-Nachweis von Fetten, Ölen und Wachsen

Sudan IV ist ein dunkelroter, lipophiler Farbstoff, der sich in Fetten, Ölen und Wachsen anreichert (Gerlach 1984). Folgende Lösungen von Sudan IV habe ich für die Untersuchung des Ölgehaltes der Drüsen von *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* verwendet:

0,5%ige Stammlösung nach Gerlach (1984) aus Sudan IV-Pulver (Alfa Aesar):

100 ml abs. Isopropanol

0,5 g Sudan IV

zur Verwendung 1:1 mit $H_2O_{dest.}$ verdünnen (ergibt eine 0,25%ige Färbelösung)

FA-Ca-fixierte Schnitte 30 min einwirken lassen

in $H_2O_{dest.}$ waschen

lichtmikroskopische Auswertung

Eigene Beobachtung: Beim Verdünnen der Stammlösung mit $H_2O_{dest.}$ fiel Sudan als kleine schwarze Flocken aus. Außerdem war die so entstandene Färbelösung zu dunkel, weshalb ich schließlich die Stammlösung statt 1:1 mit $H_2O_{dest.}$ 1:10 mit Glycerin verdünnt habe, so dass eine 0,05%ige Lösung entstand. In diese habe ich sowohl Schnitte von Frischmaterial (für 45 min) als auch fixierte Schnitte (68 h in einer Lösung aus 1% Chromsäure + 1% Propionsäure) gelegt. Danach habe ich die Schnitte in Isopropanol gewaschen und in Glycerin gelegt, damit sie während der lichtmikroskopischen Auswertung nicht austrocknen.

5.7.3 Proteinnachweis

Gespeicherte Eiweiße habe ich mit der Xanthoproteinreaktion nach Molisch (1916) nachgewiesen. Dazu habe ich in FA-Ca fixierte Schnitte aller drei Versuchspflanzen in $H_2O_{dest.}$ gewaschen und für 5 h in 5% CuSO₄ gelegt. Nach 4x Waschen in $H_2O_{dest.}$ habe ich sie für weitere 30 min in 10% NaOH gelegt und nach weiterem Waschen mit $H_2O_{dest.}$ lichtmikroskopisch ausgewertet.

5.7.4 Gerbstoffnachweis

Da der Proteinnachweis unter Umständen auch auf Gerbstoffe ansprechen kann, habe ich bei *R. phoenicolasius* auch noch folgenden Gerbstoffnachweis gemacht: FA-Ca-fixierte Schnitte

5 Methoden

habe ich für mindestens 30 min in 1% Eisen(III)-Nitrat-Nonahydrat ($\text{Fe}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ Merck) gelegt, mit $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$ gewaschen und lichtmikroskopisch ausgewertet.

5.7.5 Stärkenachweis

Den Nachweis von gespeicherter Stärke habe ich mit Lugol (Lösung von Jod und Kaliumiodid im Verhältnis 1:2 in 100 ml $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$) durchgeführt (Gerlach 1984).

Auf einen frischen oder mit Pikrinsäure-Propionsäure fixierten Schnitt habe ich – gleich auf einen Objektträger – 1 Tropfen Lugol gegeben. Nach 5 min Einwirken erfolgte ohne Auswaschen die lichtmikroskopische Auswertung.

5.7.6 Nachweis saurer Kompartimente

Der Nachweis saurer Kompartimente mittels Neutralrot funktioniert nach dem Prinzip der Ionenfalle (Bancher & Höfler 1959). Ich habe diesen Versuch nur bei *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* durchgeführt. Dazu habe ich Stücke von frischem Pflanzenmaterial für 2 min in 1% Neutralrot (2-methyl-3-amino-7-dimethylaminophenazine; Applichem) gelegt und dann in $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$ gewaschen. Danach habe ich die Objekte geschnitten und im Lichtmikroskop untersucht.

5.7.7 Enzymnachweis

Der Filmverdauungsversuch mit Diafilmen funktioniert aufgrund der Tatsache, dass die Filme mit Gelatine beschichtet sind. Kommt diese Schicht mit Proteasen in Verbindung, entstehen Löcher, der schwarze Film wird an diesen Stellen durchsichtig (Heinrich 1998).

Ich habe aus den Lakunen der Niederblätter von *L. squamaria* mit einer ausgezogenen Plastikspritze Flüssigkeit herausgesaugt, einen Tropfen davon auf die gelatinebeschichtete Seite eines entwickelten Diafilms gegeben und nach einer bestimmten Zeit mit Leitungswasser abgewaschen. Nach dem Trocknen habe ich den Film eingescannt, um durch den beim Scannen entstehenden starken Hell-Dunkel-Kontrast etwaige Löcher sichtbar zu machen.

Mit *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* habe ich Versuchsansätze im Glashaus, im Freiland und in einer feuchten Kammer durchgeführt. Mit Klebeband und Heftklammern habe ich an verschiedenen Pflanzenteilen Filmstreifen so befestigt, dass die Gelatineschicht guten Kontakt mit der zu testenden Oberfläche hatte (Abb. 5-2).

Zur Anregung der Verdauungsdrüsen habe ich bei einigen Diastreifen die Gelatineschicht mit unterschiedlichen Konzentrationen von BSA (mind. 96%) bestrichen. Auf einige Ansätze

5 Methoden

habe ich (auch) eine Lösung von 0,1% Tetracyclin (ein Antibiotikum) in $\text{H}_2\text{O}_{dest.}$ aufgetragen, um eine Verdauung durch symbiotische Bakterien ausschließen zu können.

Nach einer bestimmten Zeit habe ich die Filme entfernt, mit Leitungswasser gewaschen, getrocknet, mit einem Scanner der Firma Canon (CanoScan 9950 F) eingescannt und makrophotographisch (Digitalkamera Nikon E4500) oder (mit Klebeband auf einem Objektträger befestigt) im Lichtmikroskop ausgewertet.

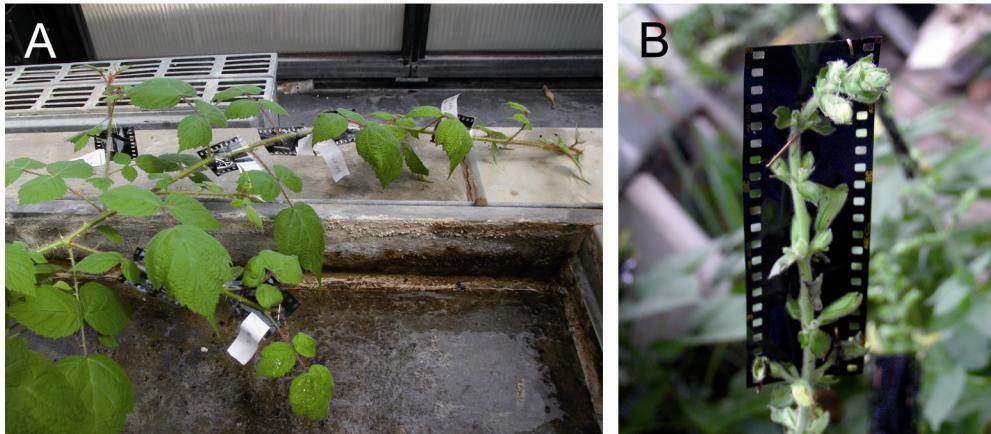


Abb. 5-2 Versuchsanordnung Enzymnachweis. (A) *R. phoenicolasius*. (B) *S. glutinosa*.

5.7.8 Aufnahmevermögen der Drüsen/ Nachweis von Kutikularporen

Um die Möglichkeit der Aufnahme von Nährstoffen über Drüsen oder Kutikularporen zu testen, habe ich ein Stück einer frischen Pflanze für 10-15 min so in eine Methylenblaulösung mit der Konzentration 1:1000 gestellt, dass die Schnittfläche nicht mit der Färbelösung in Kontakt kam. Nach Auswaschen des Farbstoffs mit Leitungswasser habe ich Schnitte angefertigt und diese lichtmikroskopisch ausgewertet.

Um eine mögliche Aufnahme über offene Stomata zu testen, habe ich das zu untersuchende Objekt zuvor für 12-14 h in eine feuchte Kammer gelegt.

6 Ergebnisse

6.1 *Lathraea squamaria*

6.1.1 Umweltparameter

Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH , NO_3^- , PO_4^{3-})

Zum Zeitpunkt der Probennahme waren die Wetterbedingungen trocken, der Boden war beim Ausgraben nicht fühlbar nass. Die Anteile der feinen Fraktionen (alle Inhalte < 2 mm) variieren zwischen unter 50% und über 80%, je nach Standort.

Tab. 6-1 zeigt alle gemessenen Parameter, erwähnenswert ist die hohe Standardabweichung der Konzentrationen von NO_3^- ($28 \pm 21,7$ bzw. 20 mg/l) und PO_4^{3-} ($17,6 \pm 16,7$ bzw. 8 mg/l). Dies weist auf eine Heterogenität der Verteilung dieser Bodenbestandteile innerhalb weniger Meter hin. Der pH liegt im leicht basischen Bereich, der $\text{pH}_{\text{pot.}}$, der zusätzlich zu den wasserlöslichen auch die austauschbaren Ionen misst, ist mit $7,3 \pm 0,4$ bzw. 8,3 etwas saurer als der $\text{pH}_{\text{akt.}}$ mit $7,6 \pm 0,3$ bzw. 8,9.

An beiden Standorten ist Kalk vorhanden, auch dieser ist nicht gleichmäßig verteilt.

Tab. 6-1 Bodenparameter, Probennahme im April 2007, Mittelwert \pm Standardabweichung.

Standort	Ternitz (n = 5)	Lobau (n = 1)
% Fraktion < 2 mm	$46,4 \pm 9,4$	80,3
$\text{pH}_{\text{akt.}}$	$7,6 \pm 0,3$	8,9
$\text{pH}_{\text{pot.}}$	$7,3 \pm 0,4$	8,3
NO_3^- [mg/l]	$28 \pm 21,7$	20
PO_4^{3-} [mg/l]	$17,6 \pm 16,7$	8
Kalk	4 positiv, 1 negativ	positiv

pH und Osmolarität der Lakunenflüssigkeit

Die in den Lakunen enthaltene Flüssigkeit habe ich mit einer lang gezogenen Plastikspritze aus mehreren Schuppenblättern gesaugt und gesammelt. Für jeden Standort habe ich 2 solcher Sammelproben erstellen und in ihnen pH und Osmolarität gemessen. Die unterschiedliche Anzahl der Blätter, deren Flüssigkeit verwendet wurde, resultiert aus der Notwendigkeit, eine entsprechende Menge an Lakunenflüssigkeit für die Messung zur Verfügung zu haben. Der

6 Ergebnisse

pH der vier gemessenen Proben ist mit $7,6 \pm 0,3$ relativ konstant. Die Osmolarität hingegen variiert zwischen 44 und 101 mOsm (Tab. 6-2).

Tab. 6-2 pH und Osmolarität der Lakunenflüssigkeit.

Standort	Ternitz		Lobau	
Anzahl der ausgesaugten Blätter	11	10	20	15
pH	7,9	7,3	7,5	7,5
Osmolarität [mOsm]	85	101	83	44

6.1.2 Anatomie

Habitus

Auf der stark verzweigten und völlig unterirdisch liegenden Sprossachse (= Rhizom) sind die Abstände zwischen den Schuppenblättern stark gestaucht, sodass auf 1 cm Sprosslänge – je nach Größe – etwa 8-12 Blätter sitzen. Die Ausmaße der Verzweigung des Rhizoms machten es notwendig, dass ich beim Ausgraben Stücke der gesamten Pflanze abtrennen musste.

Vom Rhizom gehen oberirisch Blütenstände (Abb. 6-1 A) und unterirdisch Wurzeln aus (B). Die Wurzeln sind zum Teil auch mit den Schuppenblättern verbunden (C, D).

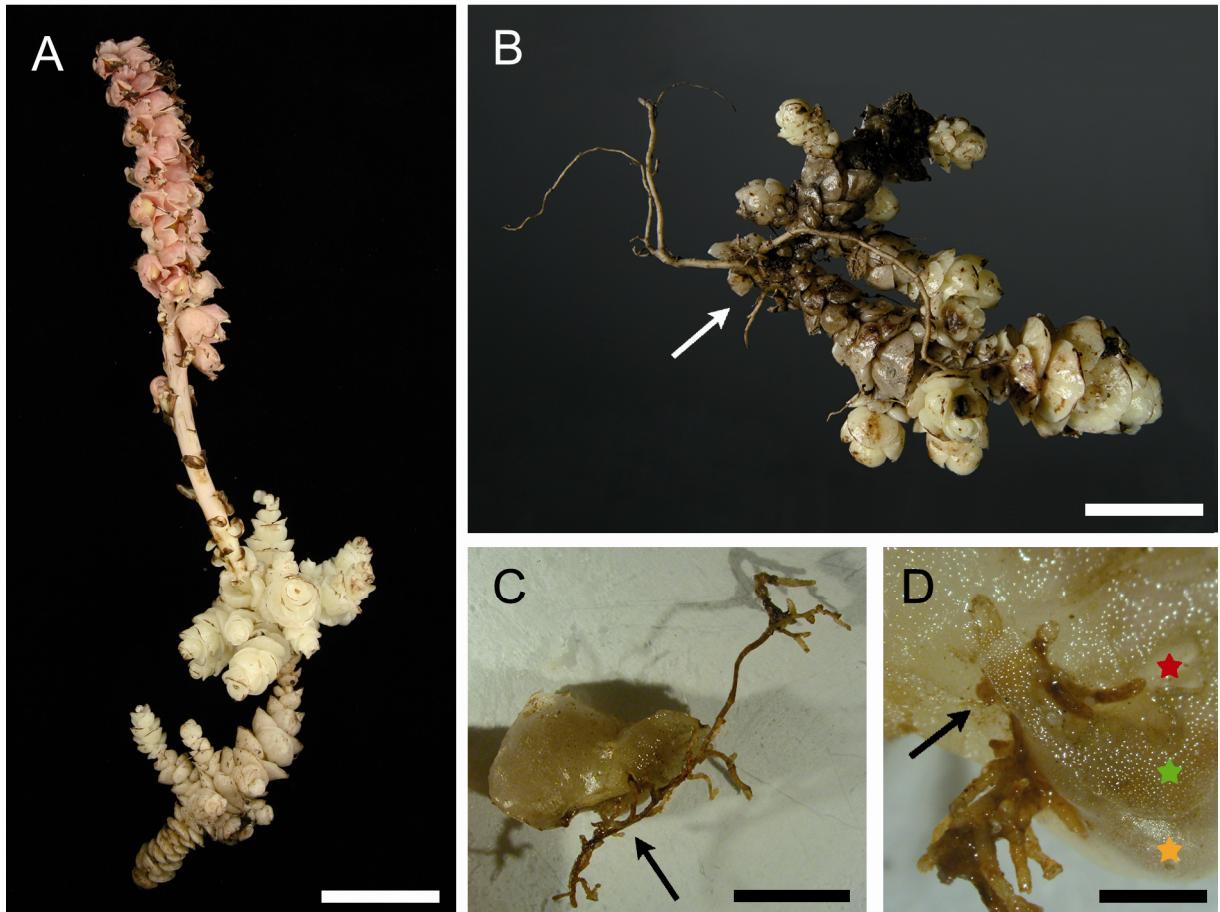


Abb. 6-1 Habitus (A) Rhizomstück mit blassrosa Blütenstand, Balken 2 cm. **(B)** Rhizomstück mit Wurzeln Pfeil zeigt auf Wurzelansatzstelle, Balken 2 cm. **(C)** Schuppenblatt mit Wurzeln, Pfeil zeigt auf Ausschnitt, der in D vergrößert ist, Balken 5 mm. **(D)** Querschnitt von C, Pfeil zeigt auf Wurzelansatzstelle, Sterne markieren Blattoberfläche, Schnittfläche, Lakune, Balken 0,5 mm.

Schuppenblätter

Die Schuppenblätter sind so gefaltet, dass die drüsigenbesetzte Blattunterseite die Lakunen auskleidet, während die Blattoberseite die gesamte Außenseite bildet (Heinricher 1931; Weber 1975). Um diese Aussage zu verifizieren, habe ich die gegenüberliegenden Außenseiten der Blätter untersucht. Im REM weisen die beiden Seiten keine erkennbaren Unterschiede auf (Abb. 6-3 B, C). Zudem gleicht die Epidermis der morphologischen Blattoberseite der Sprossachse (A).

Wo die Außenseite (= Blattoberseite) des Schuppenblattes in die Innenseite (= Blattunterseite) übergeht, bildet sich ein nur wenige μm breiter Spalt, der den „Eingang“ zu dem im Blatt liegenden verzweigten Lakunensystem darstellt (Abb. 6-4). In der Nähe dieses Eingangs sind erst nur wenige Drüsen zu finden. Weiter innen sind die von der Epidermis der Blattunterseite ausgekleideten Lakunen allerdings dicht mit Köpfchen- und Schilddrüsen besetzt (Abb. 6-2).

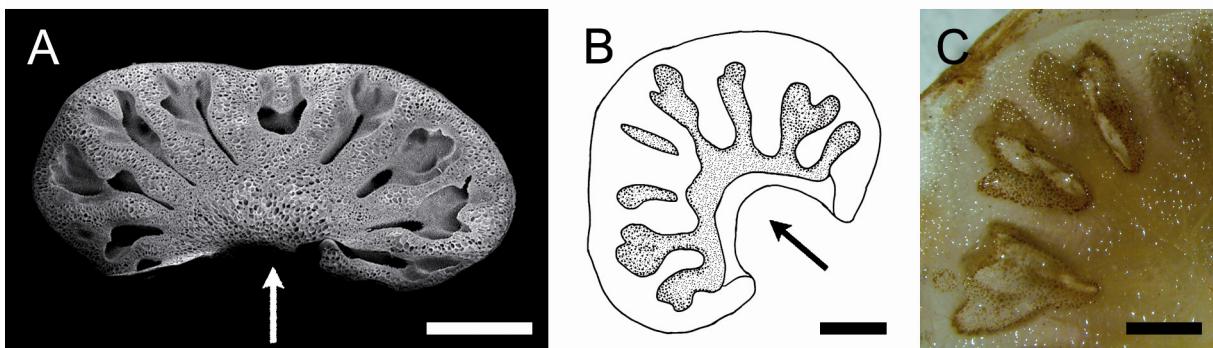


Abb. 6-2 Schuppenblatt im Querschnitt, Pfeil zeigt auf Öffnung der Lakunen nach außen. (A) REM-Aufnahme, Balken 2 mm. (B) Zeichnung der Lakunenverzweigung, Punkte in den Lakunen sind Drüsen, Balken 2 mm. (C) Makroaufnahme, Drüsen in Lakunen als dunkle Punkte zu erkennen, Balken 1 mm.

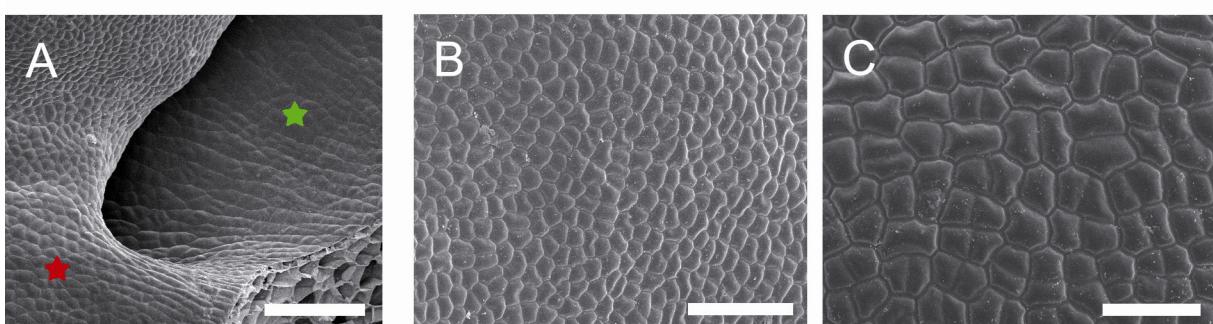


Abb. 6-3 REM-Aufnahmen der Schuppenblätter. (A) Detailaufnahme des Lakuneneingangs, roter Stern markiert morphologische Blattoberseite, grüner Stern markiert Spross. Balken 200 µm. (B) Obere Blattaußenseite, Balken 100 µm. (C) Untere Blattaußenseite, Balken 40 µm.

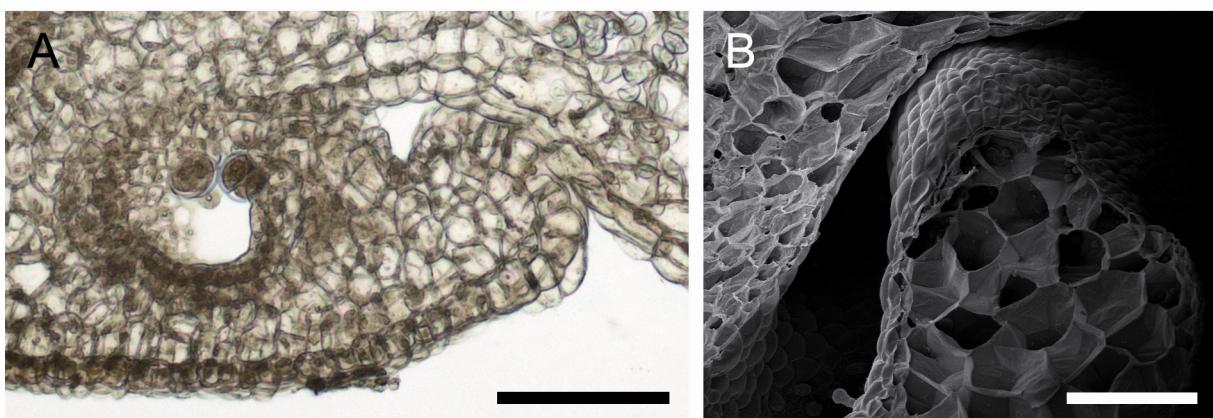


Abb. 6-4 Lakuneneingang. (A) Lichtmikroskopische Aufnahme eines jungen Blattes. Balken 100 µm. (B) REM-Aufnahme eines ausgewachsenen Blattes. Balken 200µm.

Drüsen

In den Lakunen kommen weniger Schild- als Köpfchendrüsen vor. Die Schilddrüsen sitzen direkt der Epidermis auf (Abb. 6-5 A, B). Bei den Köpfchendrüsen besteht das Drüsenköpfchen meist aus zwei Zellen, die auf einer Stielzelle sitzen (A, C).

6 Ergebnisse

Beide Drüsenarten zeigten im *CLSM* eine hohe Autofluoreszenz, die sich über das gesamte Spektrum des sichtbaren Lichts von ca. 500 nm bis fast 700 nm erstreckt (Abb. 6-6 B, C). Dadurch werden Versuche mit fluoreszenzmarkierten Substanzen, wie z.B. BSA, um die Aufnahmefähigkeit der Drüsen zu testen, erschwert. Dies zeigte sich im Aufnahmeversuch mit 0,5% Fluorescein markiertem BSA (Abb. 6-7). (A) zeigt die Gesamtfluoreszenz im Bereich des Emissionsmaximums von Fluorescein bei ca. 514 nm. Auf (B) und (C) sieht man, dass die spektrale Farbstofftrennung von Autofluoreszenz (hier blau) und Fluorescein (hier gelb) aufgrund der Überlagerung der Spektren nur schlecht möglich ist. Soweit erkennbar ist der Farbstoff – und somit das BSA – weder in die Drüsen, noch in die Epidermis bzw. ins Parenchym eingedrungen, sondern scheint nur außen am Gewebe zu haften (Abb. 6-7).

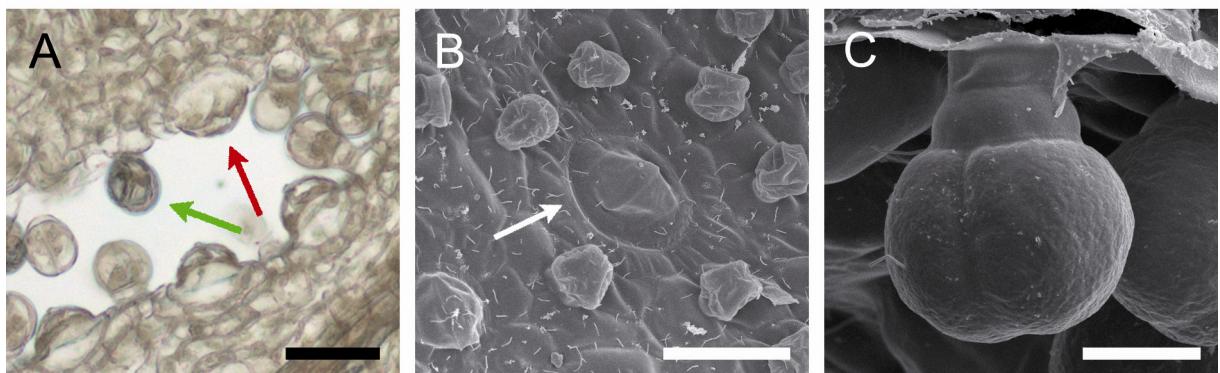


Abb. 6-5 (A) Lichtmikroskopische Aufnahme der Drüsen in einer Lakune, grüner Pfeil zeigt auf Köpfchendrüse, roter Pfeil zeigt auf Schilddrüse. Balken 50 µm. (B) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der Drüsen in einer Lakune, Pfeil zeigt auf Schilddrüse. Balken 50 µm. (C) Köpfchendrüse. Balken 10 µm.

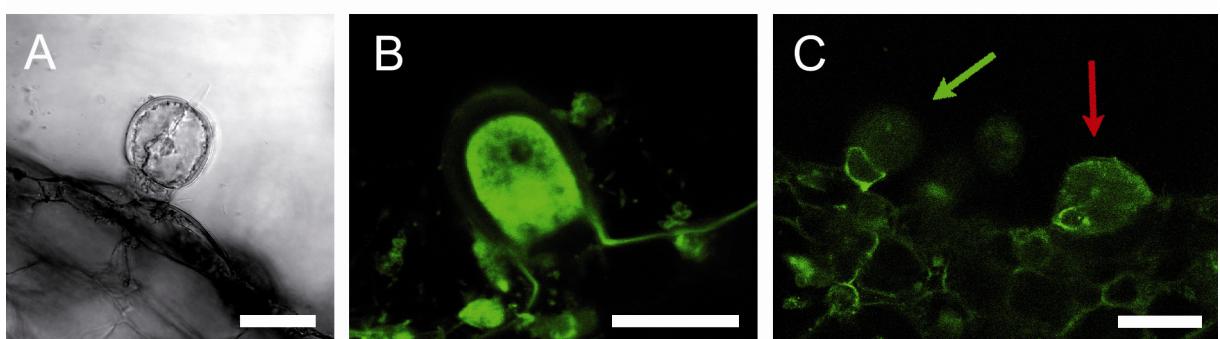


Abb. 6-6 Drüsen im *CLSM*, Balken 25 µm. (A) Transmissionsbild einer Köpfchendrüse. (B) Autofluoreszenz im Plasma eines Drüsenköpfchens. (C) Autofluoreszenz der Stielzelle einer Köpfchendrüse, bzw. einer Schilddrüse.

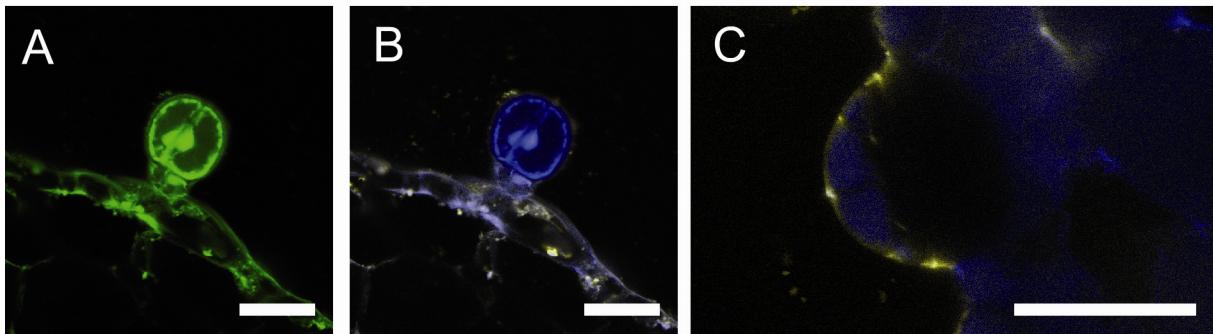


Abb. 6-7 Drüsen, die 3-4 h in mit 0,5% Fluorescein markiertes BSA gelegt wurden. (A) Gesamtfluoreszenz bei ca. 514 nm, Balken 25 µm. (B) und (C) Spektrale Farbstofftrennung von Autofluoreszenz (blau) und Fluorescein (gelb). (B) Köpfchendrüse, Balken 25 mm. (C) Schilddrüse, Balken 50 µm.

6.1.3 Fangvermögen

Auszählen der „Beute“

Vom Standort Ternitz habe ich im Frühjahr 2007 680 Schuppenblätter auf ihren Inhalt untersucht. 64 davon enthielten Kalkkristalle (Abb. 6-9), 9 Erde/ Detritus odgl. und in 11 fand ich kleine Würmer, die ich aufgrund ihres Clitellums als Jungtiere der Familie der Regenwürmer (Lumbricidae) identifizierte (Abb. 6-8). Durch die Lagerung in 50% EtOH waren sie tot. Deshalb habe ich im Jahr darauf (April 2008) noch einmal Rhizomstücke in Ternitz ausgegraben und 200 Schuppen auf der Suche nach lebenden Würmern durchsucht. Ich fand keine Würmer und auch keine Kalkkristalle, stattdessen in einem Niederblatt orange Hyphen eines Pilzes, der sich nach Kultivierung und Sporangienbildung als *Absidia corymbifera* (Zygomycetes) bestimmen ließ (Abb. 6-10) (Samson *et al.* 2004).

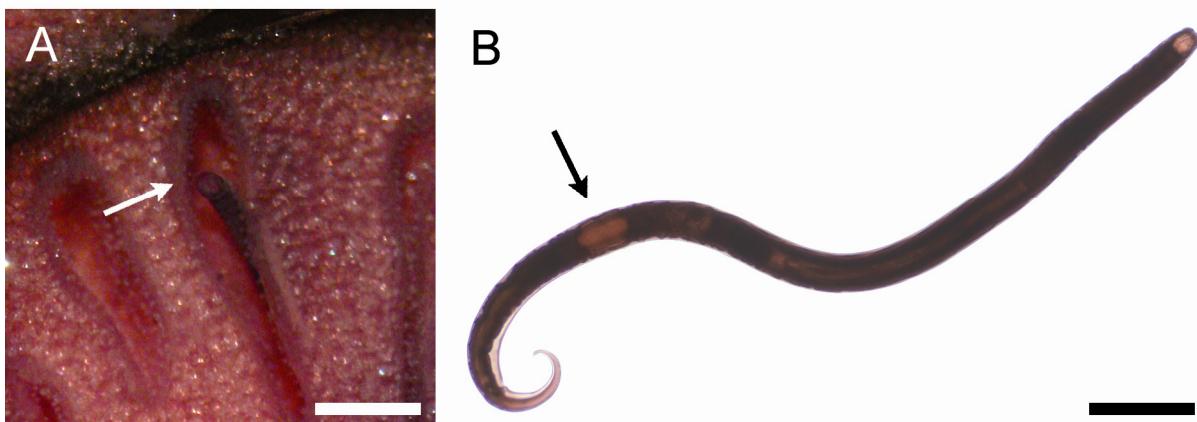


Abb. 6-8 Würmer (Lumbricidae) in Lakunen der Schuppenblätter. (A) Pfeil zeigt auf das abgeschnittene Ende eines Wurms, Balken 200 µm. (B) Pfeil zeigt auf die Region des Clitellums, Balken 100 µm.

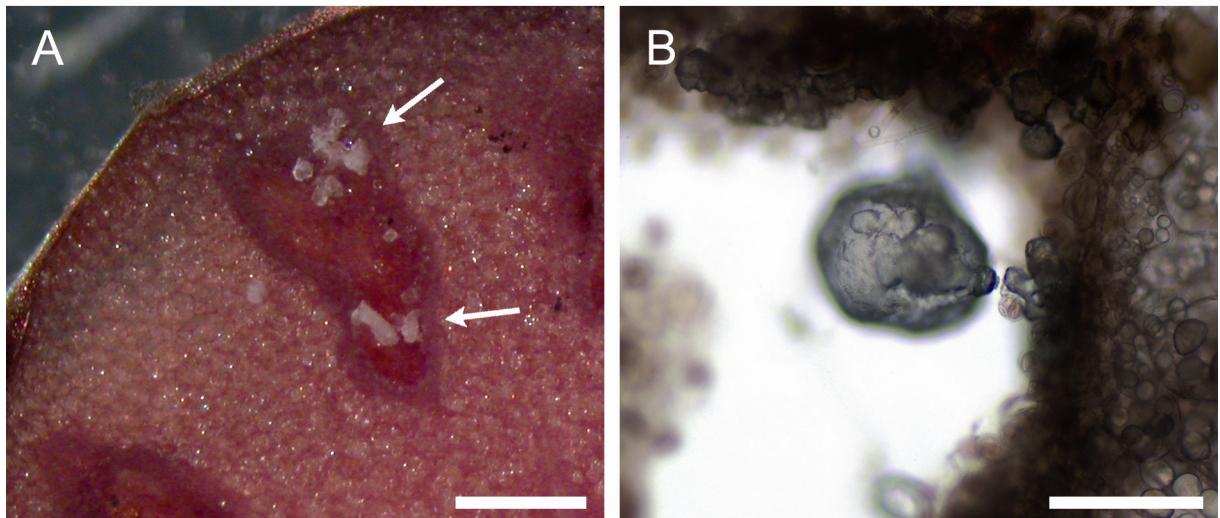


Abb. 6-9 Kristalle in Lakunen. (A) Makroaufnahme, Pfeile zeigen auf Kristalle, Balken 300 µm. (B) Lichtmikroskopische Aufnahme, Balken 150 µm.

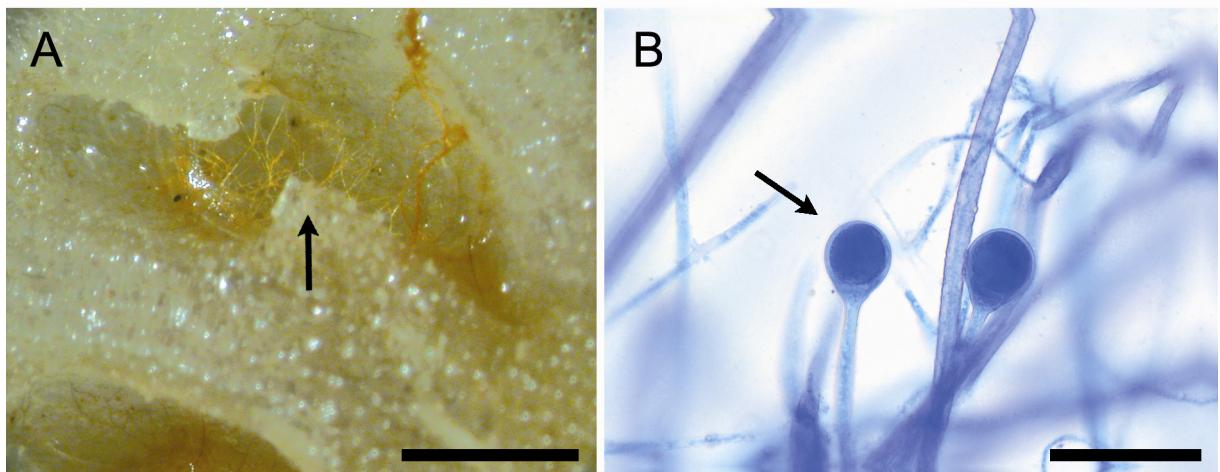


Abb. 6-10 *Absidia corymbifera*. (A) In einer Lakune von *L. squamaria*, Balken 0,5 mm. (B) Pfeil zeigt auf Köpfchen des Sporangiums, Balken 50 µm.

Fangversuche

Die im Labor angesetzten Fangversuche mit Pantoffeltierchen (Paramecien) und Springschwänzen (Collembolen) als angebotene Beute zeigten keinerlei Eignung der Lakunen als „Fallen“.

- Bei der Auswertung des Versuches, ob Paramecien in die Lakunen von im Wasser liegenden Schuppenblättern schwimmen und sich darin ansammeln, fand ich in 2 der 100 untersuchten Schuppenblättern je 1 Pantoffeltierchen.
- Die Untersuchung eines mit Laub bedeckten Rhizomstückes, zu dem in einer Box viele Collembolen gesetzt wurden, zeigte, dass in den 3 Tagen kein einziger Springschwanz in eine Lakune der 104 untersuchten Schuppenblätter geraten war.

6.1.4 Cytochemie

Proteinnachweis

Der Test nach Molisch auf gespeicherte Proteine zeigt bei positiven Ergebnissen dunkelbraune Proteinkomplexe innerhalb der Zellen.

In den Schilddrüsen- und Parenchymzellen der Schuppenblätter zeigte sich eine leicht bräunliche Färbung, ebenso in den Zellkernen der Epidermiszellen. Die Zellen der Köpfchendrüsen blieben gänzlich ungefärbt (Abb. 6-11). Die typische Komplexbildung proteinspeichernder Zellen trat nicht auf.

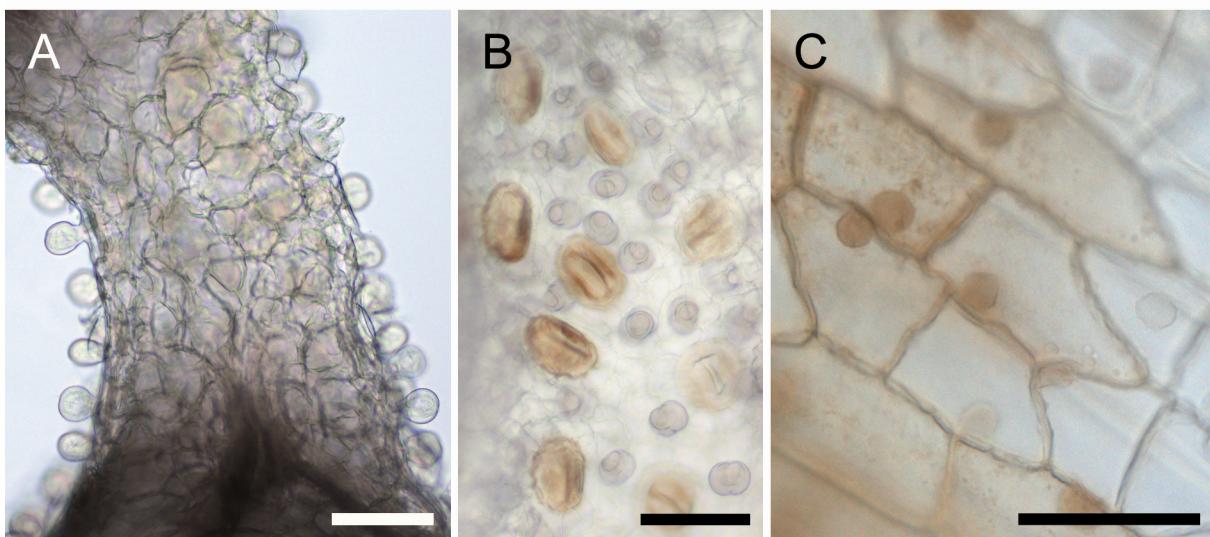


Abb. 6-11 Proteinnachweis. (A) Köpfchendrüsen, Balken 100 µm. (B) Schilddrüsen, Balken 100 µm. (C) Epidermiszellen, Balken 50 µm.

Stärkenachweis

Schon lichtmikroskopisch (Abb. 6-12 A) waren in fast allen Parenchymzellen Körner sichtbar, durch die Verwendung von polarisiertem Licht habe ich sie eindeutig als Stärkekörper identifiziert (B). Beim Einlegen des Gewebes in Lugol färbten sich diese Körper sofort schwarz (Abb. 6-13 A). In den Schild- und Köpfchendrüsen trat eine leichte Braunfärbung auf, Stärkekörper kamen keine vor (B).

6 Ergebnisse

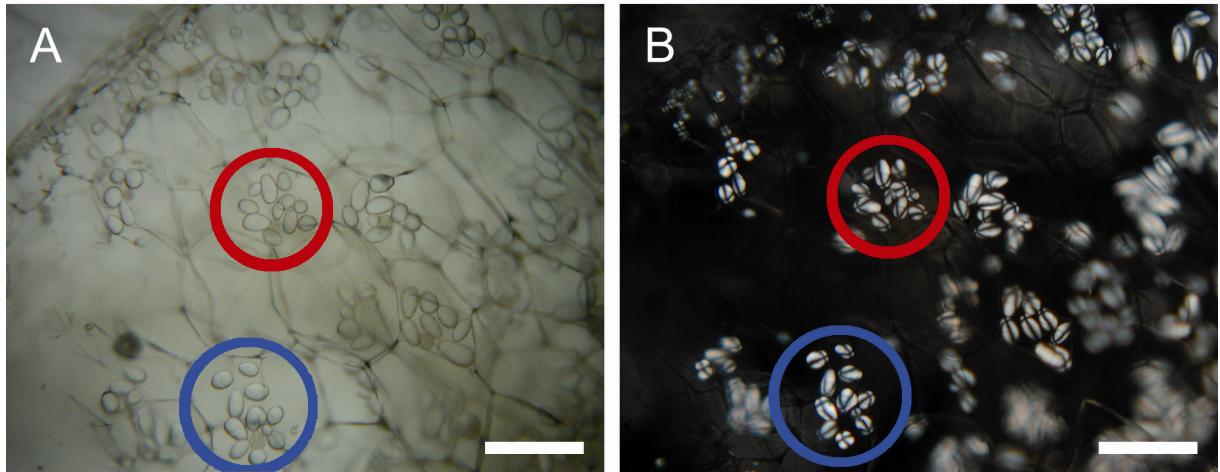


Abb. 6-12 Lichtmikroskopische Aufnahme der Stärkekörner in den Parenchymellen, Balken 100 µm. Gleiche markierte Bereiche entsprechen einander. (A) Durchlicht. (B) Polarisiertes Licht.

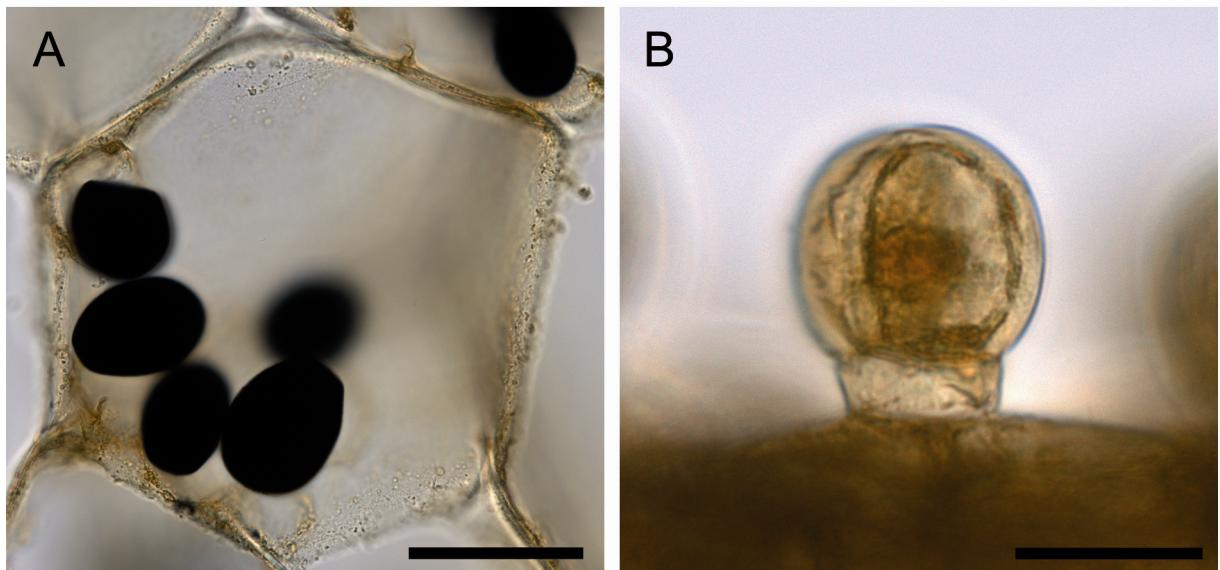


Abb. 6-13 Stärkenachweis mit Lugol. (A) Stärkekörner in einer Parenchymzelle eines Schuppenblatts, Balken 50 µm. (B) Köpfchendrüse in der Aushöhlung eines Schuppenblattes, Balken 25 µm.

Enzymnachweis

Nach Aufbringen eines Tropfens Lakunenflüssigkeit auf die mit Gelatine beschichtete Seite des Filmstreifens war nach 2 Tagen keinerlei Veränderung in der Farbschicht erkennbar (Abb. 6-14). Die aus den Lakunen gesaugte Flüssigkeit enthielt also keine Enzyme, die die Gelatine verdauen können.

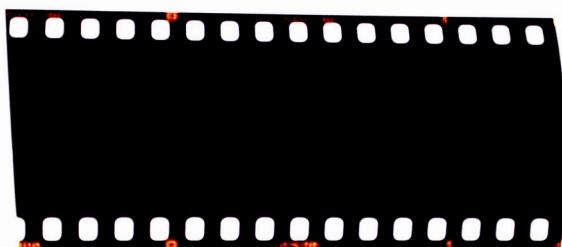


Abb. 6-14 Filmstreifen mit 2 Tage eingewirkter Lakunenflüssigkeit.

Aufnahmevermögen der Drüsen/ Nachweis von Kutikularporen

Bei den Aufnahmeversuchen unfixierten Materials mit einer Methylenblaulösung (1:1000 in Leitungswasser, Färbedauer 15 min) habe ich festgestellt, dass lebende Köpfchendrüsen kaum bis gar keinen Farbstoff aufnehmen können. In kollabierten Drüsen reicherte er sich zum Teil an, in den Stielzellen oder dem darunter liegenden Parenchym trat jedoch keine Färbung auf (Abb. 6-15 A). In manchen Schilddrüsen fand ich hin und wieder eine schwache Färbung an der Drüsenaußenseite (B).

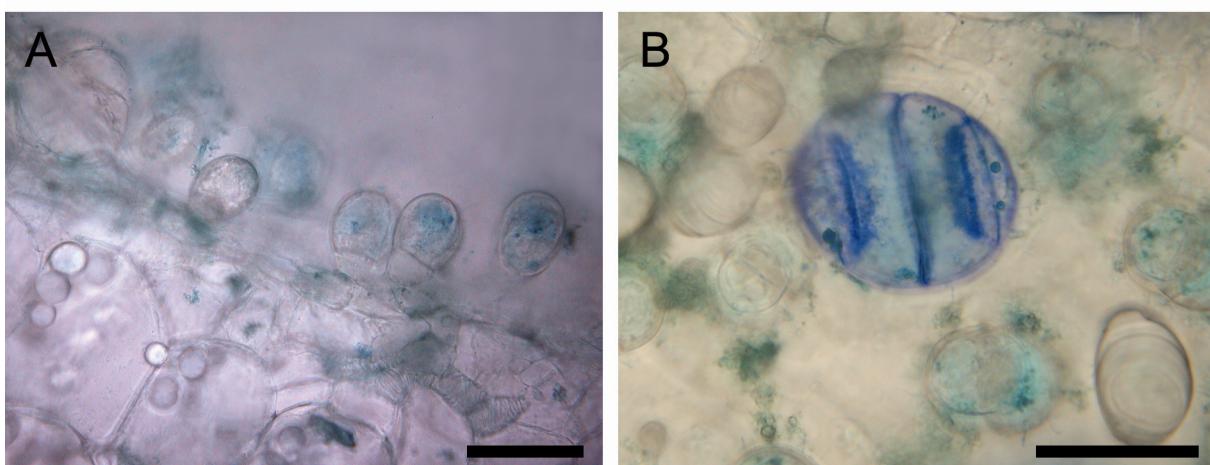


Abb. 6-15 Methylenblaufärbung der Drüsen in den Lakunen, Balken 50 µm. (A) Zum Teil kollabierte Köpfchendrüsen. (B) Leicht gefärbte Schilddrüse.

6.2 *Rubus phoenicolasius*

6.2.1 Umweltparameter

Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH , NO_3^- , PO_4^{3-})

Der Boden des Standortes Fuxengut war zur Zeit der Probennahme eher feinkörnig: Mehr als 80% des Trockengewichtes fallen in die Fraktion < 2 mm. Die 3 untersuchten Proben weisen eine deutliche Differenz in der Verfügbarkeit von NO_3^- auf (5, 10 und 50 mg/l). Der Gehalt an PO_4^{3-} ist mit $4,3 \pm 1,5$ mg/l ausreichend, um eine Versorgung der Pflanzen mit Phosphor zu gewährleisten.

Der $\text{pH}_{\text{akt.}}$ ist mit $6,6 \pm 0,5$ etwas weniger sauer als der $\text{pH}_{\text{pot.}}$ mit $5,5 \pm 0,7$. Das zeigt, dass sich im Boden auch einige Nährstoffe befinden, die gebunden und somit nicht frei verfügbar sind.

Tab. 6-3 Bodenparameter, Probennahme im Juni 2008, Mittelwert \pm Standardabweichung.

Standort	Fuxengut n = 3
% Fraktion < 2 mm	$83,51 \pm 12,14$
$\text{pH}_{\text{akt.}}$	$6,6 \pm 0,5$
$\text{pH}_{\text{pot.}}$	$5,5 \pm 0,7$
NO_3^- [mg/l]	$21,7 \pm 24,7$
PO_4^{3-} [mg/l]	$4,3 \pm 1,5$
Kalk	negativ

6.2.2 Anatomie

Habitus

Die Pflanze ist strauchförmig, wird am untersuchten Standort bis zu 2 m hoch und bildet wie viele Arten der Gattung *Rubus* ein dichtes Gestrüpp.

Bei der Großzahl der Blüten sind die Blütenblätter 5zählig. Einige jedoch haben 6 Petalen (= Kronblätter) und 5 Sepalen (= Kelchblätter), andere 5 Petalen und 6 Sepalen. Bei wenigen sind sowohl die Petalen als auch die Sepalen 6zählig. Die Makrofotos in Abb. 6-16 zeigen 5 beieinander stehende Knospen (A) und eine einzelne Blüte, die 5 Petalen und 6 Sepalen aufweist (B).

6 Ergebnisse

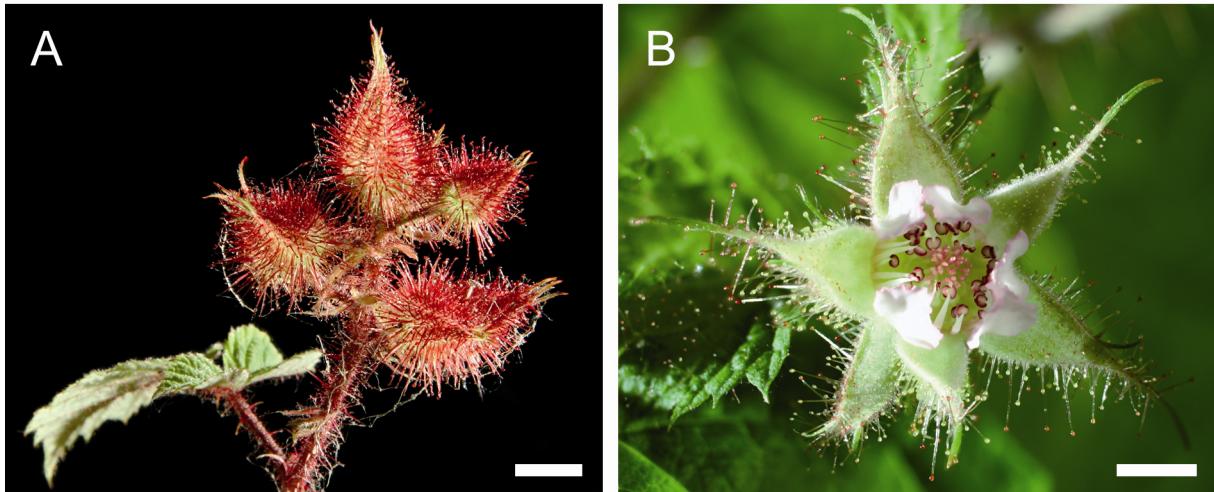


Abb. 6-16 Balken ca. 5 mm. (A) Knospen. (B) Blütenvariation mit 6 Sepalen.

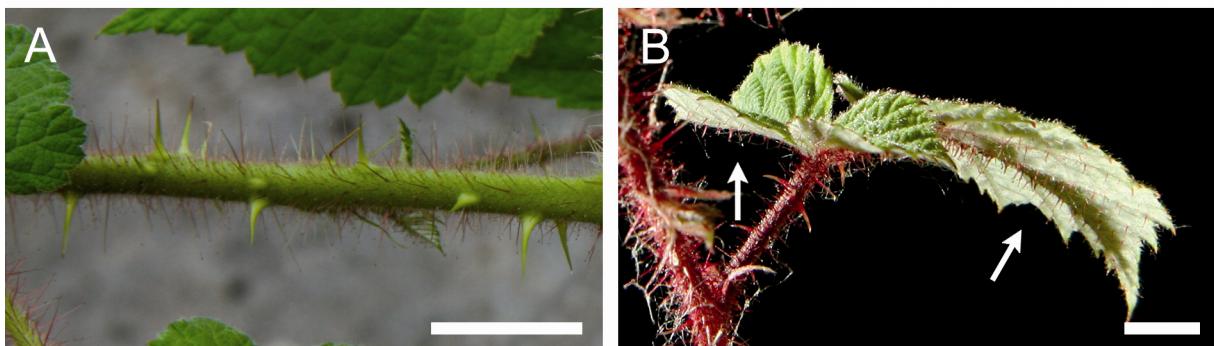


Abb. 6-17 Balken ca. 5 mm. (A) Mit Drüsen und Stacheln besetzter Spross. (B) Laubblatt, Pfeile zeigen auf die Unterseite zweier Fiederblättchen, an denen Stacheln erkennbar sind.

6 Ergebnisse

Spross und Kelch

Die Knospen sind sowohl bei der Blüten- als auch bei der Fruchtbildung geschlossen. Das heißt, die Kelchblätter öffnen sich während der Blütezeit und schließen sich nach der Bestäubung wieder und schützen die sich entwickelnde Frucht. Zur Zeit der Fruchtreife öffnen sie sich wieder, bleiben von da an geöffnet und vertrocknen schließlich.

Die Sprossachse der älteren Äste ist stark verholzt und meist sehr dunkel. Die jüngeren Teile hingegen sind grün und biegsam (Abb. 6-17 A). Die Äste sind über ihre ganze Länge mit Stacheln besetzt, die eine Länge von 2-3 mm erreichen und an ihrem Ende leicht gekrümmmt sind. Auch sie sind bei den jüngeren Sprosssteilen noch grün. Die Unterseite der Laubblattfiederchen ist ebenfalls mit Stacheln besetzt, die jedoch kleiner und stärker gebogen sind als die der Sprossachse, so dass sie an Haken erinnern (Abb. 6-17 B).

Drüsen

Die Unterseite der Kelchblätter und die jüngeren Teile des Sprosses sind dicht mit vielzelligen Drüsen besetzt (Abb. 6-18, Abb. 6-20 A), die keine Leitelemente enthalten (Abb. 6-22). Die Drüsen beinhalten sowohl im Stiel als auch im Köpfchen Chloroplasten. Diese sind in den Köpfchen der Drüsen des Kelches besonders schön bei Grünanregung (Abb. 6-23 B) zu sehen, während sie in den Drüsen des Sprosses vor allem bei Blauanregung im Stiel auffallen (Abb. 6-24 B).

Sowohl im Drüsenstiel als auch im Köpfchen kann eine Rotfärbung vorhanden sein, vor allem in den Drüsen der geschlossenen Kelchblätter der Knospen. Mit dem Aufblühen geht die starke rote Färbung verloren, die Drüsen erscheinen nur noch leicht rötlich (Abb. 6-18). Solange die Knospen geschlossen sind, ist auf den Drüsen der Kelchblätter ein klebrig Sekret vorhanden, das ebenso wie die Rotfärbung weniger zu werden scheint, wenn die Blüte aufblüht (Abb. 6-19). Die Drüsen des Sprosses sind meist nur leicht rötlich gefärbt und bilden ebenfalls ein Sekret, das bei UV- und Blauanregung fluoresziert (Abb. 6-24).

Die Größe der Drüsen ist sehr unterschiedlich, der Durchmesser der Köpfchen variiert zwischen 30 und 50 µm (Abb. 6-18 B, C, Abb. 6-20 B), die gemessenen Stiellängen reichen von 70 µm bis zu 2,5 mm. Allgemein kann man sagen, je länger die Drüse, umso dicker ist auch der Drüsenstiel.

Die Kelchblattunterseite sowie die Sprossachse sind dicht mit Drüsen aller Längen besetzt, während auf der Kelchblattoberseite nur ganz kurze Drüsen (70 µm) vorkommen. Neben den Drüsenhaaren sind sowohl die Kelchblätter als auch die Sprossachse dicht mit einzelligen Haaren bedeckt, die auf der Kelchblattoberseite eine Länge von ca. 100 µm erreichen,

6 Ergebnisse

während die auf der Kelchblattunterseite und der Sprossachse bis zu 200 µm lang sein können.

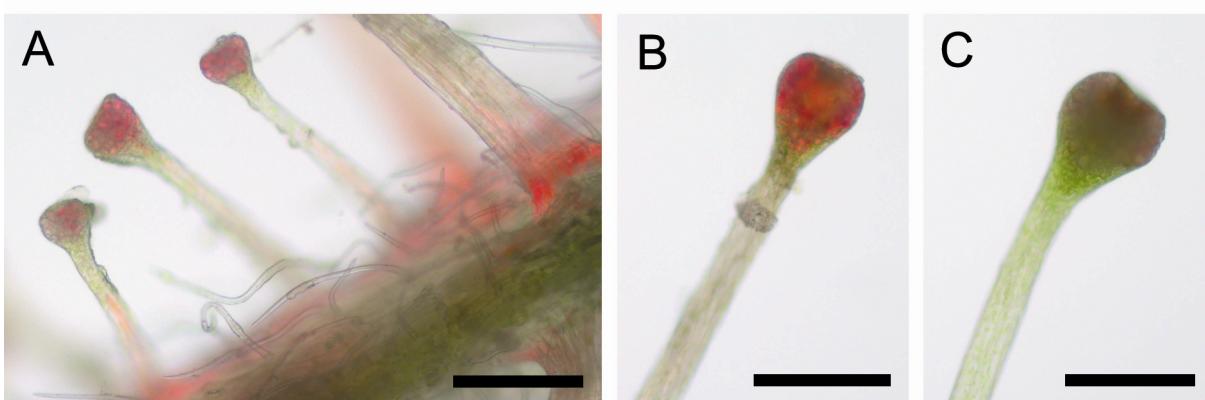


Abb. 6-18 Drüsen am Kelchblatt einer geöffneten Blüte. (A) Kurze Drüsen im Dickicht der Haare, Balken 200 µm. (B)+(C) Drüsen mit unterschiedlicher Färbung, Balken 100 µm.

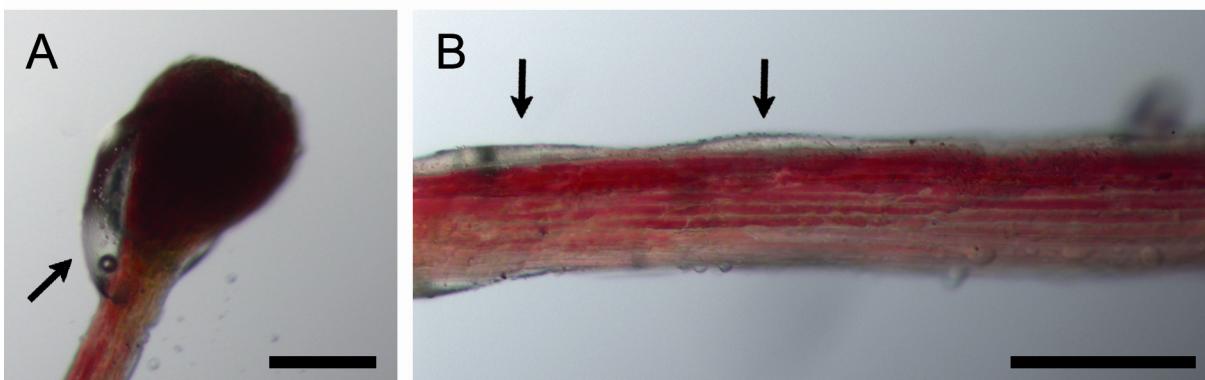


Abb. 6-19 Drüsensekret am Kelchblatt einer Knospe, Pfeile markieren Schleim, Balken 50 µm. (A) Drüsenköpfchen. (B) Drüsenstiel.

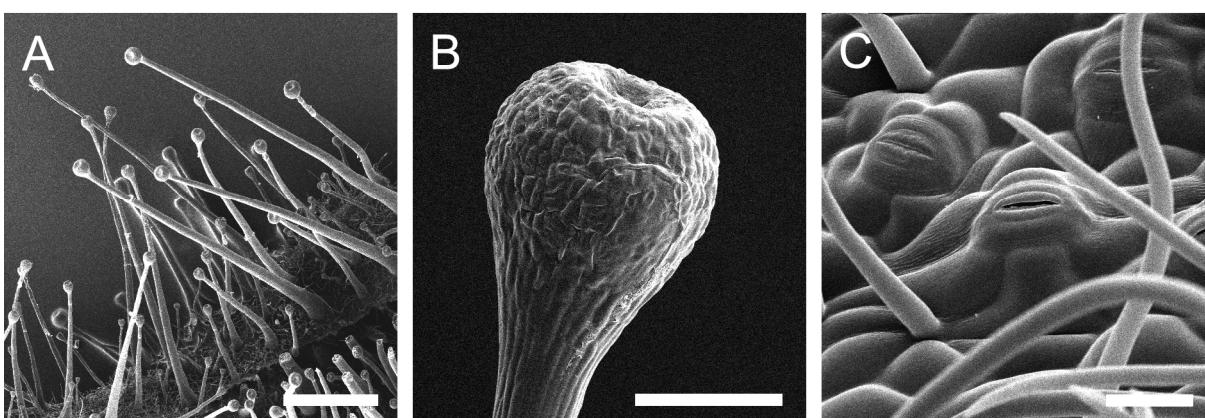


Abb. 6-20 REM-Aufnahmen der Kelchblattunterseite. (A) Übersicht, Balken 0,5 mm. (B) Drüse im Detail, Balken 20 µm. (C) Stomata auf der mit Haaren besetzten Blattfläche, Balken 10 µm.

6 Ergebnisse

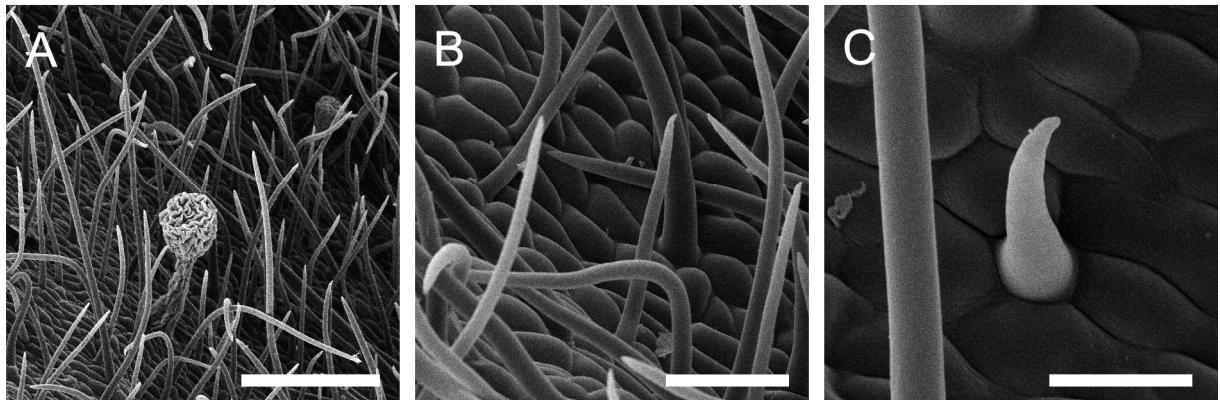


Abb. 6-21 REM-Aufnahme der Kelchblattoberseite. (A) Haare und vereinzelte Drüsen, Balken 50 µm. (B) Haare, Balken 20 µm. (C) Kurzes Haar, das einem Haken gleicht, Balken 10 µm.

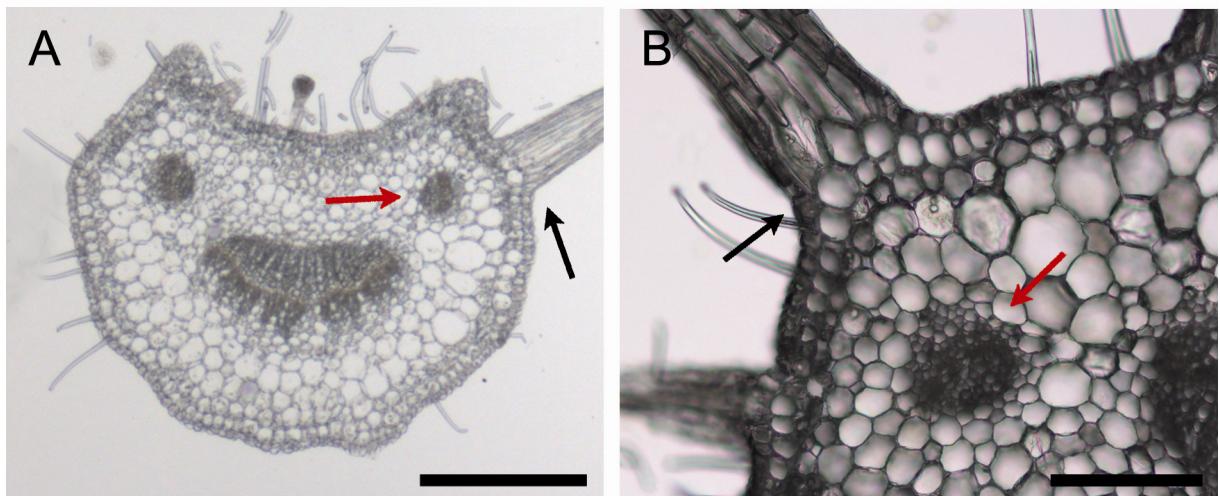


Abb. 6-22 Querschnitte durch die Spitze eines Kelchblattes mit ansetzendem Drüsensiel. Schwarzer Pfeil markiert die Ansatzstelle des Drüsensiels, roter Pfeil markiert das Leitbündel. (A) Balken 500 µm. (B) Balken 100 µm.

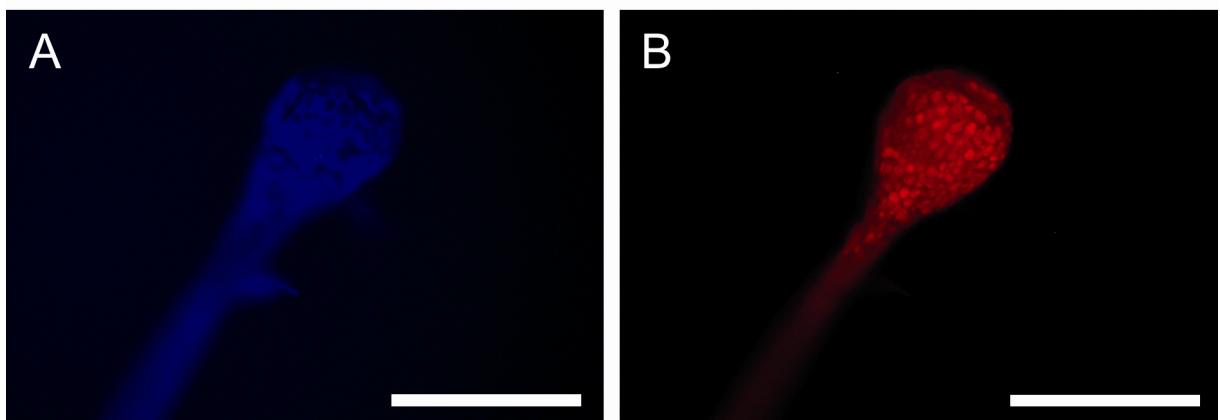


Abb. 6-23 Autofluoreszenz der Drüsen am Kelch, Balken 20 µm. (A) UV-Anregung bei 360-370 nm. (B) Grünanregung bei 530-550 nm.

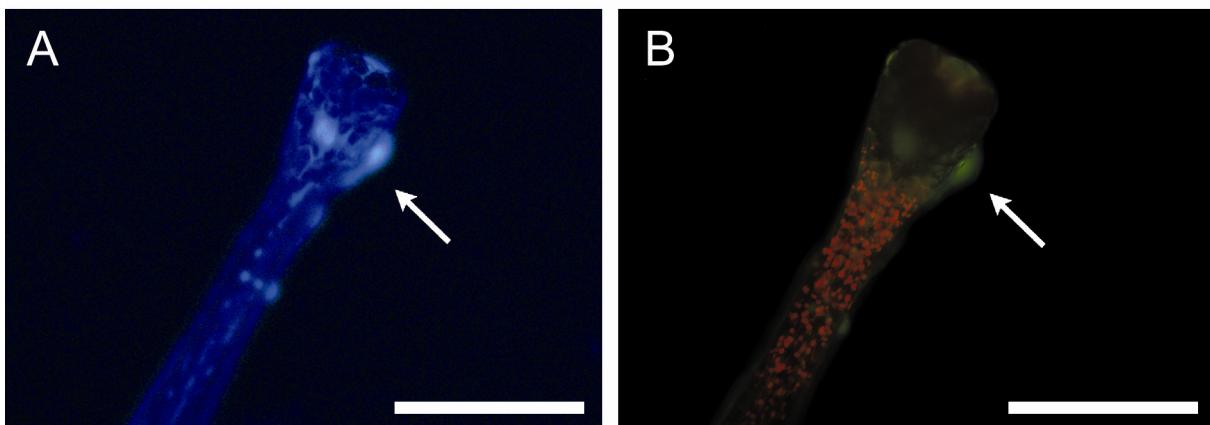


Abb. 6-24 Autofluoreszenz der Drüsen des Sprosses, Pfeile markieren Sekrettropfen, Balken 20 µm.
(A) UV-Anregung bei 360-370 nm. (B) Blauanregung bei 470-490 nm.

6.2.3 Fangvermögen

Auszählen der „Beute“

Um einen Überblick über das Fangvermögen der klebrigen Drüsen zu bekommen, habe ich am Naturstandort Fuxengut 75 exponierte Enden von Trieben auf gefangene Strukturen hin untersucht. Die durchschnittlich gemessene Triebänge beträgt $22,3 \pm 6,2$ cm. Die Wahl der Länge der untersuchten Triebe steht in keinem direkten Zusammenhang mit der Anzahl der gezählten „Beute“. Ich fand verschiedene kleine Fluginsekten sowie einige Pflanzensamen, die normalerweise vom Wind vertragen werden. Auffallend war die große Anzahl von *Taraxacum*-Samen.

In der Graphik in Abb. 6-25 sind die Anzahl der Triebe in Abhängigkeit von der Anzahl der gefangen Objekte dargestellt. Die blauen Balken zeigen den gesamten Fangerfolg. Nur auf 11 der 75 Triebenden fand ich weder Insekten noch Samen. Häufig kamen 1-4 gefangene Strukturen pro Triebende vor, auf 2 fand ich sogar 5. Die roten Balken zeigen den Erfolg beim Tiefang. 34 Triebe hatten keine Tiere gefangen und nur auf 1 Trieb kamen mehr als 2 Tiere vor. Der Vergleich der grünen (Samen gesamt) und der gelben Balken (Samen von *Taraxacum* sp.) zeigt den hohen Anteil an Samen von *Taraxacum* sp. an der Gesamtsamenzahl. Insgesamt sind auf den von mir untersuchten Triebenden 79 Samen, davon 68 von *Taraxacum* sp., und 54 Tiere geklebt.

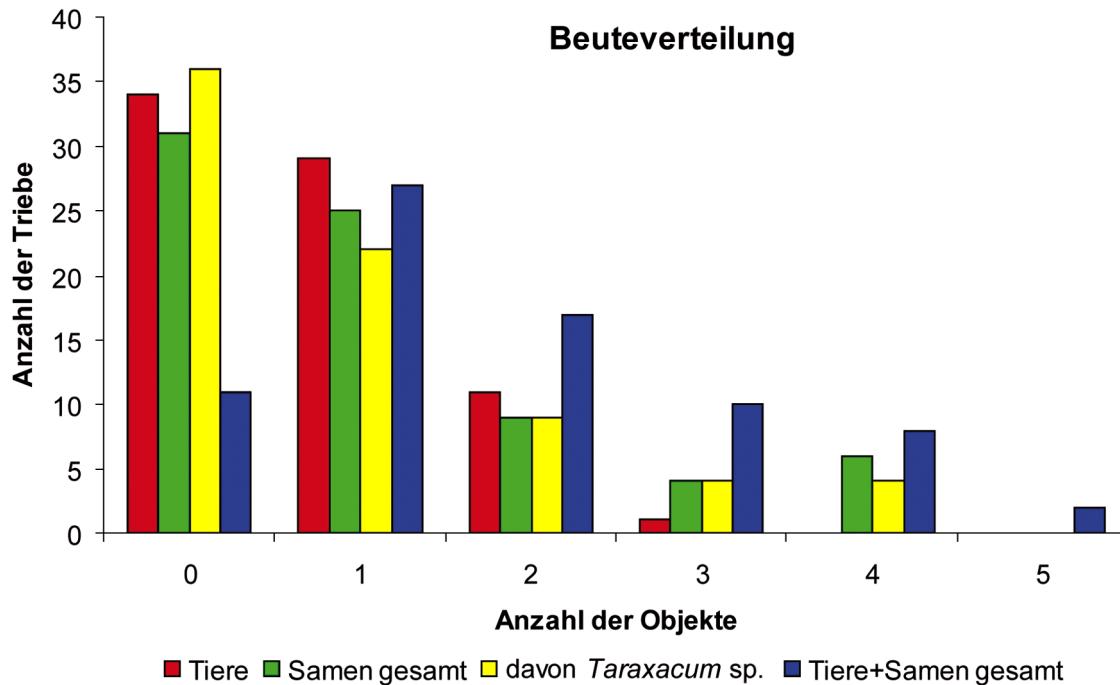


Abb. 6-25 Beuteverteilung am Naturstandort. Anzahl der Triebenden in Abhängigkeit der Anzahl der gefundenen Objekte (Tiere, Flugsamen gesamt, Samen von *Taraxacum* sp.).

Fangversuche

Im Glashaus habe ich innerhalb der 28 Tage, die der Versuch dauerte, bei jeder Kontrollzählung lebende *Drosophila melanogaster* gefunden, von denen jedoch keine an irgendwelchen Pflanzenteilen kleben geblieben war.

Auch im Garten habe ich während der Versuchszeit keine klebenden Fliegen gefunden. Nach 5 Tagen habe ich den Versuch abgebrochen, da die Knospen und Blätter, die sich innerhalb der Glasbox befanden, vertrocknet waren.

Aufgrund des negativen Ergebnisses meiner Fangversuche mit *D. melanogaster* habe ich die in Abb. 6-26 gezeigten gefangenen Tiere am 22.05.2008 auf Jungtrieben fotografiert, die nicht in der Versuchsanordnung verwendet worden waren, sondern frei im Garten der Universität Wien standen.

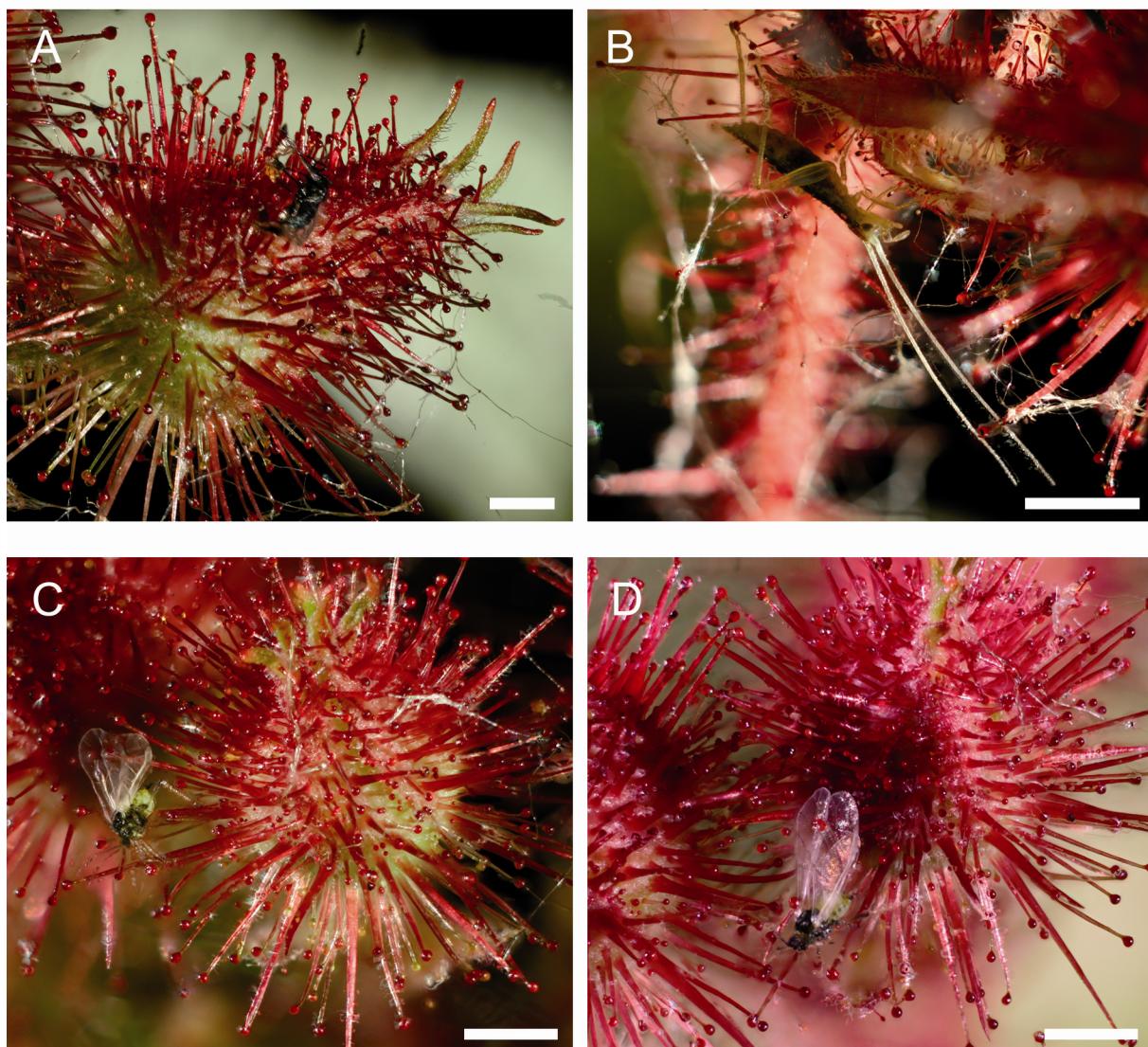


Abb. 6-26 Festklebende Tiere auf den Drüsen der Knospen im Garten der Universität Wien. Balken 2 mm. (A),(C)+(D) Kleine Fluginsekten. (B) Heuschreckenjungtier.

6.2.4 Cytochemie

Sudan IV-Nachweis von Fetten, Ölen und Wachsen

Nach Fixierung in FA-Ca zeigten sowohl die Drüsen des Kelches als auch die des Sprosses eine hohe Eigenfärbung. Dennoch war bei beiden nach 30 min in Sudan IV (0,05%ige Färbelösung) eine leichte orange Färbung im Vergleich zur jeweiligen Kontrolle (A) erkennbar (Abb. 6-27, Abb. 6-28). Das spricht dafür, dass die Köpfchenzellen fettige Substanzen enthalten.

6 Ergebnisse

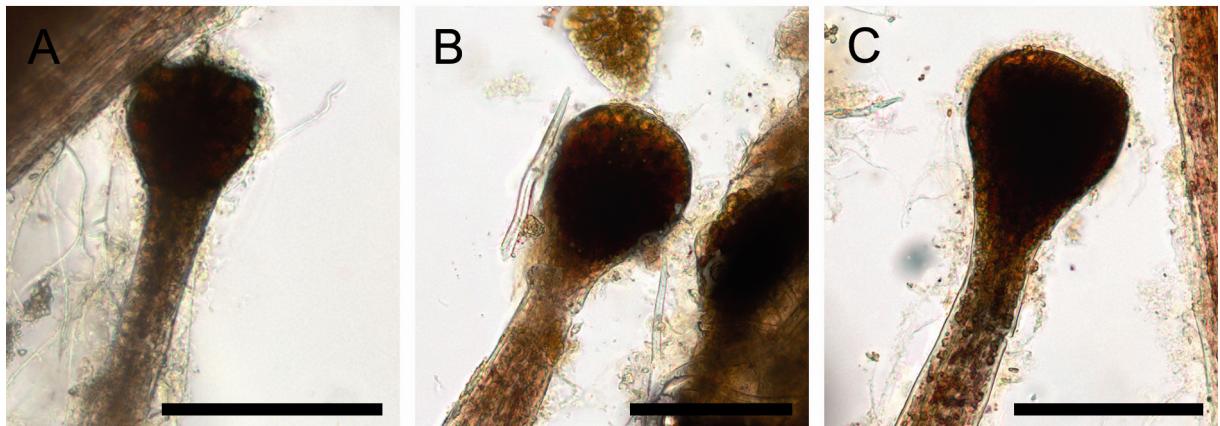


Abb. 6-27 Nachweis von Lipiden in den Drüsen des Kelches, Balken 100 µm. (A) Kontrolle. (B)+(C) 30 min Sudan IV gefärbt.

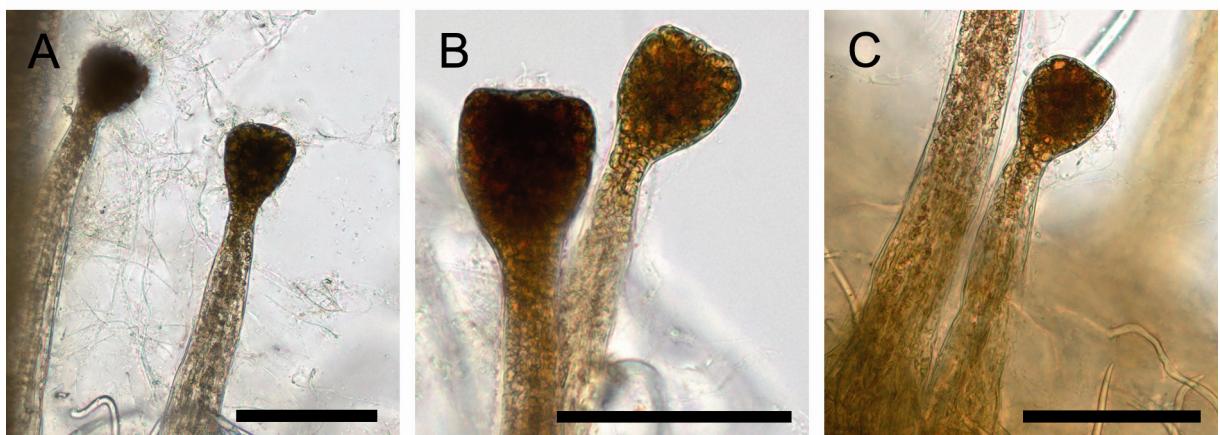


Abb. 6-28 Nachweis von Lipiden in den Drüsen des Sprosses, Balken 100 µm. (A) Kontrolle. (B)+(C) 30 min Sudan IV gefärbt.

Proteinnachweis

Nach der Molisch-Reaktion an FA-Ca fixierten Schnitten wiesen manche der dickeren Drüsensstile kleine dunkle Kristalle auf. Diese könnten sowohl aus gespeicherten Proteinen als auch aus Gerbstoffen bestehen (Abb. 6-29). Im gesamten Gewebe ist eine leicht bräunliche Färbung erkennbar, richtige Proteinoplasten habe ich keine gefunden.

6 Ergebnisse

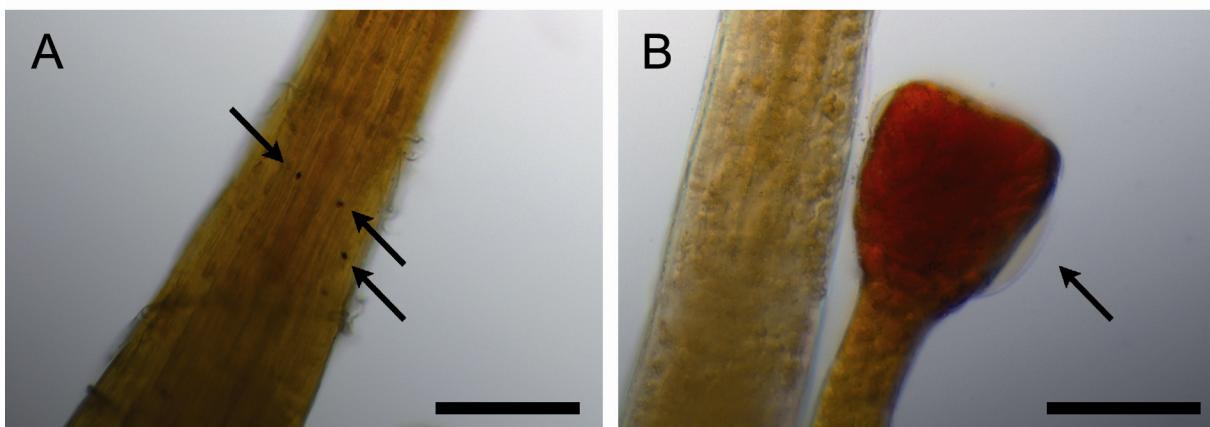


Abb. 6-29 Proteinnachweis. (A) Drüsenstiel des Kelches, Pfeil zeigt auf schwarze Klümmpchen, Balken 100 µm. (B) Drüse und Drüsenstiel des Sprosses, Pfeil zeigt auf nicht gefärbtes Sekret, Balken 50 µm.

Gerbstoffnachweis

Die schwarzen Körner des Proteinnachweises (siehe Proteinnachweis) könnten auch aufgrund von Gerbstoffen entstanden sein. Um diese Frage zu klären habe ich FA-Ca fixierte Schnitte für 30 min in 1% Eisen(III)-Nitrat-Nonahydrat, das Gerbstoffkomplexe färbt, gelegt. Diese zeigten ähnliche Kristalle.

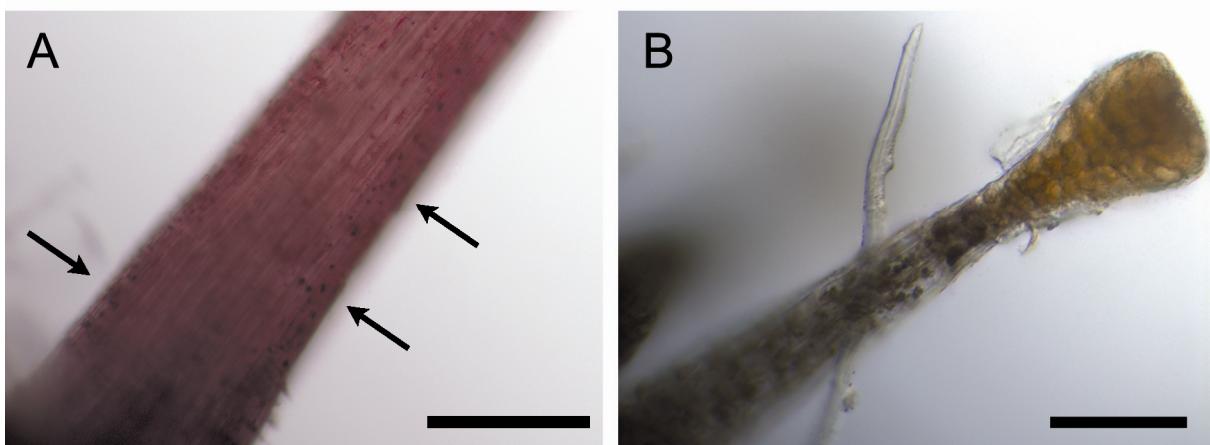


Abb. 6-30 Gerbstoffnachweis. (A) Drüsenstiel am Kelch, Pfeile zeigen auf Kristalle, Balken 25 µm. (B) Drüse am Spross, Balken 50 µm.

Stärkenachweis

Nach 5 min Einwirkzeit der Lugol'schen Lösung zeigte sich keinerlei Hinweis auf gespeicherte Stärke im Parenchym. Auch in den Drüsen des Kelches oder der Sprossachse waren keine Speicherkörper oder ähnliches sichtbar (Abb. 6-31).

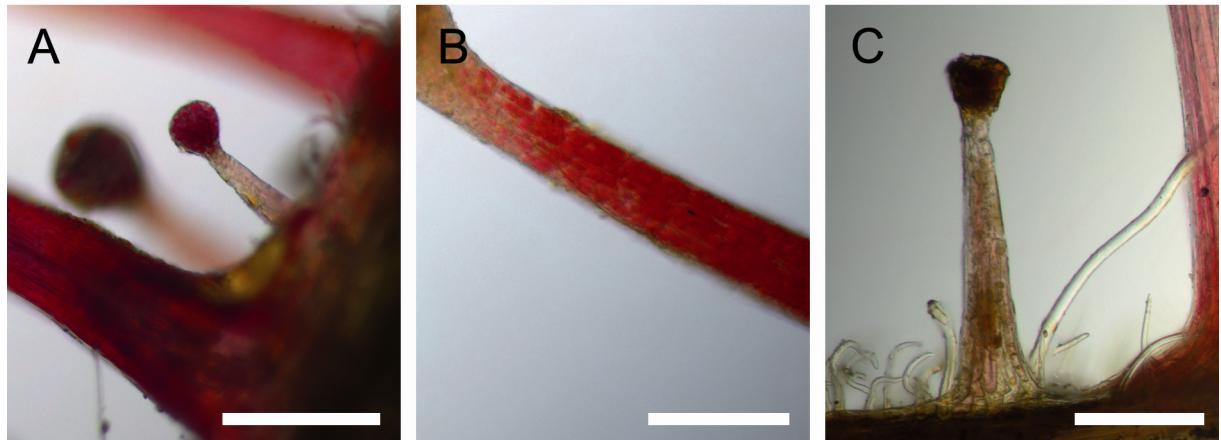


Abb. 6-31 Stärkenachweis. (A)+(B) Drüsen des Kelches, Balken 200 µm. (C) Drüsen des Sprosses, Balken 100 µm.

Nachweis saurer Kompartimente

Die Drüsen des Kelches zeigten nach 2-minütigem Einlegen in 1% Neutralrot zum Großteil keine Färbung. Vereinzelte Ausnahmen wiesen allerdings das genaue Gegenteil auf, nämlich eine sehr intensive Färbung. Bei diesen Einzelfällen leuchtete vor allem das Sekret richtig rot (Abb. 6-32 A). Bei den Drüsen des Sprosses habe ich keine einzige gefärbte Drüse entdeckt (Abb. 6-32 B).

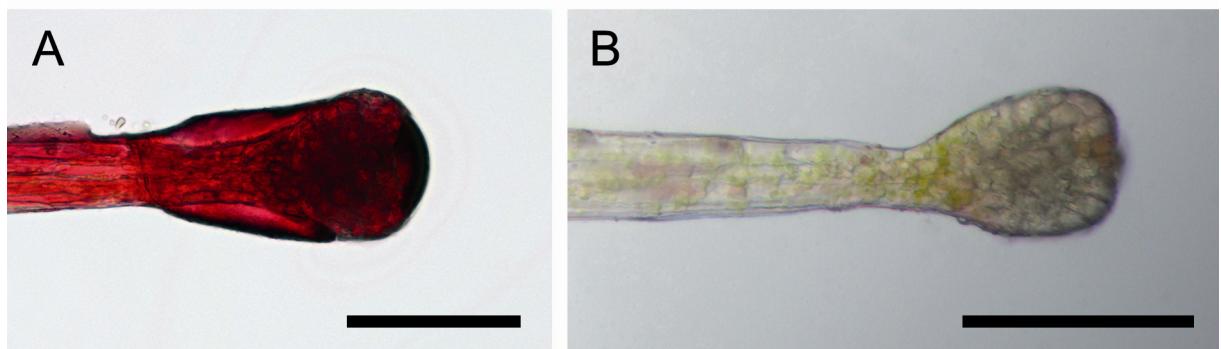


Abb. 6-32 Neutralrotfärbung, Balken 100 µm. (A) Drüse eines Kelches. (B) Drüse eines Sprosses.

Enzymnachweis

Die Filmstreifen, die ich für 168 bzw. 190 h auf verschiedenen Pflanzenteilen (Laubblattoberseite, Sprossachse und Kelchblattunterseite der geschlossenen Knospe) aufgebracht hatte, zeigten keine Löcher in der farbtragenden Gelatineschicht (Abb. 6-33). Auf einigen Filmstreifen, die an den Spross geheftet worden waren, habe ich sehr geradlinige Abschürfungen der Gelatineschicht entdeckt (Abb. 6-34). Diese sind beim Anbringen der Filmstreifen durch die Stacheln der Sprossachse entstanden, als die Gelatineschicht durch das aufgetragene BSA weich war. Der Vergleich mit einem Kratzer auf einem nassen

6 Ergebnisse

Filmstreifen, den ich mit einer Präpariernadel gemacht habe, zeigte keinen erkennbaren Unterschied zwischen den beiden Fällen.

Ein paar Streifen wurden außerdem auf Ästen angebracht, von denen ich vorher die Stacheln entfernt hatte. Bei diesen wies die Gelatineschicht nach Versuchsende keinerlei Kratzer auf, blieb also intakt. Ebenso bei den Streifen, die an Knospen befestigt waren (Abb. 6-33 B).

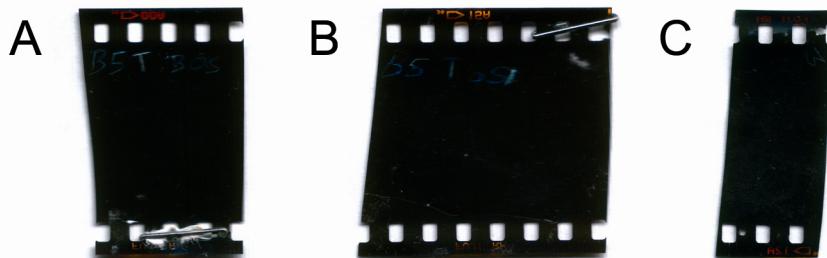


Abb. 6-33 Nachweis von Enzymen mit der Filmstreifentechnik. (A) 168 h, Blattoberseite, 5% BSA, 0,1% Tetracyclin. (B) 168 h, Spross ohne Stacheln, 5% BSA, 0,1% Tetracyclin. (C) 190 h, Knospe, 5% BSA, 0,1% Tetracyclin.

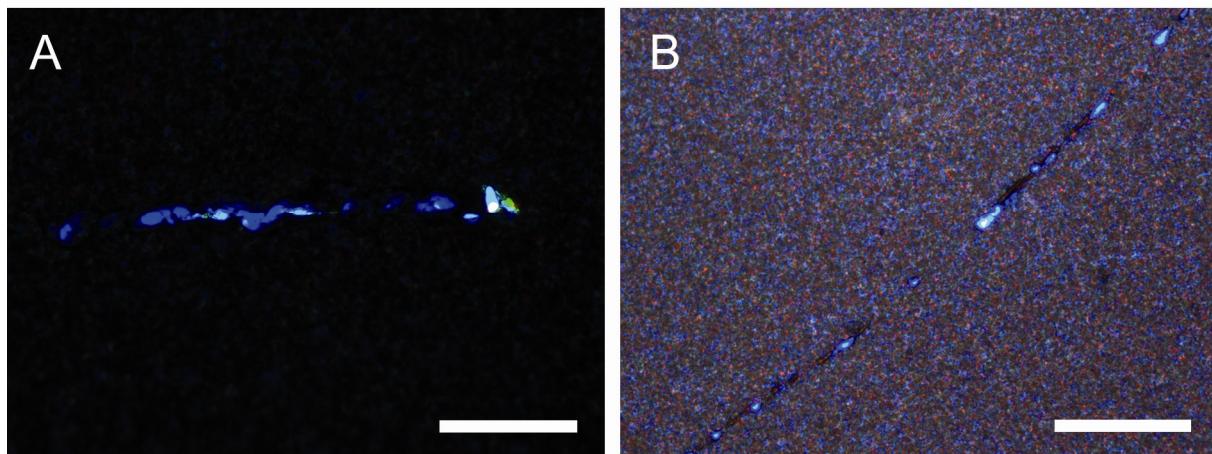


Abb. 6-34 Durch Stacheln der Sprossachse verursachte Kratzer in der Farbschicht eines Filmstreifens. (A) Spross im Garten, 5% BSA, 0,1% Tetracyclin, Balken 200 µm. (B) Spross im Glashaus, 1% BSA, Balken 500 µm.

Aufnahmevermögen der Drüsen/ Nachweis von Kutikularporen

Um das Aufnahmevermögen der Pflanze zu testen, habe ich ganze Pflanzenteile für 10-60 min so in eine Lösung aus Methylenblau in Wasser (1:1000) gelegt, dass die Schnittstelle nicht mit der Färbelösung in Verbindung kam. So konnte eine mögliche Aufnahme nur über spezielle Drüsen oder Poren in der Kutikula, jedoch nicht über verletztes Gewebe erfolgen. Vor der Anfertigung von Handschnitten zur lichtmikroskopischen Untersuchung habe ich die Pflanzenstücke in Wasser gewaschen.

6 Ergebnisse

Das Gewebe des Kelches nahm kein Methylenblau auf, in einigen kollabierten Zellen (z.B. in bei der Präparation verletzten Drüsenstielen) reicherte es sich an, ansonsten fand ich keine Blaufärbung (Abb. 6-35). Auch in den Zellen der Sprossachse trat keine Färbung auf. Bei einigen Drüsen färbte sich jedoch der am Köpfchen hängende Sekrettropfen (Abb. 6-36 A). In den Laubblättern war ebenfalls keinerlei Färbung des Gewebes sichtbar (Abb. 6-37).

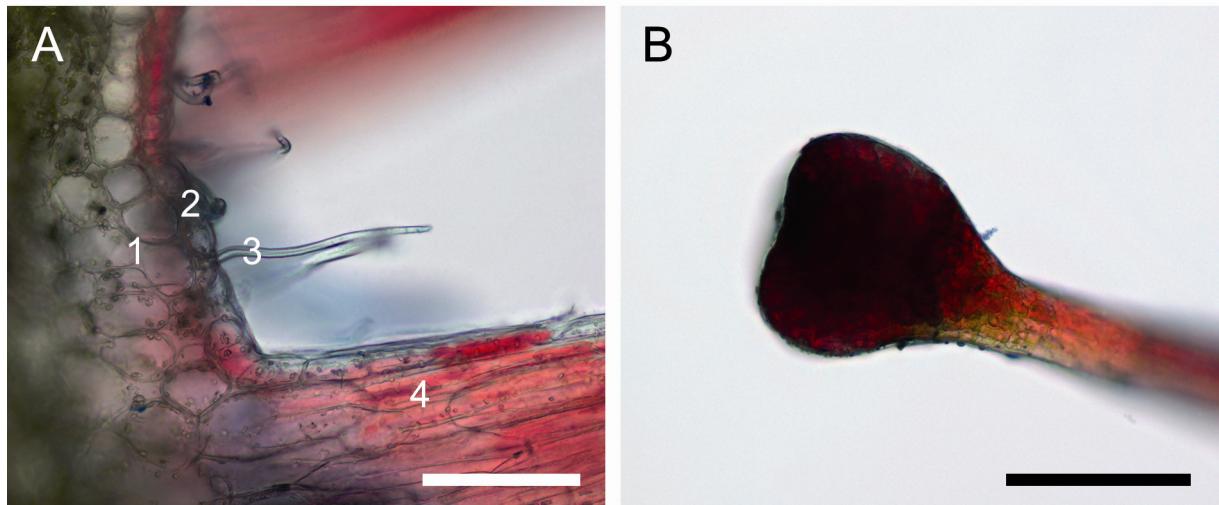


Abb. 6-35 Färbung des Kelches mit Methylenblau, Färbedauer 15 min, Balken 100 µm.
(A) Parenchym (1), Epidermis (2), Haar (3) und Drüsenstiel (4). (B) Drüsenköpfchen.

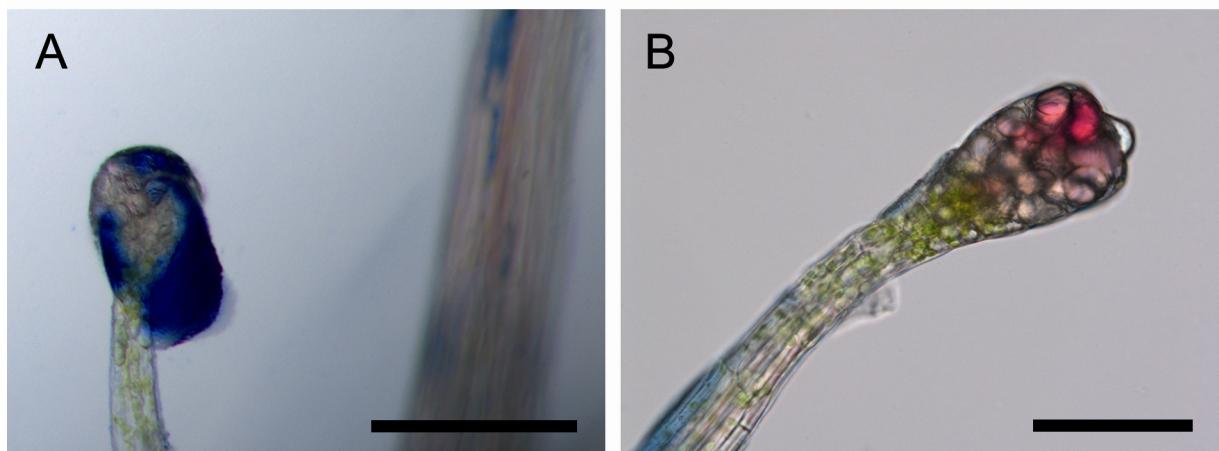


Abb. 6-36 Färbung der Drüsen des Sprosses mit Methylenblau. (A) Färbedauer 10 min, Balken 100 µm.
(B) Färbedauer 1 h, Balken 50 µm.

6 Ergebnisse

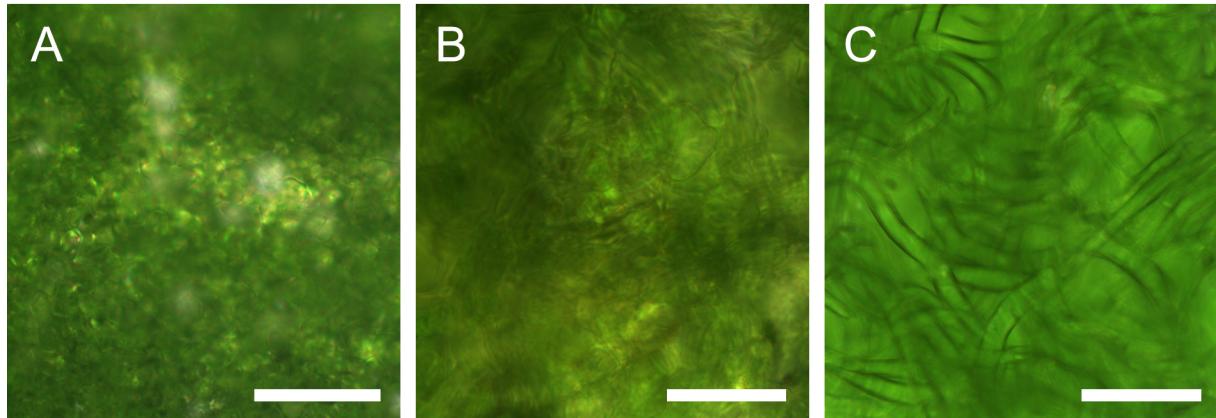


Abb. 6-37 Methylenblaufärbung des Laubblattes, Färbedauer 1 h. (A) Blattoberseite, Balken 200 µm. (B)+(C) unterschiedliche Fokusebenen der Blattunterseite, Balken 50 µm.

6.3 *Salvia glutinosa*

6.3.1 Umweltparameter

Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH , NO_3^- , PO_4^{3-})

Der untersuchte Boden in Lunz bestand zur Zeit der Probennahme etwa zur Hälfte aus Partikeln, die kleiner als 2 mm sind, und war durchwegs kalkhaltig. In Wien hingegen enthielt der Boden etwa doppelt so viel grobes (> 2 mm) wie feines (< 2 mm) Material, die Untersuchung auf Kalk ergab in den 5 Proben bei 3 ein positives und bei 2 ein negatives Ergebnis.

Der $\text{pH}_{\text{akt.}}$ lag mit $7,9 \pm 0,1$ an beiden Standorten im leicht basischen Bereich, der $\text{pH}_{\text{pot.}}$, der außer den freien auch noch die austauschbaren Ionen enthält, lag bei $7,4 \pm 0,1$ in Lunz und $7,5 \pm 0,2$ in Wien.

Der Gehalt an NO_3^- ist mit $22,0 \pm 17,9$ bzw. $29,3 \pm 21,3 \text{ mg/l}$ für Pflanzen ausreichend, die Standardabweichung zeigt die unregelmäßige Verteilung in den Proben. Auch der PO_4^{3-} -Gehalt ist mit $5,6 \pm 5,8$ bzw. $13,8 \pm 11,4 \text{ mg/l}$ relativ hoch.

Tab. 6-4 Bodenparameter, Probenname im Juli 2007, Mittelwert \pm Standardabweichung.

Standort	Lunz (n = 5)	Wien (n = 5)
% Fraktion < 2 mm	$54,0 \pm 3,6$	$27,7 \pm 5,3$
$\text{pH}_{\text{akt.}}$	$7,9 \pm 0,1$	$7,9 \pm 0,1$
$\text{pH}_{\text{pot.}}$	$7,4 \pm 0,1$	$7,5 \pm 0,2$
$\text{NO}_3^- [\text{mg/l}]$	$22,0 \pm 17,9$	$29,3 \pm 21,3$
$\text{PO}_4^{3-} [\text{mg/l}]$	$5,6 \pm 5,8$	$13,8 \pm 11,4$
Kalk	positiv	3 positiv, 2 negativ

Analyse des Klebstoffes

Nach 5 min Waschen unter fließendem Wasser veränderte sich nichts an der Klebrigkeits des Blütenstandes. Beim Einlegen in 96% EtOH jedoch löste sich das Sekret, nach 3 h waren die Pflanzenteile nicht mehr klebrig.

6.3.2 Anatomie

Habitus

Eine Pflanze von *S. glutinosa* hat mehrere Triebe, die eine Höhe von 50-130 cm erreichen. Die großen, herzförmigen Laubblätter sind ungeteilt und gegenständig am Spross angeordnet. An dessen Spitze bildet sich zur Blütezeit ein Blütenstand mit einer Länge von ca. 10-15 cm.

Blütenstand

Die am Blütenstand dicht beieinander stehenden Blüten bestehen aus einer Kelchröhre, die aus 5 verwachsenen Kelchblättern besteht, und einer lippigen Krone, deren Oberlippe ungeteilt ist, während die Unterlippe dreilappig ausgebildet ist (Abb. 6-38).

Ich habe drei unterschiedliche Typen von Haaren gefunden: Drüslose Haare, Drüsenhaare mit kurzem Stiel und Drüsensaare mit langem Stiel.

Auf der Sprossachse des Blütenstandes, der Unterseite der Kelchblätter und der Tragblätter, sowie auf der Blütenaußenseite der Kronblätter befinden sich alle drei beschriebenen Haartypen (Abb. 6-39 A, Abb. 6-40 A). Auf letzteren drei habe ich außerdem auch Drüsenschuppen entdeckt (grüne Markierung in Abb. 6-39 A, Abb. 6-40 A).

Die Oberseite der Kelchblätter ist dicht mit kurzen, gebogenen Haaren besetzt, deren Enden zur Blattspitze hinzeigen (Abb. 6-40 B, C). Auch auf der Oberseite der Tragblätter finden sich Haare, die in ihrer Länge variieren. Ihre Enden zeigen ebenfalls zur Blattspitze hin. Auf der Blüteninnenseite der Kronblätter habe ich keinerlei Art von Haaren oder Schuppen gefunden.

Auf den Laubblättern fand ich auch die von Schnepf (1969) beschriebenen Drüsenschuppen (Abb. 6-65 B), gestielte Drüsen habe ich keine entdeckt.



Abb. 6-38 (A) Drüsbesetzte Kelchröhre, bei der die Blüte entfernt wurde. Balken 0,5 cm. (B) Blüte, Balken 2 cm.

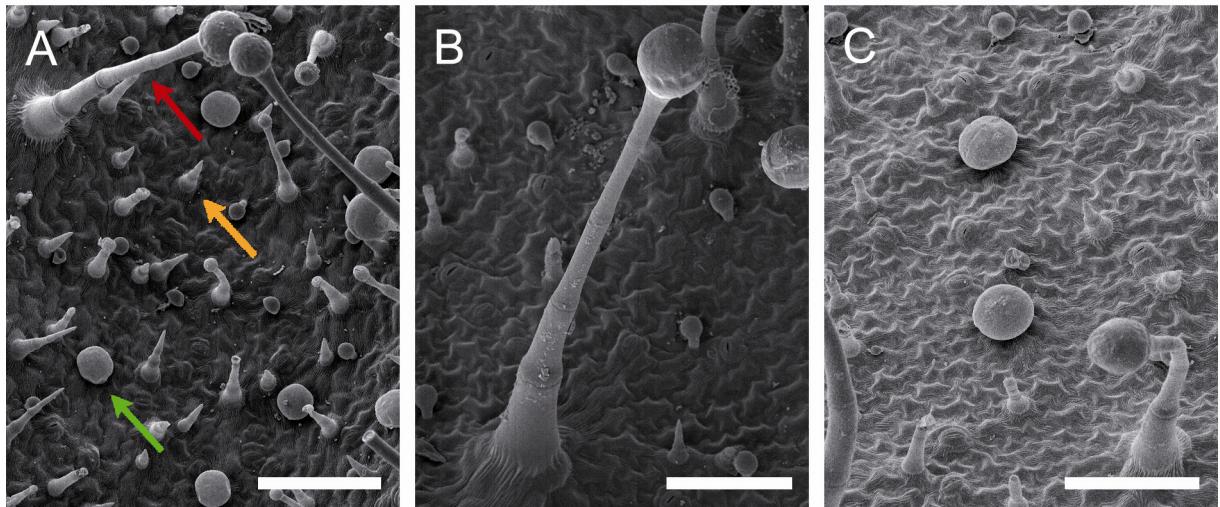


Abb. 6-39 Kelchunterseite im REM (A) Drüsenschuppen, gestielte Drüsen und Haare, Balken 100 µm. (B) Gestielte Drüse, Balken 70 µm (C) Drüsenschuppen, Balken 50 µm.

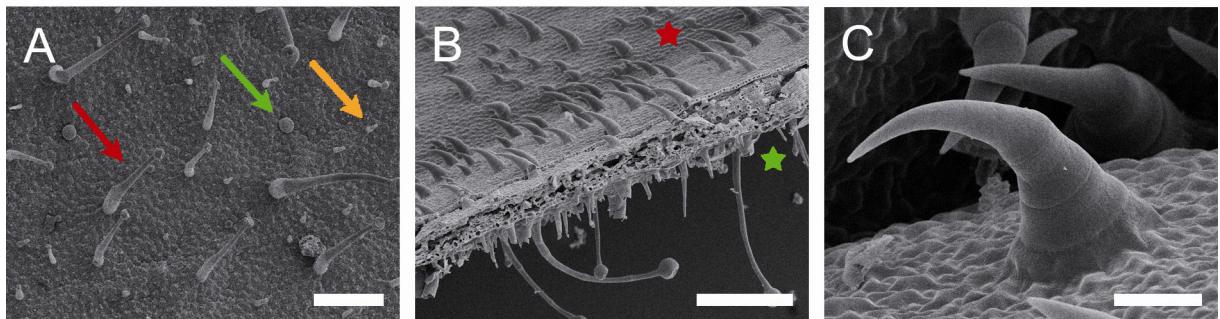


Abb. 6-40 (A) Kronblattaußenseite mit Drüsenschuppen, gestielten Drüsen und Haaren, Balken 200 µm. (B) Drüsensetzte Kelchblattunterseite (grüner Stern) und Kelchblattoberseite mit hakenähnlichen Haaren (roter Stern), Balken 300 µm. (C) Haar im Detail, Balken 20 µm.

Drüsen

Die von mir gemessenen gestielten Drüsen sind zwischen 150 und 700 µm lang, der Durchmesser der Köpfchenzelle liegt zwischen 20 und 70 µm, wobei längere Drüsen tendenziell größere Köpfchenzellen haben.

Die Drüsenhaare auf den Kronblättern haben meist etwas längere Stiele (0,5-1 mm), der Durchmesser des Köpfchens ist mit ca. 20 µm jedoch geringer als bei den Drüsen der Kelchblätter (vgl. Balken in Abb. 6-42 und Abb. 6-43). Die Drüsen der Krone sind also etwas fragiler und somit anfälliger für Schädigungen während der Präparation.

Die gestielten Drüsen – vor allem die des Kelches – sondern ein Sekret ab, das bei Bestrahlung mit UV- (370 nm), blauem (480 nm) oder grünem (540 nm) Licht starke Fluoreszenz zeigte (Abb. 6-42). Bei den Drüsen der Krone fluoreszierte vor allem das Köpfchen (Abb. 6-43). Die direkt an das Köpfchen anschließende Stielzelle scheint eine Art

6 Ergebnisse

Endodermis aufzuweisen, möglicherweise handelt es sich hier um eine Transferzelle, die den Stofftransport ins (und eventuell auch vom) Drüsenköpfchen reguliert.

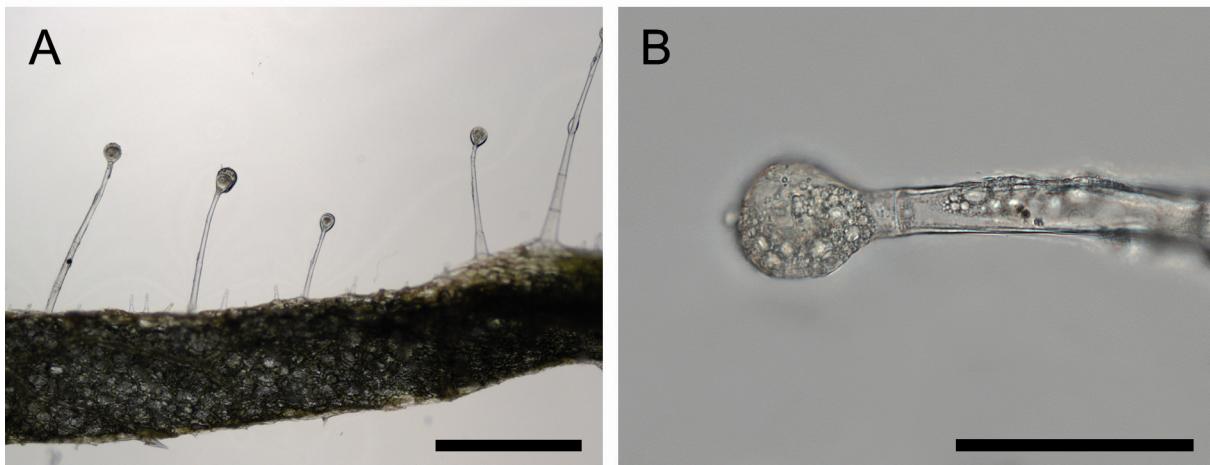


Abb. 6-41 Langgestielte Drüsen des Blütenstandes. (A) Kelchquerschnitt, Balken 500 µm. (B) Köpfchen einer Drüse eines Kronblattes, Balken 50 µm.

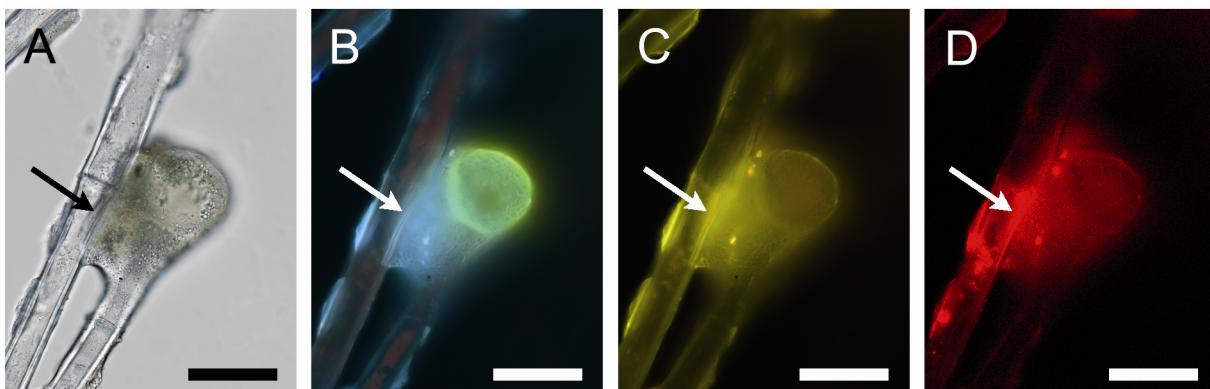


Abb. 6-42 Drüsen eines Kelchblattes in Auflichtfluoreszenz mit unterschiedlicher Anregung. Pfeil zeigt auf Sekret, Balken 50µm. (A) Hellfeld. (B) UV-Anregung bei 360-370 nm. (C) Blauanregung bei 470-490 nm. (D) Grünanregung bei 530-550 nm.

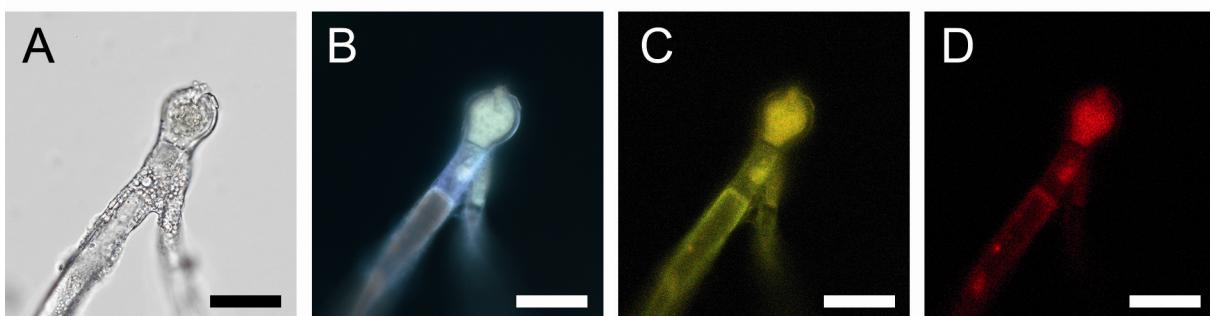


Abb. 6-43 Drüsen eines Kronblattes in Auflichtfluoreszenz mit unterschiedlicher Anregung, Balken 25 µm. (A) Hellfeld. (B) UV-Anregung bei 360-370 nm. (C) Blauanregung bei 470-490 nm. (D) Grünanregung bei 530-550 nm.

6.3.3 Fangvermögen

Auszählen der „Beute“

Beute

Auf den Blütenständen am Standort Lunz hafteten zum Zeitpunkt der Datennahme einige kleine Fluginsekten (Abb. 6-44, Abb. 6-48 A), ein Ohrwurm (Dermaptera, Abb. 6-45 B), sowie eine Schnake (Tipulidae, Abb. 6-45 A).

Eine interessante Beobachtung war außerdem, dass eine scheinbar zufällig kleben gebliebene Biene große Schwierigkeiten hatte, sich von den klebrigen Drüsen zu befreien. In Abb. 6-46 sind die zunächst erfolglosen Bemühungen der Biene abgebildet, wobei sie sich von (A) nach (D) am Blütenstand sichtlich immer weiter nach unten „vorarbeitete“, bevor sie sich nach ca. 5 min doch befreien konnte.

Am Standort Wien befand sich außer kleinen Fluginsekten (Abb. 6-48 A) auch eine Heuschrecke (Ensifera, Abb. 6-48 B) unter den Opfern. An den offeneren Bereichen des Standortes klebten durch den Wind vertragene Pflanzensamen an den Drüsen. Zum Teil waren es so viele, dass der ganze Blütenstand bedeckt war (Abb. 6-47 B, C).



Abb. 6-44 Gefangene Fluginsekten am Standort Lunz, Pfeile zeigen auf die Beute. Balken 1,5 cm.

6 Ergebnisse

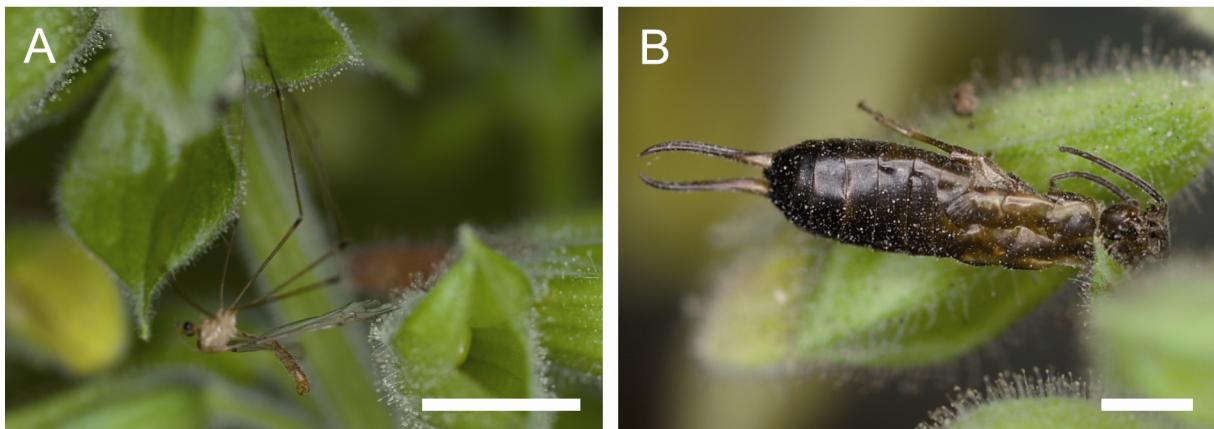


Abb. 6-45 Größere Beutetiere in Lunz, Balken 5 mm. (A) Schnake (Tipulidae). (B) Ohrwurm (Dermaptera).



Abb. 6-46 Gefangene Biene am Standort Lunz, die sich nach ca. 5 min wieder befreien konnte. Größe der Biene ca. 15 mm.



Abb. 6-47 Standort Wien. (A) Fressende Raupen, Balken 0,5 cm. (B) Kleben gebliebene Samen von *Taraxacum* sp. Balken 0,5 cm. (C) Mit Flugsamen verklebter Blütenstand, Balken 5 cm.



Abb. 6-48 Beutetiere am Standort Wien. (A) Kleines Fluginsekt, Balken 0,5 cm. (B) Heuschrecke (Ensifera), Balken 1 cm.

„Pflanzenfresser“

Abgesehen von den – toten – Opfern habe ich auf den Blütenständen auch – lebende – Bewohner gefunden. In Lunz kamen sowohl Raupen und Schnecken auf der Pflanze (Abb. 6-49) als auch eine Spinne in ihrem Netz vor.

In Wien fraßen Raupen Löcher in die Kelchblätter (Abb. 6-47 A), die Klebrigkeit der Drüsen schien sie nicht zu stören.



Abb. 6-49 Von der Klebrigkeit der Drüsen unbeeindruckte „Fresser“ am Standort Lunz. Balken 1 cm. (A) Raupe. (B) Schnecken.

Wanzen

Außer diesen „Fressern“ habe ich auch noch verschiedene Arten von Wanzen entdeckt, die auf den Blütenständen der Pflanze herumspazierten. Auch sie ließen sich von den klebrigen Drüsen nicht stören, eher schienen sie mit ihren langen Beinen direkt dazwischen steigen zu können (Abb. 6-50 B, C,

6 Ergebnisse

Abb. 6-51 B).

Die Bestimmung der Wanzen zeigte, dass zum Untersuchungszeitpunkt in Lunz 2 Arten der Familie der Weichwanzen (Miridae) vorkamen: *Dicyphus pallidus* (Herrich-Schaeffer, 1836) (Abb. 6-50) und *Macrolophus pygmaeus* (Rambur, 1839) (Abb. 6-52 B).

In Wien traten 3 Arten der Miridae, 1 Art der Familie der Baumwanzen (Pentatomidae) sowie Larven der Glasflügelwanzen (Rhopalidae) auf:

Miridae: *Dicyphus errans* (Wolff, 1804) (Abb. 6-52 A), *M. pygmaeus* (Abb. 6-52 B) und *Macrotylus quadrilineatus* (Schrink, 1785)

Abb. 6-51).

Pentatomidae: *Eysarcoris venustissimus* (Schrink, 1776) (Abb. 6-53).

Am Standort Lunz befanden sich zum Zeitpunkt der Datenaufnahme folgende Pflanzen in direkter Nachbarschaft zu *S. glutinosa*: 1 Apiaceae, 2 *Sambucus* sp., 1 *Acer platanoides*, 7 *Urtica dioica*, 11 *Lamium purpureum*, 4 *Impatiens* sp. Auf keiner dieser Pflanzen habe ich Wanzen gefunden.



Abb. 6-50 *Dicyphus pallidus* (Miridae), Länge der Wanzen ca. 6 mm. (A)+(B) Auf Kelchblättern. (C) Auf der Unterlippe einer Blüte.



Abb. 6-51 *Macrotylus quadrilineatus* (Miridae), Länge der Wanzen ca. 5 mm. (A) Am Spross des Blütenstandes. (B) Auf einem Kelchblatt.

6 Ergebnisse

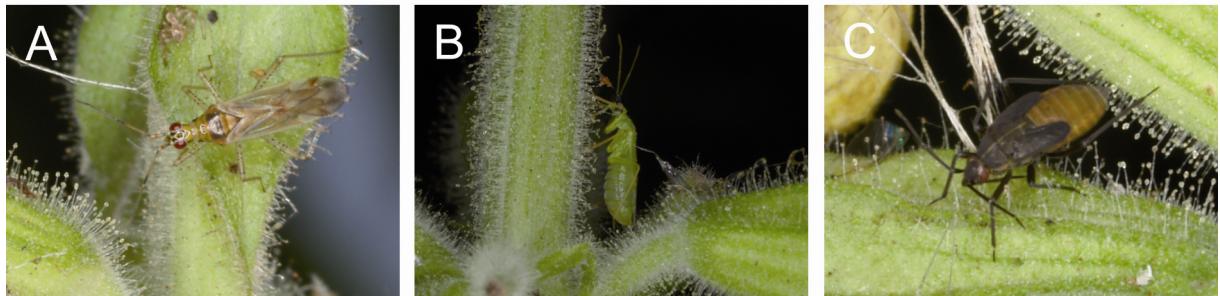


Abb. 6-52 (A) *Dicyphus errans* (Miridae) auf einem Kelchblatt, Länge der Wanze ca. 5 mm. (B) *Macrolophus pygmaeus* (Miridae) am Spross des Blütenstandes, Länge der Wanze ca. 3,5 mm. (C) Glasflügelwanzenlarve (Rhopalidae) auf einem Kelchblatt, Länge der Wanze ca. 4 mm.



Abb. 6-53 *Eysarcoris venustissimus* (Pentatomidae), Länge der Wanzen ca. 5 mm. (A) am Spross des Blütenstandes (B) Auf der Oberseite eines Tragblattes (C) In einer Blüte.

In Tab. 6-5 sind die Mittelwerte der Pflanzenhöhe sowie der Anzahl der Beute und der Wanzen angegeben.

Um zu sehen, ob die Anzahl der häufigsten Wanzen (*D. pallidus*, *M. pygmaeus*) von der Pflanzenhöhe bzw. der Anzahl der Beutetiere abhängig ist, habe ich die Korrelationen zwischen diesen Parametern berechnet. Ebenso habe ich die Abhängigkeit der Beutezahl von der Pflanzenhöhe ermittelt. All diese Beziehungen habe ich sowohl für jeden Standort, als auch für die zusammengefassten Daten im SPSS (Version 16.0) berechnet.

In Wien waren Beutezahl und Pflanzenhöhe positiv korreliert (auf 0,01 Niveau signifikant). Die Anzahl von *M. pygmaeus* zeigte eine positive Abhängigkeit sowohl von der Pflanzenhöhe als auch von der Beutezahl (auf 0,05 Niveau signifikant).

Die Berechnung der Korrelationen zwischen den gesamten Prüfparametern ($n = 100$) zeigt einen signifikanten Zusammenhang zwischen Höhe und Beute (auf 0,01 Niveau signifikant) und zwischen der Anzahl von *D. pallidus* und *M. pygmaeus* (auf 0,05 Niveau signifikant).

6 Ergebnisse

Tab. 6-5 Durchschnittliche Höhe der Pflanzen sowie Beute- und Gesamtwanzenzahl. Mittelwert ± Standardabweichung.

Standort	Lunz (n = 50)	Wien (n = 50)	Gesamt (n = 100)
Höhe [cm]	91 ± 16	93 ± 21	92 ± 19
Beutezahl	29 ± 16	32 ± 27	31 ± 23
Gesamtwanzenzahl	4 ± 4	2 ± 2	3 ± 3

Fangversuche

Am Standort Wien auf Blütenstände gesetzte Individuen von *D. melanogaster* blieben zwar einige Sekunden sitzen, hatten jedoch keinerlei Schwierigkeiten wegzufliegen, was auch alle taten.

Die beiden Ansätze des Fangversuches in Petrischalen ergaben unterschiedliche Resultate:

- a) Die Fruchtfliegen blieben zwar ein wenig an den Drüsen des Blütenstandes kleben, hatten allerdings keine großen Schwierigkeiten, wieder wegzufliegen. Bei Versuchsende klebte keine der 10 Fliegen an der Pflanze, alle lebten noch. Die Wanzen bewegten sich frei in der Petrischale, die Drüsen schienen keinen Einfluss auf ihre Beweglichkeit zu haben. Während ich sie beobachtete, putzten sie sich, eine *D. pallidus* saugte am nassen Filterpapier und ca. 20 min nach Versuchsbeginn saugte ebenfalls eine *D. pallidus* an einer alten Beute, die schon vor Versuchsbeginn am Blütenstand geklebt war.
- b) Bei Versuchsende waren alle *D. melanogaster* tot, 10 klebten auf Kelchen des 10 cm langen Blütenstandes, 2 lagen daneben. 1 war scheinbar entkommen.

6.3.4 Cytochemie

Sudan IV-Nachweis von Fetten, Ölen und Wachsen

Nach 45 min Färbung von frischem Pflanzenmaterial in Sudan IV zeigte sich im Vergleich zur Kontrolle keinerlei Färbung. Im Plasma der Drüse schienen zwar Öltröpfchen vorhanden zu sein, diese waren jedoch nicht gefärbt (Abb. 6-54 A, B). 45 min Färbung von in Chromsäure fixierten Drüsen zeigte eine Färbung des Sekretes, jedoch nicht des Plasmas (Abb. 6-54 C). Ebenfalls in Chromsäure fixierte, aber für 68 h gefärbte Drüsen wiesen eine deutliche orange Farbe der Drüsen auf, wobei die Färbung des Sekrets hier besonders intensiv war (Abb. 6-54 D).

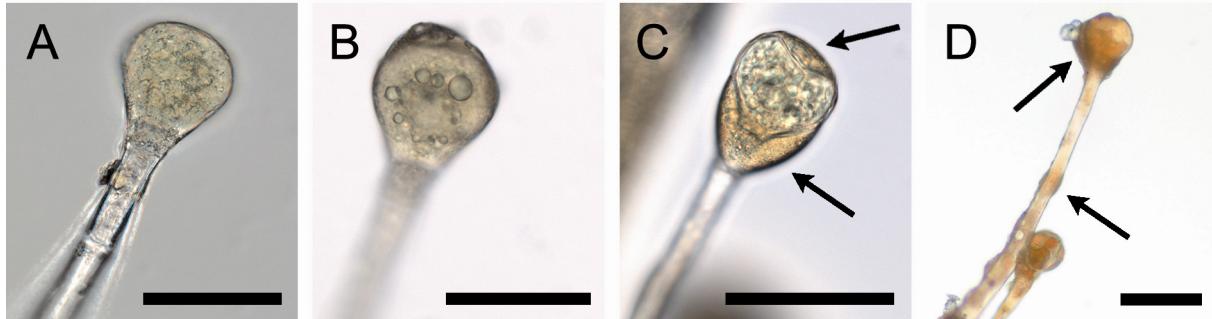


Abb. 6-54 Sudan IV-Färbung an Drüsen des Kelches, Pfeile in (C) und (D) zeigen auf gefärbtes Sekret, Balken 50 µm. (A) Kontrolle, Frischmaterial. (B) 45 min Sudan IV-Färbung, Frischmaterial. (C) 45 min Sudan IV-Färbung, Chromsäure-fixiert. (D) 68 h Sudan IV-Färbung, Chromsäure-fixiert.

Proteinnachweis

Nach der Xanthoproteinreaktion nach Molisch (1916) habe ich weder in den Drüsen des Kelchblattes und dessen Parenchym noch in den Zellen des Kronblattes einen Hinweis auf Proteinspeicherung entdeckt. Im Vergleich zur jeweiligen Kontrolle (A) zeigten sich keine dunklen Komplexe (Abb. 6-55, Abb. 6-56).

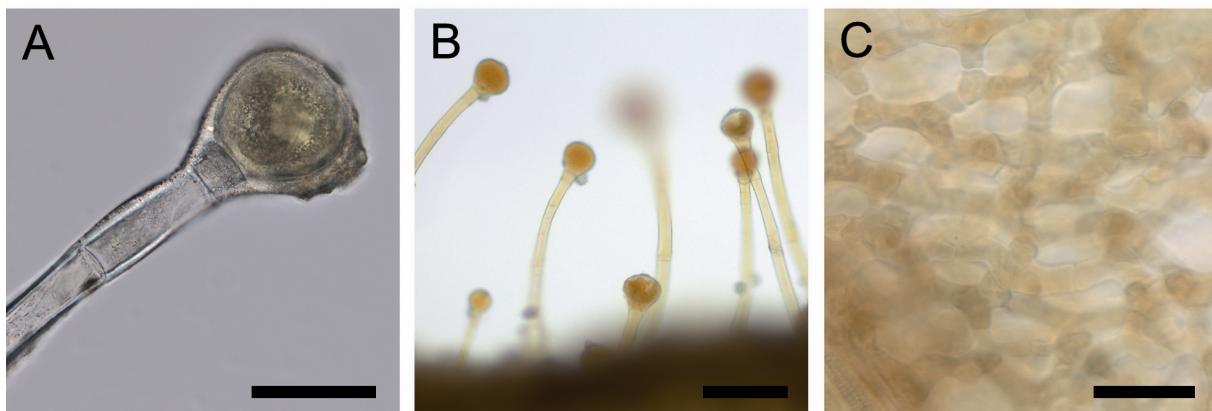


Abb. 6-55 Proteinnachweis im Kelch. (A) Kontrolle, Balken 50 µm. (B) Drüsen, Balken 250 µm. (C) Parenchym, Balken 25 µm.

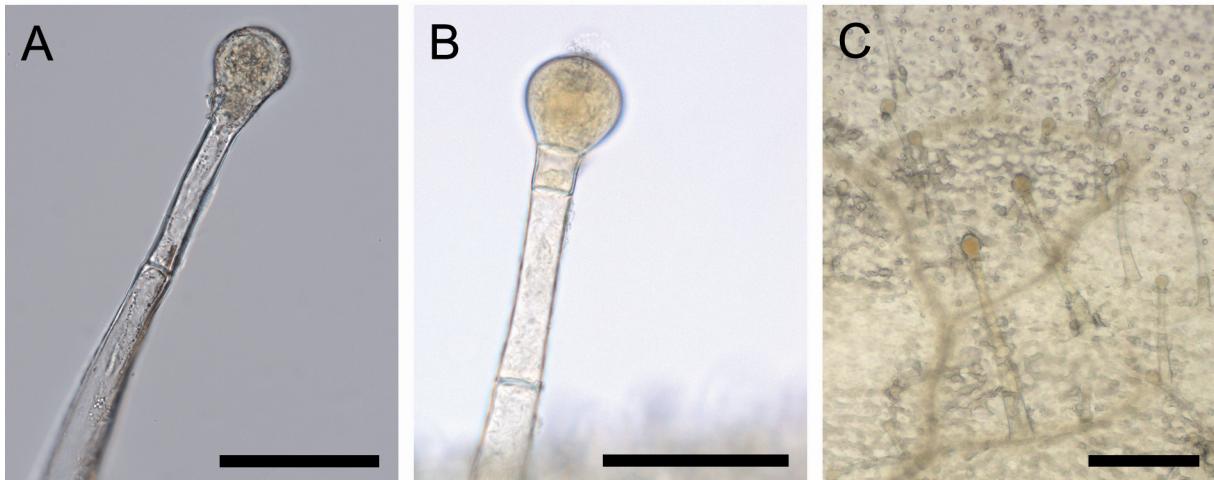


Abb. 6-56 Proteinnachweis im Kronblatt. (A) Kontrolle, Balken 50 µm. (B) Drüse, Balken 50 µm. (C) Parenchym, Balken 150 µm.

Stärkenachweis

Beim Nachweis mit Lugol auf Stärke zeigte sich keine Färbung von Stärkekörnern im Parenchym oder den Drüsen des Kelches (Abb. 6-57).

Auch im Kronblatt waren in den Parenchymzellen keine Hinweise auf Stärkebildung zu sehen (Abb. 6-58 A). Nur im Sekret der Drüse eines Kronblattes war eine leichte Braunfärbung erkennbar, im Drüsenköpfchen selbst war keine Färbung zu erkennen (Abb. 6-58 B).

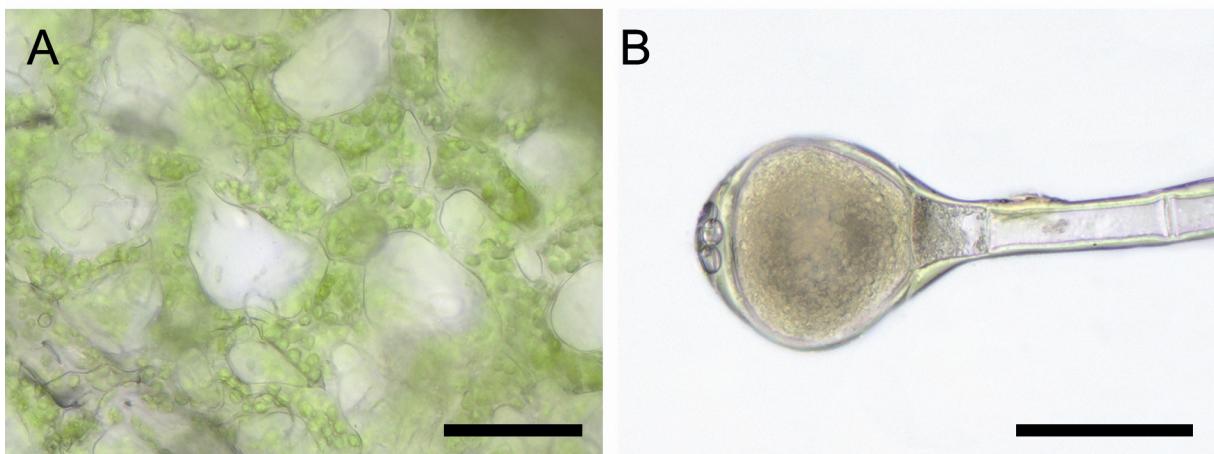


Abb. 6-57 Stärkenachweis mit Lugol an frischem Pflanzenmaterial, Balken 50 µm. (A) Flächenschnitt eines Kelchblattes. (B) Drüse eines Kelches.

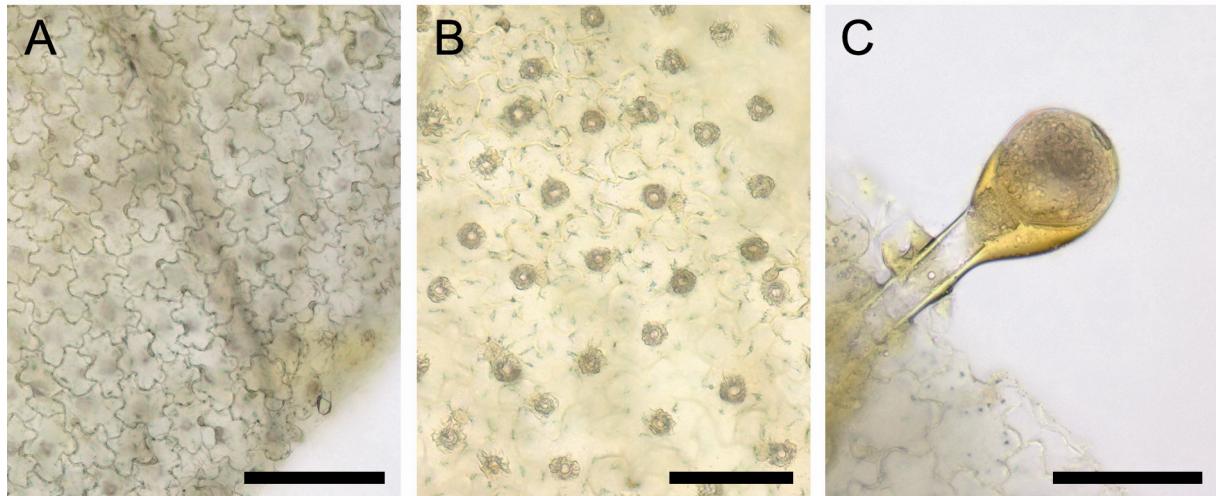


Abb. 6-58 Stärkenachweis mit Lugol an frischem Pflanzenmaterial. (A) Flächenschnitt eines Kronblattes, Balken 100 µm. (B) Wie (A) in Schärfeebe der Stomata, Balken 50 µm. (C) Drüse eines Kronblattes, Balken 50 µm.

Nachweis saurer Kompartimente

Der Großteil der Drüsen sowohl des Kelches als auch der Krone war nach 2 min Neutralrotfärbung ungefärbt. Die Drüsen des Kelches waren zu 99% ungefärbt, nur in einer habe ich gesehen, dass sich der Inhalt des Köpfchens gefärbt hatte (Abb. 6-59 A). In Abb. 6-60 sind 4 der untersuchten Drüsen der Krone dargestellt. In (A) ist keinerlei Färbung aufgetreten, in (B) sieht man gefärbte Kugelchen im Plasma, die kleine Vakuolen sein könnten, in (C) hat sich das ganze Drüsenköpfchen gefärbt. Hier ist es wahrscheinlich, dass die Zelle während des Präparierens kollabiert ist, da auch der Inhalt der ans Köpfchen angrenzende Stielzelle leicht gefärbt war.

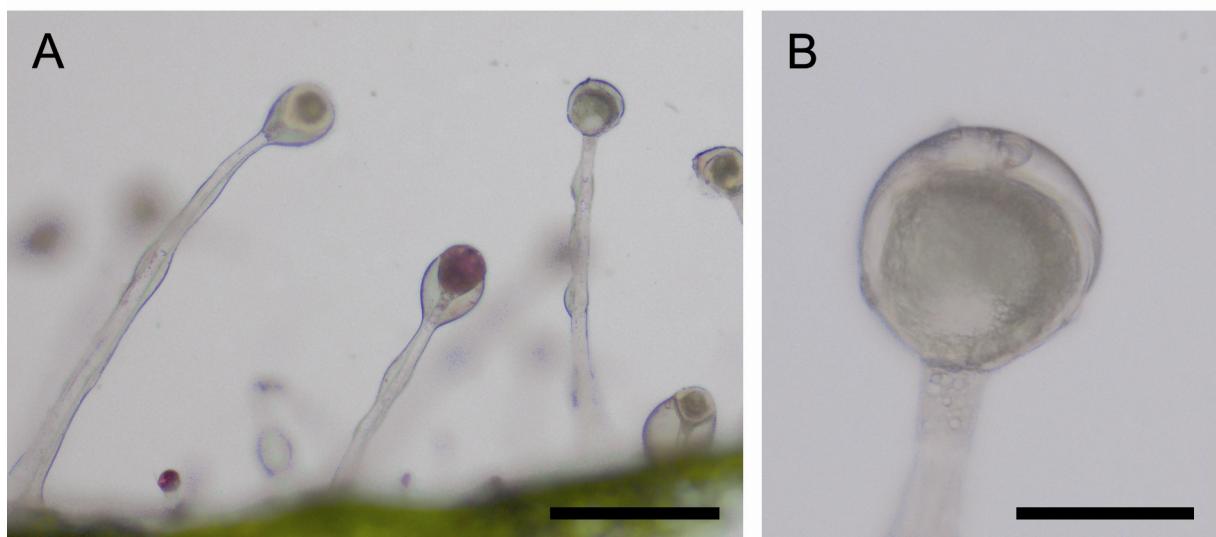


Abb. 6-59 Mit Neutralrot gefärbte Drüsen des Kelches. (A) Balken 200 µm. (B) Balken 50 µm.

6 Ergebnisse



Abb. 6-60 Neutralrotfärbung der Drüsen der Krone, Balken 25 µm. (A) Ungefärbte Köpfchen. (B) Saure Vakuolen? (C) Kollabiertes Drüsenköpfchen.

Enzymnachweis

Durch das Anbringen von Negativfilmstreifen auf Drüsen können Proteasen nachgewiesen werden, da sie die Gelatineschicht des Films verdauen. Um einen Verdau durch Bakterien auszuschließen, habe ich auf manche Streifen eine Lösung von 0,1% Tetracyclin, einem Antibiotikum, aufgebracht.

Die an die Blütenstände angebrachten Negativfilme hatten viele Löcher, beim Entfernen der Filme von der Pflanze war diese dort nekrotisiert. Bei genauerem Betrachten der Filmstreifen habe ich bei manchen Pilzhypfen entdeckt, die zum Teil ein Verdauungsmuster in den Farbschichten verursacht hatten (Abb. 6-62 B, C). Die anderen Verdauungslöcher, bei denen ich keine Spuren von Pilzen gefunden habe, wurden vermutlich von Bakterien verursacht, da es sich hier um Versuchsansätze ohne Tetracyclin handelte und das am Filmstreifen anliegende Pflanzenmaterial abgestorben war.

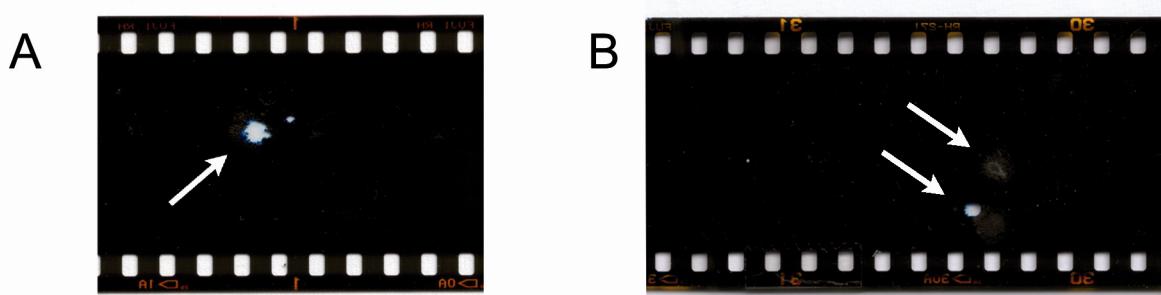


Abb. 6-61 Negativfilmstreifen, Pfeile markieren sichtbare Löcher in der Gelatineschicht. (A) 114 h, ohne BSA. (B) BSA, 0,1% Tetracyclin.

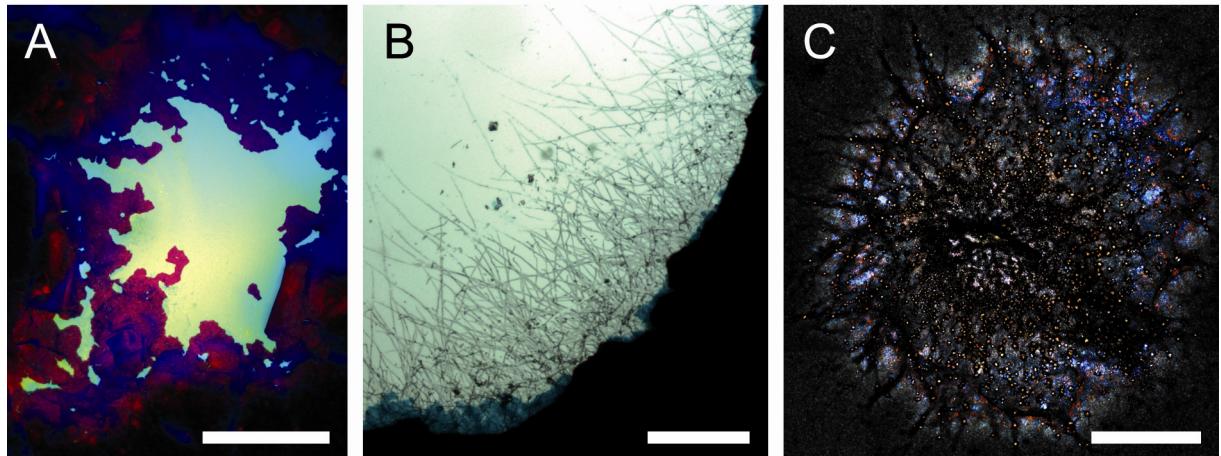


Abb. 6-62 Mikroskopische Aufnahme der „Löcher“ in den Negativstreifen. (A) Balken 0,5 mm. (B) Pilzhyphen im Loch in Abb. 6-61 B, Balken 0,5 mm. (C) Verdauungsspuren von Pilzhyphen, Balken 0,2 mm.

Aufnahmevermögen der Drüsen/ Nachweis von Kutikularporen

Legt man ganze Pflanzenteile so in eine wässrige Methylenblaulösung (1:1000), dass die Ansatzstelle nicht mit dem Farbstoff in Berührung kommt, kann man nach Waschen und Schneiden des Materials feststellen, ob Farbe ins Gewebe eingedrungen ist und somit Rückschlüsse auf das Aufnahmevermögen ziehen.

Die Drüsen zeigten im Allgemeinen keinerlei Reaktion auf die Methylenblaufärbung, auch das Sekret färbte sich nicht. Bei einigen Drüsen war der Farbstoff ins Köpfchen und in die daran grenzende Stielzelle eingedrungen, diese waren vermutlich kollabiert (Abb. 6-63 B). Auch in den Flächenschnitten des Laubblattes war keine Blaufärbung erkennbar, es scheinen also keine Poren zur Aufnahme in Wasser gelöster Stoffe vorhanden zu sein (Abb. 6-65 A, B). Auch nach Aufenthalt in einer feuchten Kammer, wodurch das Öffnen der Stomata erreicht werden sollte, zeigte sich nach Waschen und Schneiden des Blattes keine Färbung, eine Aufnahme über die Spaltöffnungen ist also ebenfalls auszuschließen. Die dunklen Bereiche in Abb. 6-62 sind aufgrund von Lufteinschlüssen entstanden.

6 Ergebnisse

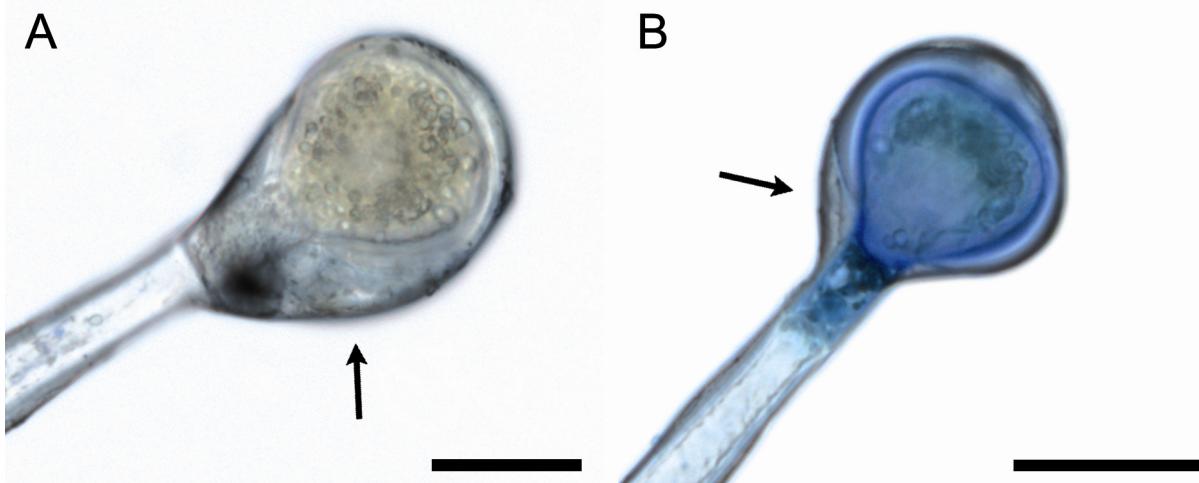


Abb. 6-63 Drüsen des Kelches nach 15 min Methylenblaufärbung, Pfeile markieren Sekret, Balken 50 µm.
(A) Ungefärbte Drüse mit ebenfalls ungefärbtem Sekret. (B) Gefärbtes Drüsenköpfchen mit nicht gefärbtem Sekret.

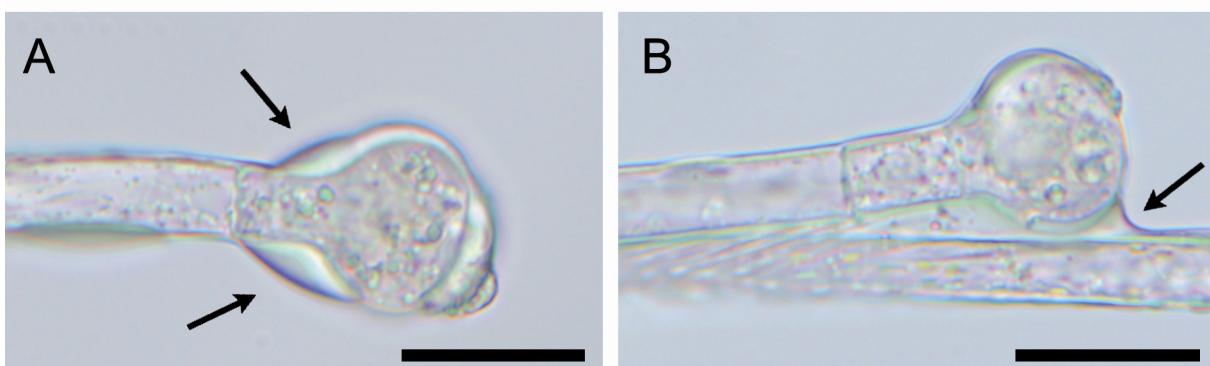


Abb. 6-64 Drüsen der Krone nach 15 min Methylenblaufärbung, Pfeile markieren Sekret. Balken 20 µm.

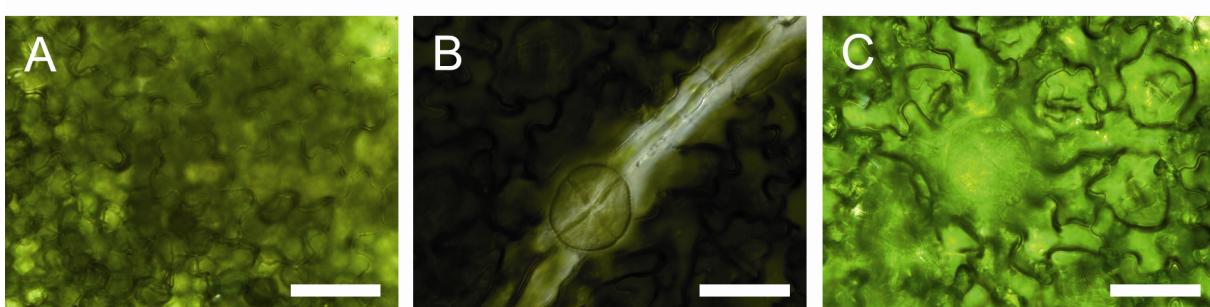


Abb. 6-65 Laubblattflächenschnitte nach Methylenblaufärbung in unterschiedlichen Schärfeebenen.
Balken 50 µm. (A)+(B) Nach 15 min Färbung. (C) 10 min gefärbt nach feuchter Kammer.

7 Diskussion

In dieser Arbeit habe ich mich mit Struktur und Funktion der möglicherweise als tierfangende Fallen fungierenden Pflanzenorgane von *Lathraea squamaria*, *Rubus phoenicolasius* und *Salvia glutinosa* beschäftigt. Untersuchungen zum Boden am Naturstandort, dem Beutefangvermögen, zu gespeicherten Stoffen sowie zur Funktion der Drüsen als Aufnahmee- oder Verdauungsdrüsen sollen die Frage der möglichen Protokarnivorie dieser drei Pflanzen beantworten helfen.

7.1 Methoden

Im Laufe meiner praktischen Arbeit habe ich verschiedene Methoden verwendet. Bei einigen bin ich auf Schwierigkeiten oder missinterpretierbare Ergebnisse gestoßen, weshalb ich sie hier extra zu den pflanzenspezifischen Ergebnissen diskutiere.

7.1.1 Umweltparameter

Verfügbare Nährstoffe im Boden (pH , NO_3^- , PO_4^{3-})

Die Bodenpartikel, deren Durchmesser kleiner sind als 2 mm, ergeben ein Gemenge aus Sand, Schluff und Ton. Diese Fraktion stellt den Teil des Bodens dar, der im Normalfall die für Pflanzen verfügbaren Nährstoffe enthält (Frey & Lösch 2004). Diese liegen im Boden zum Teil als Ionen in frei verfügbarer oder gebundener Form vor. Frei im Bodenwasser gelöste Ionen können einfach über die Wurzeln aufgenommen werden. Aus gebundenen Nährstoffen können so genannte austauschbare Ionen herausgelöst werden, indem sie durch andere Ionen ersetzt werden. Deshalb geben manche Pflanzen über ihre Wurzeln Stoffe ab, die die Ionen aus ihrer Bindung lösen, sich an deren Stelle setzen und sie somit verfügbar machen.

Um freie Ionen zu messen, reicht ein Bodenextrakt mit destilliertem Wasser. Um die austauschbaren Ionen zu messen kann z.B. 1 M KCl verwendet werden. Das Cl^- Ion setzt sich an die Stelle der gelösten Ionen, wodurch sich schließlich mehr Stoffe in Lösung befinden als bei einem wässrigen Extrakt. Somit sollte der Wert des untersuchten Nährstoffes in einem KCl-Extrakt höher sein als in einem wässrigen, da zu den frei verfügbaren Ionen auch noch die austauschbaren dazukommen.

Genau diese Methode wollte ich anwenden, um den aktuellen und den möglichen Gehalt an NO_3^- und PO_4^{3-} zu messen. Die Verwendung des Aquamerck-*Kits* erlaubte dann aber doch nur eine Messung der Nährstoffe in wässriger Lösung, da laut Mercks Gebrauchsanweisung der *Kit* nicht für Proben geeignet ist, die mehr als 1000 mg/l Cl^- Ionen enthalten. Eine

7 Diskussion

1 M KCl-Lösung enthält aber sogar 35,5 g/l Cl⁻ Ionen. Somit habe ich nur die wasserlöslichen Anteile an NO³⁻ und PO₄³⁻ im Boden gemessen.

Der pH wurde allerdings sowohl in wässriger Lösung (pH_{akt.}) als auch in KCl (pH_{pot.}) gemessen, da die pH-Elektrode durch Cl⁻ Ionen nicht gestört wird.

Karnivore Pflanzen wachsen laut dem *cost/benefit* Model von Givnish (1984) an sonnigen, feuchten und nährstoffarmen Standorten. Sie sind meist kalzifug und gedeihen selbst in konkurrenzfreier Kultur nicht auf nährstoffreichem Boden (Braem 2002; Juniper *et al.* 1989). Die oben angeführten Methoden habe ich angewendet, um die Nährstoffsituation am Naturstandort zu ermitteln und so einen Vergleich mit dem Modell und somit Rückschlüsse auf eine mögliche (Proto-) Karnivorie zu ermöglichen.

7.1.2 Anatomie

Fangorgane

Die Fallenorgane der meisten karnivoren Pflanzen werden von Laubblättern gebildet, wie z.B. die Kannenfallen von *Sarracenia*, die Klebfallen von *Drosera*, die Klappfallen von *Dionaea* oder die Reusenfallen von *Genlisea*. Bei machen Gattungen sind nur Teile der Blätter in Fallen umgewandelt. Die Kannenfalle von *Nepenthes* z.B. wird nur aus dem Oberblatt gebildet (Juniper *et al.* 1989).

Die Bildung der Fallen aus den Laubblättern ermöglicht den Pflanzen einen möglichst großen Abstand der Beute fangenden Organe von den Blüten. Dadurch verhindern sie, dass ihre Bestäuber versehentlich als Beute enden, was für ihre sexuelle Fortpflanzung hinderlich wäre (Barthlott *et al.* 2004).

Die als Fangorgane in Frage kommenden Pflanzenteile meiner drei Versuchspflanzen habe ich auf ihre grundsätzliche Funktion, ihre mögliche Eigenschaft als Falle, ihre Lage zu den Fortpflanzungseinheiten und auf ihre Anatomie hin untersucht.

Drüsen

Drüsen sind im Pflanzenreich weit verbreitet. Vor allem als Nektar- und Duftdrüsen sind sie wohlbekannt. Bei karnivoren Pflanzen übernehmen sie außer der Produktion von Anlockstoffen für die Beute auch noch die Aufgabe als Verdauungsdrüsen, die Enzyme abgeben und gelöste Nährstoffe aufnehmen können (Juniper *et al.* 1989). Man unterscheidet gestielte, sitzende und eingesenkte Drüsen, deren Vorkommen und Aufgaben von Gattung zu Gattung unterschiedlich sein können (Barthlott *et al.* 2004).

Bei meinen Untersuchungen der Drüsen habe ich das Augenmerk auf ihre Anatomie, ihre Eignung als Verdauungsdrüsen und auf ihre Fähigkeit zur Aufnahme gelöster Substanzen gelegt.

7.1.3 Fangvermögen

Eine der vier Eigenschaften, die eine Pflanze laut Juniper (1989) aufweisen muss, um als karnivor zu gelten, ist das Fangen und Festhalten von Beute.

Um über eine mögliche Zuordnung meiner Versuchspflanzen zu den Protokarnivoren entscheiden zu können, habe ich das Fangvermögen von *R. phoenicolasius* und *S. glutinosa* mit Fruchtfliegen, das von *L. squamaria* mit Springschwänzen und Paramecien getestet.

Die Ergebnisse der Fliegenfangversuche (*R. phoenicolasius* 0, *S. glutinosa* durchschnittlich 5) lagen weit unter dem durchschnittlich erreichten Fangvermögen am Standort (*R. phoenicolasius* 2 ± 1 , *S. glutinosa* 31 ± 23). Auch als ich am Naturstandort von *S. glutinosa* eine Fliege auf ihren Kelch gesetzt habe, flog diese einfach wieder weg.

Daraus schließe ich, dass die Wahl von Fruchtfliegen als Beute nicht passend war, um aussagekräftige Versuchsergebnisse zu erreichen. Mit der Größe der Tiere hat dies, denke ich, nichts zu tun, da *S. glutinosa* an ihrem Naturstandort durchaus gleich große (Abb. 7-1) oder sogar größere Tiere (siehe 6.3.3) zum Opfer fallen.

Zudem habe ich bemerkt, dass auch die Blätter von *Pinguicula* sp., die eindeutig fleischfressend ist, auf dem Fensterbrett meiner Wohnung keine Fruchtfliegen, wohl aber andere Fluginsekten fangen.

Krbez (2001) schreibt, dass er bei seinen Versuchen zur Aufnahmefähigkeit der Drüsen von *R. phoenicolasius* Fruchtfliegen als Beute verwendet hat. Allerdings erwähnt er nicht, ob er die Fliegen tot oder lebendig auf den Kelch aufgebracht hat. Aufgrund meiner Ergebnisse der Beuteauszählung am Naturstandort denke ich jedoch, dass Fruchtfliegen von der Größe her nicht in das gängige „Beuteschema“ dieser Pflanze fallen und Krbez (2001) tote Fliegen verwendet hat.

Mein Schluss ist, dass nach meinen Fangversuchen mit Fruchtfliegen keine Beurteilung des Fangvermögens von *R. phoenicolasius* oder *S. glutinosa* möglich ist.

Die Fangversuche mit *L. squamaria* habe ich zu Beginn meiner Arbeit mit frisch ausgegrabenen Rhizomstücken durchgeführt. Die Untersuchungen zur Anatomie der Schuppenblätter erfolgten aber erst ein paar Monate später. Dadurch habe ich erst im

Nachhinein festgestellt, dass die als Beute angebotenen Springschwänze (Collembolen) zu groß für die Lakunen sind. Durch die Länge der Collembolen von ca. 1-5 mm passen sie wohl kaum in die wenige mm langen und sehr verzweigten Lakunenaushöhlungen, geschweige denn durch den wenige μm breiten Öffnungsspalt der Schuppenblätter. Ich empfehle daher, zukünftige Fangversuche mit deutlich kleineren Tieren durchzuführen.



Abb. 7-1 Vergleich der „Versuchsfliege“ mit ca. gleich großer am Standort vorgefundener Beute. Balken 5 mm. (A) Fangversuch mit *Drosophila melanogaster* auf einem Kelch. (B) Am Naturstandort gefangenes Insekt auf der Unterseite eines Tragblattes.

7.1.4 Cytochemie

Sudan IV-Nachweis von Fetten, Ölen und Wachsen

Das Sekret, das von den Drüsen karnivorer Klebfallenpflanzen ausgeschieden wird, kann je nach Pflanze aus unterschiedlichen Inhaltsstoffen bestehen. Bei *Drosera* ist das Sekret wasserlöslich und besteht hauptsächlich aus Zuckern. Es wird daher als Schleim bezeichnet. Bei der Protokarnivoren *Roridula* besteht das Sekret aus Lipiden und Terpenen, ist also harzig (Voigt & Gorb 2008). Dadurch kann *Roridula* ziemlich große Tiere wie Schmeißfliegen (*Calliphora vicina*) mit einer Länge von ca. 11 mm fangen (Voigt *et al.* 2009).

Um Lipide in den Sekreten der Drüsen nachzuweisen, eignet sich eine Färbung mit Sudan IV, das sehr lipophil ist und sich daher in fettreichen Substanzen sowie in den Kompartimenten, die solche beinhalten, anreichert. Durch ihre orange-rote Färbung sind diese im Lichtmikroskop gut zu erkennen.

Proteinnachweis

Proteine kommen als Grundbausteine der Zellen in allen Pflanzen vor. Sie haben sowohl strukturelle als auch funktionelle Bedeutung. Neben diesen sind für karnivore Pflanzen vor allem Enzyme wichtig. Sie werden von den Drüsen abgegeben und ermöglichen eine Verdauung der Beute. In den dadurch gelösten Nährstoffen wiederum befinden sich tierische Proteine, die von der Pflanze aufgenommen und gespeichert werden können.

Mit der Xanthoproteinreaktion nach Molisch (1916) können solche gespeicherten Proteine nachgewiesen werden. Sie sind dann als dunkle Komplexe im Gewebe sichtbar.

Gerbstoffnachweis

In vielen Pflanzen kommen Gerbstoffe als Fraßschutz vor, z.B. in der Rinde holziger Pflanzen. Der hier durchgeführte Nachweis diente vor allem als Kontrolle, da der oben angeführte Proteinnachweis auch auf gespeicherte Gerbstoffe positiv reagieren kann. Die dunklen Komplexe in den Drüsenscheiden von *R. phoenicolarius* traten sowohl beim Protein- als auch beim Gerbstoffnachweis auf. Daraus kann man nur schließen, dass sie auf jeden Fall Gerbstoffe enthalten. Ob darin auch Proteine vorkommen, lässt sich mit dieser Methode nicht nachweisen. Dafür bräuchte man einen spezifischeren Proteinnachweis.

Stärkenachweis

Viele höhere Pflanzen speichern Energie als Stärke. Die Bildung erfolgt in Plastiden, wie etwa in Chloroplasten photosynthetisierender Pflanzenteile oder in Amyloplasten in verschiedenen Speicherorganen, die meist unterirdisch liegen. Solche Reserven findet man oft in Überdauerungsorganen wie z.B. bei Zwiebeln oder Kartoffeln. Speichert eine Pflanze Stärke, kann man davon ausgehen, dass sie sich nicht an allgemeinem Nährstoffmangel leidet.

Nachweis saurer Kompartimente

In Pflanzenzellen sind vor allem in der Vakuole und in Lysosomen Lösungen enthalten, die eine niedrige pH aufweisen. Auch die Enzyme zur Verdauung aufgenommener Stoffe haben ihr Optimum im sauren Bereich, in der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes* liegt er bei etwa 2 (Steckelberg *et al.* 1967).

Der Nachweis saurer Bereiche in den Zellen kann mit der Färbung mit Neutralrot erfolgen. Dieser Farbstoff reichert sich in sauren Kompartimenten nach dem Prinzip der Ionenfalle an (Bancher & Höfler 1959), wodurch diese aufgrund ihrer Rotfärbung lichtmikroskopisch gut erkennbar sind.

Ich habe diese Versuche durchgeführt, um herauszufinden, ob sich in den untersuchten Drüsen viele Lysosomen befinden. Ihr Vorkommen kann ein Hinweis auf aufgenommene Substanzen sein, muss es aber nicht, da jede Pflanzenzelle lytische Enzyme besitzt und sie zum Teil in eigene Kompartimente packt, damit die Plasmahaltsstoffe nicht verdaut werden.

Enzymnachweis

Zur Verdauung der gefangenen Tiere sind Enzyme notwendig. Diese können von vielen karnivoren Pflanzen selbst synthetisiert werden. Manche, wie z.B. *Brocchinia* und *Catopsis*, leben allerdings in Symbiose mit Mikroorganismen, die diesen Teil der Beuteverwertung übernehmen (Barthlott *et al.* 2004).

Der Enzymnachweis mit Hilfe eines Diafilmstreifens beruht auf der Fähigkeit bestimmter Enzyme (Proteasen) die gelatinehaltige Farbschicht des Films zu verdauen. Dadurch entstehen Löcher in der schwarzen Schicht, die mit freiem Auge oder im Stereomikroskop gut erkennbar sind (Heinrich 1998). Um einen Verdau durch Bakterien auszuschließen, kann es helfen, bei der Filmstreifentechnik ein Antibiotikum wie z.B. Tetracyclin auf die Gelatineschicht aufzubringen.

Beim Befestigen der Filmstreifen auf die drüsensetzten Pflanzenteile habe ich bemerkt, dass sich durch das Auftragen von Flüssigkeiten, wie z.B. in Wasser gelöstes BSA oder Tetracyclin, die Gelatineschicht aufweicht. Dadurch kam es bei meinen Versuchen mit *R. phoenicolasius* aufgrund der mit Stacheln besetzten Sprossachse zum Teil zu Beschädigungen der farbtragenden Schicht. Diese Löcher können leicht als Verdauungsspuren interpretiert werden. Zur Kontrolle habe ich daher den Versuch an Sprossen wiederholt, von denen ich vorher die Stacheln entfernt hatte. Die hier angebrachten Filmstreifen zeigten keine Beschädigung der Farbschicht.

Der Ursprung der Enzyme, die die Gelatineschicht angreifen lässt sich mit dieser Methode nicht eindeutig klären. Selbst wenn helle Stellen am Film auftreten, heißt das nicht, dass die Proteasen von der Pflanze abgegeben wurden. Sie können auch von Pilzen oder Bakterien stammen, die auf der Pflanze leben. So habe ich beim Versuch mit *S. glutinosa* Verdauungsspuren am Filmstreifen gefunden, deren Entstehung ich mit freiem Auge pflanzlichen Enzymen zugeschrieben hätte. Beim Betrachten im Mikroskop habe ich jedoch überall dort, wo Löcher erkennbar waren, Pilzhypfen entdeckt, deren Abgabe von Proteasen zur Auflösung der Farbschicht geführt hat.

7 Diskussion

Bei Anwendung dieser Methode sollte also beachtet werden, dass sowohl spitze Pflanzenteile, wie z.B. Stacheln, als auch ein unvorsichtiges Aufbringen der Filmstreifen sowie eine Missinterpretation des Ursprungs der für die Verdauung verantwortlichen Enzyme zu falschen Ergebnissen führen können.

Methylenblaufärbung

Bei fast allen höheren Pflanzen ist die äußerste Zellschicht, die Epidermis, von einer Kutikula überzogen. Diese besteht aus Wachs und schützt die Pflanze vor störenden Umwelteinflüssen. Sie erschwert allerdings auch einen möglichen Stoffaustausch mit der Umgebung (Riederer 2006). Um den für die Photosynthese notwendigen Gasaustausch zu gewährleisten, haben die meisten höheren Pflanzen Spaltöffnungen, die je nach Bedarf geöffnet oder geschlossen sein können.

Bei karnivoren Pflanzen kann zudem die Kutikula vor allem bei den Drüsen kleinste Öffnungen enthalten (Barthlott *et al.* 2004). Durch diese können sowohl Stoffe abgegeben (Sekrete, Verdauungsenzyme) als auch aufgenommen werden (verdaute Nährstoffe der Beute).

Hält man ein Pflanzenteil so in eine wässrige Lösung mit Methylenblau, dass die Ansatzstelle nicht mit der Flüssigkeit in Berührung kommt, kann man überprüfen, ob über Stomata oder Kutikularporen Wasser aufgenommen wird. Ist Farbe ins Gewebe gelangt, kann man davon ausgehen, dass eine Aufnahme stattgefunden hat.

7.2 *Lathraea squamaria*

7.2.1 Standort

Obwohl sich *L. squamaria* laut Literatur (Fischer *et al.* 2005; Weber 1978) ausschließlich über Haustorien vom Xylemsaft ihrer Wirte ernährt, hat sie dennoch Wurzeln, mit denen sie theoretisch auch Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen könnte. Deshalb habe ich auch hier den Boden auf Nährstoffe untersucht.

Die Extrakte der Bodenproben der Naturstandorte Ternitz und Lobau hatten einen neutralen bis leicht basischen pH_{akt.} ($7,6 \pm 0,3$ bzw. 8,9) und einen etwas niedrigeren pH_{pot.} ($7,3 \pm 0,4$ bzw. 8,3) und wiesen einen messbaren Gehalt an Kalk auf. Der Nährstoffgehalt war mit $28 \pm 21,7$ bzw. 20 NO³⁻ mg/l und $17,6 \pm 16,7$ bzw. 8 PO₄³⁻ mg/l ausreichend, ich würde hier also nicht von einem nährstoffarmen Standort sprechen. Ebenso wenig waren die untersuchten Stellen sonnenexponiert, dafür aber feucht. Da *L. squamaria* aber als Auwaldpflanze gilt und

aufgrund ihrer Kalk ausscheidenden Drüsen auch nicht als kalzifug zu beschreiben wäre, würde ich hier nicht von einem typischen karnivoren Standort sprechen, wie Braem (2002), Givnish (1984) und Juniper (1989) ihn definieren.

7.2.2 Fangvermögen

Karnivore Pflanzen brauchen einen gewissen Fangerfolg, um aus dem Aufwand, den sie betreiben, um überhaupt Tiere fangen zu können, auch einen Nutzen ziehen zu können. Bei *Utricularia* wird der Fangerfolg je nach Standort mit 53-93% der Fallen angegeben (Peroutka *et al.* 2008). Bei *Heliamphora* gilt es schon als wenig, wenn weniger als die Hälfte der Fallen erfolgreich Beute machen (Jaffe *et al.* 1992).

Am Naturstandort Ternitz habe ich im Jahr 2007 in 11 der 680 untersuchten Schuppenblätter Regenwürmer gefunden, die durch die Einlagerung der Rhizome in Alkohol tot waren. Im Jahr darauf habe ich frische Blätter des gleichen Standortes auf Regenwürmer hin untersucht, jedoch weder lebende noch tote gefunden.

Selbst wenn man davon ausgeht, dass die gefundenen Würmer in den Lakunen auch schon vor der Lagerung in EtOH tot waren, wären 11 von 680 – das sind 1,6% – im Vergleich mit karnivoren Pflanzen ein ziemlich geringer Fangerfolg.

Meine Vermutung ist, dass sich die jungen Regenwürmer zum Schutz vor Austrocknung in die Lakunen verkriechen und somit ihre Anwesenheit in den Blättern von den Umweltbedingungen zum Zeitpunkt der Probennahme abhängt. Auch könnte es sein, dass dieses Versteck einen guten Schutz vor möglichen Fraßfeinden bietet. Einen Nutzen für die Pflanze der möglichen Exkreme dieser „Lakunenbewohner“ schließe ich aufgrund des mangelnden Aufnahmevermögens des Lakunen-Gewebes aus.

Um den nötigen Fangerfolg zu erreichen, exponiert jede mir bekannte karnivore Pflanze den Eingang zu ihrer Falle so, dass sie möglichst viele Beutetiere fangen kann. Außerdem weisen sie irgendwelche strukturellen Merkmale auf, die die gefangen Beute an der Flucht hindern sollen (Barthlott *et al.* 2004).

Bei *L. squamaria* ist der Zugang zu den im Blatt liegenden Lakunen durch die dichte Anordnung der Schuppenblätter an der Sprossachse schwer zugänglich. Zudem habe ich – wie auch schon Studnicka 1982 – in den Schuppenblättern keinerlei Strukturen gefunden, die als Rückhaltevorrichtungen angesehen werden könnten. Weder Reusenhaare noch Wachskristalle oder Ähnliches kleiden den Lakuneneingang oder deren Verzweigungen aus.

Die im Fangversuch angebotenen Pantoffeltierchen konnten somit – und aufgrund ihrer Kleinheit – ohne Probleme in die Lakunen hinein und ebenso ungehindert auch wieder heraus schwimmen.

7.2.3 Lakunenflüssigkeit

Die enzymhältigen Sekrete karnivorer Pflanzen sind größtenteils sauer, da das Optimum der meisten Verdauungsenzyme im sauren Bereich liegt. Die Kannenflüssigkeit von *Nepenthes* beispielsweise hat einen pH von 2 (Steckelberg *et al.* 1967).

Die von den Drüsen ausgeschiedene Flüssigkeit in den Lakunen der Schuppenblätter von *L. squamaria* hatte einen pH von ca. 7,5. Sollten hier Enzyme enthalten sein, müssten sie ziemlich anders funktionieren als dies von *Nepenthes* bekannt ist.

Um zu überprüfen, ob vielleicht Proteasen in der Lakunenflüssigkeit enthalten sind, deren Optimum nicht im sauren Bereich liegt, habe ich einen Tropfen auf die Gelatineschicht eines Filmstreifens aufgebracht. Nach 2 Tagen zeigte sich, dass keine Verdauung der Gelatineschicht stattgefunden hat, ein Vorkommen von Proteasen ist also nicht anzunehmen. Auch das Vorkommen eines Pilzes (*Absidia corymbifera*, Zygomycetes) in den Lakunen spricht gegen ein Vorkommen von Enzymen, da diese ja sonst auch die Pilzhypfen verdauen würden.

Der osmotische Wert von Flüssigkeiten ist im Normalfall umso höher, je mehr gelöste Stoffe darin enthalten sind. Allerdings sind in der Flüssigkeit der Kannenfallen von *Nepenthes* sowohl Anlockstoffe als auch Verdauungsenzyme enthalten und dennoch liegt ihr osmotischer Wert bei nur 1,4 mOsm (Steckelberg *et al.* 1967).

Die Lakunenflüssigkeit von *L. squamaria* hat mit 44 bzw. 101 mOsm einen deutlich höheren osmotischen Wert als die Kannenflüssigkeit von *Nepenthes*. Auch habe ich in den Lakunen Kalkkristalle gefunden, die so groß waren, dass ich glaube, dass sie in den Lakunen entstanden sind. Dies spricht für die bestehende Vermutung von Haberlandt (1897) und Ziegler (1955), dass die Drüsen als ausscheidende Organe dienen, durch deren Aktivität sich gelöste Stoffe in der Lakunenflüssigkeit anreichern, wodurch ein relativ hoher osmotischer Wert entsteht.

7.2.4 Speicherstoffe

Die typische Zusammensetzung von Xylemsaft ändert sich sowohl diurnal als auch saisonal. Grundsätzlich liegt der pH im leicht sauren Bereich (5-6,5) und beinhaltet hauptsächlich

7 Diskussion

anorganische Kationen (vor allem Ca^{2+} und K^+) und einige Anionen (z.B. SO_4^{2-} , Cl^- , PO_4^{3-} , NO^{3-}). Die wenigen im Xylemwasser enthaltenen organischen Moleküle sind meist Aminosäuren (Lösch 2001). Ein besonders hoher Gehalt an gelösten Stoffen im Xylem tritt im Frühjahr im so genannten Blutungssaft auf, wenn die Pflanzen zum Austrieb viele Nährstoffe transportieren müssen.

L. squamaria nutzt genau diese Zeit, um ihren Wirten möglichst viele dieser Stoffe zu entziehen, so dass sie damit sowohl die Blütenbildung fördern als auch Reservestoffe für die restliche Zeit des Jahres speichern kann. Somit ist sie ein Blutungsschmarotzer (Weber 1978; Ziegler 1955).

Ich habe die Rhizomstücke für meine Untersuchungen im April ausgegraben, also gerade im Frühjahr, zur Zeit des Blutungssafes. In fast allen Parenchymzellen der Schuppenblätter habe ich Stärkekörper gefunden. Das unterstützt die Theorie des Blutungsschmarotzers. Gespeicherte Proteinkomplexe habe ich keine entdeckt. Ich vermute, dass aufgenommene Proteine sofort in Pflanzenmaterial eingebaut werden.

7.2.5 Anatomie und Funktion der Drüsen

Bei Karnivoren Pflanzen kann man gestielte, sitzenden und eingesenkte Drüsen unterscheiden, deren Vorkommen und Aufgaben von Gattung zu Gattung unterschiedlich sind (Barthlott *et al.* 2004). Unterhalb dieser Drüsen dienen endodermale Zellen zur Regulation des Stofftransports zwischen den Drüsenzellen und dem darunter liegenden Gewebe. Durch die stark cutinisierte Zellwand kann der Stofftransport nur durch diese Zellen (also über den symplastischen Transport) erfolgen und ist somit für die Pflanze kontrollierbar. Bei *Pinguicula*, *Genlisea* und *Utricularia* ist es eine einzelne Endodermiszelle, bei *Drosera*, *Drosophyllum* und *Nepenthes* liegt sogar eine ganze Endodermissschicht vor (Heslop-Harrison 1976).

Bei *L. squamaria* wiesen die Stielzellen der Köpfchen- und der Schilddrüsen eine autofluoreszierende Schicht auf, wodurch die als Endodermiszelle gesehen werden könnte.

Beim Nachweis von gespeicherten Proteinen haben sich die Schilddrüsen leicht – im Vergleich zu den Köpfchendrüsen aber deutlich – braun gefärbt. Dies kann ein Hinweis auf einen hohen Proteingehalt im Plasma sein, was wiederum für eine hohe physiologische Aktivität der Drüsen spricht.

Das Aufnahmevermögen der Drüsen habe ich mit gefärbtem Wasser und mit fluoreszenzmarkiertem BSA in wässriger Lösung getestet. Bei der Färbung mit Methylenblau

sind fast alle Köpfchendrüsen kollabiert. Im Plasma der kaputten Zellen hat sich der Farbstoff zum Teil angereichert, doch auch ein Transport durch die Stielzelle nach Kollabieren des Köpfchens ist auszuschließen, da weder die Stielzelle noch das darunter liegende Parenchym bzw. die Epidermis gefärbt waren. Bei den Versuchen mit BSA zeigte sich keine Fluoreszenz in den Zellen, es wurde also kein Farbstoff aufgenommen.

Die hohe physiologische Aktivität und das Unvermögen, in Wasser gelöste Stoffe aufzunehmen zu können, sowie das Kollabieren der Drüsen bei geringen Farbstoffkonzentrationen bestätigen – wie schon die Inhaltsstoffe der Lakunenflüssigkeit – die Annahme, dass es sich um Ausscheidungsdrüsen handelt.

7.2.6 Zusammenfassung

Die Schuppenblätter von *L. squamaria* haben eine entfernte Ähnlichkeit zur Reusenfalle von *Genlisea*, sie weisen jedoch keinerlei Rückhaltevorrichtungen auf. Ihre schuppige Form haben sie hauptsächlich durch ihre Funktion als Speicherorgane, die Lakunen dienen dem Schutz der fragilen Drüsen vor Beschädigung. Die Drüsen eignen sich nicht zur Aufnahme gelöster Stoffe, ihre Aufgabe ist es, durch Ausscheidung von Flüssigkeit den Transpirationssog vom Xylem der Wirtswurzel in die eigenen Leitgewebe aufrecht zu erhalten.

7.3 *Rubus phoenicolasius*

7.3.1 Standort

Manche Pflanzen können aufgrund ihrer Ansprüche Informationen über die Nährstoffsituation an ihrem Standort geben. Brennnesseln (*Urtica dioica*) z.B. wachsen nur auf stickstoffreichen Böden. Sie werden deshalb auch als Nährstoff- oder speziell als Stickstoffzeiger bezeichnet. Karnivore Pflanzen wachsen nicht auf nährstoffreichem Boden, auch nicht in konkurrenzfreier Kultur (Braem 2002).

R. phoenicolasius ist ursprünglich nicht in Österreich heimisch, am untersuchten Standort wurde er vor vielen Jahren kultiviert. Zwischen den buschig angeordneten Trieben wuchsen zum Zeitpunkt der Untersuchung zahlreiche Brennnesseln. Die Bodenproben wiesen einen hohen Gehalt an NO^{3-} ($21,7 \pm 24,7 \text{ mg/l}$) und PO_4^{3-} ($4,3 \pm 1,5 \text{ mg/l}$) auf, der $\text{pH}_{\text{akt.}}$ lag bei $6,6 \pm 0,5$, der $\text{pH}_{\text{pot.}}$ bei $5,5 \pm 0,7$.

Der Standort Fuxengut ist im Vergleich mit der Annahme von Braem (2002) und mit dem *cost/benefit* Model von Givnish (1984) nicht als typischer Standort einer karnivoren Pflanzen anzusehen.

7.3.2 Fangvermögen

Die Fallen der meisten karnivoren Pflanzen haben sich aus Laubblättern entwickelt, wodurch ein möglichst großer Abstand zwischen Fallen und Blüten erreicht werden kann. So wird ein versehentliches Fangen von Bestäubern verhindert (Barthlott *et al.* 2004).

Bei *R. phoenicolasius* sind hauptsächlich die jungen Sprossachsen sowie die Außenseite der Kelchblätter mit klebrigen Drüsen besetzt, die am Standort kleine Fluginsekten sowie eine große Zahl windverbreiteter (= anemochorer) Pflanzensamen, wie z.B. von *Taraxacum*, gefangen hatten. Die Bienen, die die Blüten bestäubten, hatten kein Problem, sich von den Drüsen fernzuhalten, da die Kelchblätter so weit geöffnet waren, dass die Blüten von den Bienen besucht werden konnten, ohne dass diese in Kontakt mit den Drüsen gekommen wären.

Nachdem *R. phoenicolasius* nur sehr kleine Insekten fängt, aber von Bienen bestäubt wird, kann es sein, dass eine räumliche Trennung von Fallen und Blüten nicht unbedingt notwendig ist, um ein versehentliches Fangen der Bestäuber zu verhindern. Durch den Größenunterschied zwischen Beute und Bestäuber ist eine Verwechslung gar nicht erst möglich.

Um zu den Karnivoren gezählt zu werden, muss eine Pflanze Beute anlocken und fangen können. Damit sich die Investitionen für Anlockstoffe und klebrige Sekrete für die Pflanze auszahlen, muss ein gewisser Fangerfolg vorliegen. Bei *Heliamphora* gilt es als wenig, wenn unter 50% der Fallen erfolgreich Beute machen (Jaffe *et al.* 1992; Juniper *et al.* 1989).

Von den untersuchten Triebenden von *R. phoenicolasius* haben nur 15% gar nichts gefangen. Ein Großteil der „Beute“ bestand jedoch aus pflanzlichen Strukturen. Berücksichtigt man nur die Triebe, die tierische Beute gemacht haben, so liegt der Fangerfolg bei 55%. Aufgrund der Größe der gefangenen Strukturen und der hohen Anzahl an Pflanzensamen vermute ich, dass keine spezifische Anlockung von Beute vorliegt, sondern lediglich zufällig angewehtes Luftplankton an den Drüsen hängen bleibt. Ist das der Fall, hängt der Fangerfolg sowohl von Stärke und Richtung des Windes als auch von der Menge der sich in der Luft befindlichen Strukturen ab.

7.3.3 Speicherstoffe

Bei der Untersuchung auf Speicherstoffe in den Kelchblättern fand ich keine gespeicherte Stärke. Beim Nachweis auf Proteine entdeckte ich in den Stielzellen mancher Drüsen kleine schwarze Kristalle. Da die verwendete Xanthoproteinreaktion nach Molisch (1916) auch auf Gerbstoffe positiv reagieren kann, habe ich noch einen Gerbstoffnachweis durchgeführt. Dieser zeigte die gleichen dunklen Kristalle. Man kann also sagen, dass diese Komplexe auf jeden Fall aus Gerbstoffen bestehen, ob darin auch Proteine enthalten sind, lässt sich mit dieser Methode nicht feststellen. Um eine eindeutige Aussage über das Vorkommen von Proteinen machen zu können, müsste in so einem Fall ein spezifischerer Nachweis gemacht werden.

7.3.4 Trichome

Bei der Karnivoren *Genlisea* treten drüslose Haare, die nicht als Reusenhaare fungieren, nur auf den Blütenständen auf, die weit von den unterirdischen Fallen entfernt sind (Lendl 2007). Bei der Protokarnivoren *Roridula gorgonias* sitzen drüslose Haare allerdings auch zwischen den Drüsen der Fangblätter (Voigt *et al.* 2009). Bei nicht karnivoren Pflanzen kann der Fang von Tieren auch als Fraßschutz dienen. So hat z.B. *Passiflora adenopoda* (Passifloraceae) die Fähigkeit, herbivore Schmetterlingsraupen mit ihren hakenähnlichen Trichomen festzuhalten. Dadurch sind sie keine Gefahr mehr als Fressfeinde.

Sowohl lichtmikroskopische als auch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zeigten, dass zwischen den Drüsen von *R. phoenicolasius* zahlreiche drüslose Haare zu finden sind. Sie sind allerdings nicht wie bei *P. adenopoda* hakenförmig gebogen sondern liegen quer durcheinander, so dass ihr Aussehen an eine Ansammlung von Fadenwürmern erinnert. Ihre Funktion konnte ich im Rahmen dieser Arbeit nicht klären. Vermutlich dienen sie als Hitzeschutz oder Ähnliches.

7.3.5 Drüsen

Anatomie und Funktion

In den Drüsen von Kesselfallenpflanzen treten keine Chloroplasten auf (Adlassnig 2007). Auch in den Drüsen der Karnivoren *Drosera* kommen in den Drüsenköpfchen keine Chloroplasten vor, sondern nur im vielzelligen Stiel (Adlassnig, mündliche Mitteilung). In diesem sind auch Leitelemente enthalten. Bei der Protokarnivoren *Roridula gorgonias* kann

7 Diskussion

man die Drüsen in Kategorien unterschiedlicher Länge einteilen, die in einem gewissen Muster auf den Fangblättern angeordnet sind (Voigt *et al.* 2009).

In den Drüsen von *R. phoenicolasius*, die ich untersucht habe, kamen sowohl im Stiel als auch im Köpfchen zahlreiche Chloroplasten vor, die Länge der Drüsenstiele variierte von 70 µm bis 2,5 mm. Da ich Drüsen in jeder Länge gefunden habe, war eine Einteilung in Kategorien (wie z.B. kurz – mittel – lang) nicht möglich. Die Verteilung auf Kelchblatt und Sprossachse war relativ regelmäßig, ein Muster war nicht erkennbar. Durch Einbetten von Kelchblättern in Paraffin und schneiden mit einem Schlittenmikrotom habe ich herausgefunden, dass in den vielzelligen Drüsenstielen keine Leitelemente enthalten sind.

Sekret

Viele Pflanzen geben in irgendeiner Form Sekrete ab. Sehr bekannt ist z.B. Nektar, der mesit der Anlockung von Bestäubern dient. Nektar besteht, wie der Schleim von *Drosera*, hauptsächlich aus Zuckern, besitzt aber im Gegensatz zu letzterem keine Verdauungsenzyme. Bei *Drosera*, *Drosophyllum*, *Dionaea* und *Pinguicula* ist an den Fangorganen eine gewisse Menge Sekret von vornherein vorhanden. Durch Beutefang werden die Drüsen allerdings noch stimuliert, zusätzliche Sekrete und Enzyme abzugeben (Heslop-Harrison 1976).

Das klebrige Sekret von *R. phoenicolasius* habe ich mittels cytochemischer Nachweise auf seine Zusammensetzung hin untersucht. Es löste sich in Wasser, bei der Färbung mit Methylenblau färbten sich die an den Drüsen hängenden Sekrettropfen tiefblau. Es handelt sich also um ein zuckriges Sekret, einen Schleim.

Beim Nachweis auf saure Inhaltsstoffe mit Neutralrot blieben die meisten Drüsen ungefärbt, vereinzelte Ausnahmen waren dafür leuchtend rot. Bei diesen war auch das Sekret rot gefärbt. Der Enzymnachweis mit der Filmstreifentechnik zeigte keine Hinweise auf Proteaseaktivität des Sekrets.

Die unterschiedliche Reaktion der Drüsen bei Färbung mit Neutralrot könnte bedeuten, dass wie bei manchen Karnivoren eine Stimulation der Drüsen notwendig ist, um eine Enzymproduktion auszulösen. Es könnte aber auch sein, dass der Säuregehalt des produzierten Schleims vom Alter der Drüsen abhängig ist. Also z.B. dass eine junge Drüse sauren Schleim produziert, eine ältere aber nicht mehr.

Ist der Schleim sauer, müssen nicht unbedingt Enzyme vorhanden sein, da die Säure den natürlichen Zerfall von Proteinen beschleunigt (Plummer & Jackson 1963).

Aufnahmevermögen

Alle karnivoren und protokarnivoren Pflanzen weisen irgendeine Art von Aufnahmevermögen auf, wodurch sie letztendlich an die Nährstoffe der gefangenen Beute kommen (Juniper *et al.* 1989). Bei *Drosera* zeigt der Test mit Methylenblau, dass der Farbstoff nicht in die Schleim produzierenden Drüsen eindringt. Hier scheint die Aufnahme gelöster Stoffe die Aufgabe der sitzenden, nicht sezernierenden Drüsen zu sein (Adlassnig, pers. Mitt.).

Das Vermögen von *R. phoenicolasius*, gelöste Stoffe über Kutikularporen oder ähnliches aufnehmen zu können, habe ich mit in Wasser gelöstem Methylenblau getestet.

Weder in die Zellen der Laubblätter noch in die der drüsigenbesetzten Kelchblätter bzw. der Sprossachse ist Farbstoff eingedrungen.

Irgendeine Möglichkeit, Stoffe aufzunehmen muss allerdings vorhanden sein, sofern man den Ergebnissen von Krbez (2001) glaubt, der nachgewiesen hat, dass Radioisotope von C¹⁴-markierten Fruchtfliegen (*Drosophila*), die auf den Kelchblättern aufgebracht worden waren, ins Gewebe gelangen.

7.3.6 Zusammenfassung

Obwohl die Nährstoffsituation am untersuchten Standort von *R. phoenicolasius* keine zusätzliche Nährstoffquelle erfordert, um konkurrenzfähig zu sein, zeigten die mit klebrigen Drüsen besetzten Kelchblätter und Sprossachsen durchaus ihre Eignung als Klebfallen.

Beim Sekret der Drüsen handelt es sich um einen wasserlöslichen Schleim, der grundsätzlich nicht sauer ist und auch keine Enzyme enthält. Eine Aufnahmefähigkeit gelöster Nährstoffe konnte ich mit meinen Versuchen nicht bestätigen.

Meine Schlussfolgerung lautet daher wie folgt: Die Klebrigkeit der Drüsen dient hauptsächlich dem Schutz der Knospen vor Fraßfeinden. Die zufällig gefangene Beute könnte ein Schritt in Richtung (Proto-) Karnivorie sein, also eine Präadaptation. Falls die Pflanze im Lauf der Evolution einmal in die Lage kommen sollte, auf nährstoffreichem Boden nicht mehr konkurrenzfähig zu sein, wäre eine alternative Nährstoffquelle quasi schon „in Reichweite“. Da viele Pflanzen Stoffe über ihre Oberfläche absorbieren können (Darwin 1875), kann es auch sein, dass *R. phoenicolasius* es im Versuch von Krbez (2001) einfach nicht geschafft hat, die Aufnahme der ihm angebotenen Aminosäuren zu verhindern.

7.4 *Salvia glutinosa*

7.4.1 Standort

Karnivore Pflanzen sind in der Regel kalzifug und leben auf nährstoffarmen Böden (Braem 2002; Juniper *et al.* 1989). *S. glutinosa* ist jedoch eine Pflanze, die gern auf nährstoffreichen, kalkreichen Böden wächst (Fischer *et al.* 2005).

In den untersuchten Bodenproben war meist Kalk nachweisbar. Mit einem NO_3^- -Gehalt von $22,0 \pm 17,9$ und $29,3 \pm 21,3 \text{ mg/l}$ und einem PO_4^{3-} -Gehalt von $5,6 \pm 5,8$ und $13,8 \pm 11,4$ ist weder der Standort in Lunz noch der in Wien als nährstoffarm anzusehen. Der pH liegt bei beiden im neutralen Bereich, der $\text{pH}_{\text{akt.}}$ mit $7,9 \pm 0,1$ etwas mehr im basischen als der $\text{pH}_{\text{pot.}}$ ($7,4 \pm 0,1$ und $7,5 \pm 0,2$), der außer den freien Protonen des $\text{pH}_{\text{akt.}}$ auch noch die austauschbaren Ionen misst.

Die beiden Standorte haben keine Ähnlichkeit mit dem von Braem (2002) und Givnish (1984) beschriebenen typischen Karnivorenstandort.

7.4.2 Fangvermögen

Um einen möglichst großen Abstand zwischen Fallen und Blüten zu gewährleisten, und somit ein versehentliches Fangen von Bestäubern zu verhindern, haben sich die Fallen bei den meisten karnivoren Pflanzen aus Laubblättern entwickelt (Barthlott *et al.* 2004).

Bei *S. glutinosa* sind sowohl die Sprossachse der Blütenstände als auch die Kelch- und die Kronblätter dicht mit klebrigen Drüsen besetzt. Die Blüten werden von Hummeln bestäubt. An und für sich denke ich, dass hier – ähnlich wie bei *R. phoenicolasius* – eine Größenspezifische Trennung von Beute und Bestäubern erfolgt. Allerdings konnte ich in Lunz einer am Blütenstand festklebenden Biene bei ihren verzweifelten Befreiungsversuchen zusehen, die sich erst nach 5 min und einiger Anstrengung bezahlt machten.

Der Fangerfolg lag zum Zeitpunkt meiner Untersuchungen an den Naturstandorten bei 31 ± 23 Beutetieren pro Blütenstand, gefangen wurden hauptsächlich kleine Fluginsekten. Zum Teil befanden sich jedoch auch sehr große Tiere unter den Opfern, wie ein Ohrwurm oder eine Heuschrecke. An stark windexponierten Stellen blieben auch zahlreiche Pflanzensamen an den klebrigen Blütenständen hängen, nicht jedoch an geschützten Standorten.

Aus der Mehrheit der tierischen Beutestrukturen und der hohen Fangrate schließe ich, dass nicht nur zufällig angewehte Strukturen den klebrigen Drüsen zum Opfer fallen, sondern durchaus eine Art Anlockung erfolgt.

7.4.3 Wanzen

Die Wanzenpflanze *Roridula* lebt in Symbiose mit Wanzen, die die gefangene Beute fressen. Aus den Exkrementen dieser Kommensalen kann die Pflanze die Nährstoffe schließlich über ihre Blattoberfläche aufnehmen. Durch diesen Zwischenschritt hat sie einen eindeutigen Nutzen aus ihrer Beute und wird deshalb als protokarnivor bezeichnet (Barthlott *et al.* 2004; Braem 2002).

Auch für *Byblis* und *Drosera* sind Blindwanzen als Kommensalen beschrieben, die zumindest teilweise zoophag sind. Für gewöhnlich meiden sie die drüsigen Blätter, wenn sie doch einmal kleben bleiben, können sie sich jedoch wieder befreien. Die Arten der Gattung *Cyrtopeltis* z.B. haben Dornen, die abbrechen wenn sie an einer Klebdrüse hängen bleiben. Sie scheinen dem Tier danach nicht zu fehlen, wachsen aber auch nicht wieder nach (Juniper *et al.* 1989).

Auf den Blütenständen von *S. glutinosa* leben an den Standorten Lunz und Wien verschiedene Arten von Wanzen, von denen die meisten als zoophytophag beschrieben sind, das heißt, sie können sich sowohl von pflanzlichen als auch von tierischen Quellen ernähren (*D. errans*, *D. pallidus*, *M. quadrilineatus*). Von einigen ist sogar berichtet, dass sie speziell auf *S. glutinosa* vorkommen (*D. pallidus*, *M. pygmaeus*, *M. quadrilineatus*) (Wachmann *et al.* 2004). Ich fand auf keiner der den Standorten benachbarten Pflanzen irgendwelche Wanzen, ihr Vorkommen ist also tatsächlich spezifisch.

Außer den Wanzen scheint es auf *S. glutinosa* auch noch Schnecken als Kommensalen zu geben, die eine Schleimspur über die klebrigen Drüsen ziehen.

In ihrer möglichen Funktion als Schutz vor Fraßfeinden sind die klebrigen Drüsen zumindest gegen einige Raupen wirkungslos.

7.4.4 Speicherstoffe

Weder in den Zellen der Laub-, Kelch- noch der Kronblätter fand ich einen Hinweis auf gespeicherte Stärke oder Proteine. Lediglich in den Drüsen färbte sich das Plasma der Köpfchen nach der Molisch-Proteinreaktion leicht bräunlich.

Ich denke, dass Nährstoffspeicherung in diesem Fall keine Notwendigkeit ist, da die Pflanze an einem nährstoffreichen Standort wächst. Die im Plasma der Drüsen enthaltenen Proteine sprechen für eine hohe physiologische Aktivität derselben, die mit der Produktion des Sekrets zusammenhängen dürfte.

7.4.5 Drüsen

Anatomie und Funktion

Fischer (2005) beschreibt die Funktion der Klebrigkeiit der Kelche als epizoochoren Verbreitungsmechanismus für die Früchte.

Ich habe an den Naturstandorten unzählige Blütenstände mit leer stehenden Kelchen gefunden. Wenn die Verbreitung der Früchte wirklich mit den Kelchen passiert, müssten diese doch nach der Fruchtreife auf den Blütenständen fehlen. Ich denke daher, dass die primäre Funktion der Drüsen an den Kelchblättern nicht der Verbreitung zuzuschreiben ist.

Sekret

Das Sekret der Protokarnivoren *Roridula* basiert auf harzigen Substanzen, wodurch es in der Lage ist, größere Beutetiere festzuhalten als z.B. der zuckrige Schleim von *Drosera* (Voigt & Gorb 2008).

Da ich nach meinen Untersuchungen festgestellt habe, dass sich das stark duftende Sekret, das sich beim Zählen der Beutetiere auf meinen Händen angesammelt hatte, nicht einfach mit Wasser abwaschen ließ, habe ich eine Blüte in 96% EtOH gesteckt. Nach 3 h war sie nicht mehr klebrig. Bei Färbung mit in Wasser gelöstem Methylenblau zeigte sich keine Färbung der Sekrettropfen. Nach einer 68 h dauernden Färbung mit Sudan IV färbte sich das Sekret außen an den Drüsen orange, die scheinbaren Ölträpfchen in den Drüsenköpfchen wiesen keine Färbung auf.

Aus der Wasserunlöslichkeit, der Löslichkeit in Alkohol, dem Nachweis lipophiler Substanzen und dem Vermögen, Tiere in der Größe einer Biene festzuhalten zu können, schließe ich, dass das Sekret von *S. glutinosa* überwiegend aus harzigen Stoffen besteht..

Bei *Drosera*, *Drosophyllum*, *Dionaea* und *Pinguicula* ist eine gewisse Menge Sekret von vornherein vorhanden. Durch Beutefang werden die Drüsen allerdings noch stimuliert, zusätzliche Sekrete und Enzymen abzugeben (Heslop-Harrison 1976). Da die meisten Verdauungsenzyme ein Optimum ihrer Aktivität im sauren Bereich erreichen kann man z.B. Verdauungsvakuolen in den Drüsen mit einer Färbung mit Neutralrot testen, das sich in sauren Kompartimenten anreichert (Bancher & Höfler 1959).

Bei *S. glutinosa* waren die Drüsenköpfchen nach Neutralrotfärbung ungefärbt. Ähnlich wie bei *R. phoenicolasius* habe ich aber eine Drüse gefunden, die in ihrem Köpfchen kleine rot gefärbte Kugelchen aufwies. Falls diese Verdauungsenzyme enthielten, ist die Vermutung

nahe liegend, dass wie bei manchen anderen Klebfallenpflanzen ein Reiz von außen notwendig ist, um die Enzymproduktion anzuregen.

In manchen Kesselfallenpflanzen leben symbiotische Mikroorganismen, die den Verdau der gefangenen Beute unterstützen oder zur Gänze übernehmen. So z.B. bei den Protokarnivoren *Brocchinia* und *Catopsis* (Barthlott *et al.* 2004).

Beim Gelatinasetest mit der Filmstreifentechnik auf *S. glutinosa* sind kleine Löcher in der Farbschicht entstanden, die allerdings nicht von der Pflanze selbst, sondern von Pilzen verursacht worden sind. Es könnte sich hier um eine Symbiose handeln, bei der – ähnlich denen karnivorer und protokarnivorer Pflanzen – Mikroorganismen den Schritt der Verdauung übernehmen. Da die entsprechenden Pflanzenstellen bei Ende der Versuchsauswertungnekrotisiert waren, kann es aber auch sein, dass sich die verdauenden Pilze erst angesiedelt haben, als die betroffene Blüte anfing abzusterben.

Aufnahmevermögen

Karnivore und protokarnivore Pflanzen haben unterschiedliche Mechanismen entwickelt, die eine Aufnahme von verdauten Substanzen ermöglichen. Die direkte Aufnahme über die Verdauungsdrüsen scheint genauso gut zu funktionieren wie eine Aufnahme über spezielle Drüsen oder Kutikularporen der Blattoberfläche (Juniper *et al.* 1989).

Für *S. glutinosa* habe ich das Aufnahmevermögen der Laub- und Kelchblätter mit in Wasser gelöstem Methylenblau getestet. Eine Aufnahme über die Drüsen kann ich ausschließen, denn selbst wenn das Drüsenköpfen kollabiert ist und somit Farbstoff eindringen konnte, fand kein Transport durch die Stielzellen statt. Das Laubblatt konnte weder über die Drüsen, noch über die Spaltöffnungen gelöste Stoffe aufnehmen. Auch nach Aufenthalt in einer feuchten Kammer, nach dem die Stomata geöffnet sein sollten, zeigte sich keine Färbung in den Zellen der Laubblätter.

7.4.6 Zusammenfassung

Die Eigenschaften des Bodens an den Standorten von *S. glutinosa* würden hier keine karnivoren Pflanzen vermuten lassen, da der Gehalt an Kalk und an verfügbaren Nährstoffen zu hoch ist. Ein Fangvermögen der Pflanzen ist definitiv gegeben, das Vorkommen zoophager Wanzen sowie eine eventuelle Symbiose mit Pilzen legen den Vergleich mit der Protokarnivoren *Roridula* nahe. Allerdings habe ich keinerlei Hinweise gefunden, die auf ein Aufnahmevermögen der Blütenstände oder Laubblätter schließen lassen.

7 Diskussion

Aus meinen vielfältigen Untersuchungen schließe ich Folgendes: Die Klebrigkei der Blütenstände kann hauptsächlich als Fraßschutz angesehen werden. Die Beutetiere werden durch den gleichen Mechanismus wie die Bestäuber angelockt, aufgrund ihrer Größe fallen sie aber den klebrigen Drüsen zum Opfer. Zoophytophage Wanzen machen sich diesen Umstand zu Nutze und haben somit sowohl pflanzliche als auch tierische Nährstoffquellen zur Verfügung. Die Spezialisierung der Wanzen, die verhindert, dass sie an den Drüsen kleben bleiben, kann allerdings ein Schritt in Richtung Symbiose zwischen Wanze und Pflanze sein. Eine Nährstoffaufnahme der verdauten Substanzen kann jedoch nur über indirekte Düngung stattfinden, indem die Exkremeante der Wanzen auf den Boden fallen, in dem die Nährstoffe von *S. glutinosa* über die Wurzeln aufgenommen werden können.

8 Literaturverzeichnis

- Adlassnig, W.** 2007. Ökophysiologie karnivorer Kesselfallenpflanzen. *Cell Imaging und Ultrastrukturforschung*. University of Vienna, Vienna.
- Al-Shehbaz, I.A.H.** 2003. *Flora of China*. Science Press, Beijing.
- Bancher, E. & Höfler, K.** 1959. Protoplasma und Zelle. Pp. 1 - 184 in H. Linser (ed) *Grundlagen der allgemeinen Vitalchemie in Einzeldarstellungen*. Urban & Schwarzenberg, Wien.
- Barthlott, W., Porembski, S., Seine, R. & Theisen, I.** 2004. *Karnivoren. Biologie und Kultur fleischfressender Pflanzen*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 224 pp.
- Baune, W., Lemen, A. & Taubert, H.** 1982. *Pflanzenanatomisches Praktikum II*.
- Braem, G.** 2002. *Fleischfressende Pflanzen. Arten und Kultur*. Augustus Verlag, München, 134 pp.
- Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J., W., Gunther, N. & Sonnewald, U.** 2008. *Strasburger. Lehrbuch der Botanik*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 1175 pp.
- Chayen, J., Bitensky, L. & Butcher, R.G.** 1975. *Histochemie. Grundlagen und Methoden*. Verlag Chemie, Weinheim, 228 pp.
- Danert, S.** 1994. *Urania-Pflanzenreich. Blütenpflanzen 2*. P. 609 S. Urania-Verlag, Leipzig.
- Darwin, C.** 1875. *Insectivorous Plants*. John Murray, London, 462 pp.
- Fauland, K., Krbez, P. & Heinrich, G.** 2001. Indirekte Karnivorie von *Rubus phoenicolasioides* Maxim. durch symbiotische Pilze im Sekret der Drüsenhaare? P. 112 in F. Bundesversuchsanstalt (ed) *14. Tagung des Österreichischen Arbeitskreises für Pflanzenphysiologie*. Forstliche Bundesversuchsanstalt, Waldforschungszentrum, Neuberg an der Mürz.
- Fischer, M.A., Adler, W. & Oswald, K.** 2005. *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Land Oberösterreich, OÖ Landesmuseen, Linz, 1380 pp.
- Frey, W. & Lösch, R.** 2004. *Lehrbuch der Geobotanik*. Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, München, 528 pp.
- Gerlach, D.** 1984. *Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 311 pp.
- Givnish, T.J., Burkhardt, E.L., Happel, R.E. & Weintraub, J.D.** 1984. Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *The American Naturalist*, 124(4): 479 - 497.
- Haberlandt, G.** 1897. Zur Kenntnis der Hydathoden. *Sonder-Abdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik*, XXX(4): 511-520.

8 Literaturverzeichnis

- Hadley, A.** 2008. CombineZM.
- Hanke, J.** 2009. Google Earth 5.0.1 OpenGL.
- Heinrich, G.** 1998. Exoenzyme carnivorer Pflanzen. Filmstreifen-Technik zur mikroskopischen Lokalisation der Proteasesekretion. *Biologie in unserer Zeit*, 28(4): 241 - 245.
- Heinricher, E.** 1931. *Monographie der Gattung Lathraea*. Gustav Fischer Verlag, Jena, 151 pp.
- Heslop-Harrison, Y.** 1976. Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants. Pp. 463 - 476 in S. N. (ed) "Perspectives in Experimental Biology" S.E.B. Symposium Volume 2- Proceedings of the 50th anniversary meeting. Pergamon Press, Oxford, Cambridge.
- Heslop-Harrison, Y. & Knox, R.B.** 1971. A cytochemical study of the leaf gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. *Planta*, 96: 183 - 211.
- Jaffe, K., Michelangeli, F., Gonzalez, J.M., Miras, B. & Ruiz, M.C.** 1992. Carnivory in pitcher plants of the genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae). *New Phytologist*, 122(4): 733 - 744.
- Juniper, B.E., Robins, R.J. & Joel, D.M.** 1989. *The Carnivorous Plants*. Academic Press Limited, London, 353 pp.
- Krbez, P., Fauland, K. & Heinrich, G.** 2001. Untersuchungen zur möglichen Karnivorie von *Rubus phoenicolasius*. P. 112 in F. Bundesversuchsanstalt (ed) *14. Tagung des Österreichischen Arbeitskreises für Pflanzenphysiologie*. Forstliche Bundesversuchsanstalt, Waldforschungszentrum, Neuberg an der Mürz.
- Kuijt, J.** 1969. *The biology of parasitic flowering plants* University of California Press, Berkeley, California, 246 pp.
- Lendl, T.** 2007. Aspekte der Karnivorie der Gattung *Genilsea*. *Cell Imaging und Ultrastrukturforschung*. University of Vienna, Vienna.
- Lösch, R.** 2001. *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle & Meyer Verlag, Wiebelsheim, 595 pp.
- Maximowicz, C.J.** 1872. *Bulletin de l'Académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg*, der. 3, 17(160).
- Molisch, H.** 1916. Die Eiweißproben makroskopisch angewendet auf Pflanzen. *Zeitschrift für Botanik*, 8(2): 124 - 131.
- Obermeyer, A.A.** 1970. Roridulaceae. *Flora of southern africa*, 13: 201-204.
- Pagitz, K.** 2000. Die Innsbrucker Rubusflora. P. 204. Leopold-Franzens Universität Innsbruck, Innsbruck.
- Peroutka, M., Adlassnig, W. & Irene, K.** 2008. *Utricularia*: a vegetarian carnivorous plant? *Plant Ecology*, 199: 153-162.

- Plummer, G.L. & Jackson, T.H.** 1963. Bacterial activities within the sarcophagus of the insectivorous plant, *Sarracenia flava*. *The American Midland Naturalist*, 69: 462 - 469.
- Riederer, M.** 2006. Introduction: Biology of the plant cuticle. Pp. 1 - 10 in M. Riederer and C. Müller (eds) *Biology of the plant cuticle*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Samson, R.A., Hoekstra, E.S. & Frisvad, J.C.** 2004. *Introduction to Food- and Airborne Fungi*. ASM Press, Utrecht, 389 pp.
- Schnepf, E.** 1969. Sekretion und Exkretion der Pflanzen. *Protoplasmatologia*, 8: 1 - 181.
- Slack, A.** 2000. *Carnivorous Plants*. MIT-Press, Yeovil, 240 pp.
- Spomer, G.G.** 1999. Evidence of protocarnivorous capabilities in *Geranium viscosissimum* and *Potentilla arguta* and other sticky plants. *International Journal of Plant Sciences*, 160(1): 98 - 101.
- Steckelberg, R., Lüttge, U. & Weigl, J.** 1967. Reinigung der Proteinase aus *Nepenthes*-Kannensaft. *Planta*, 76: 238 - 241.
- Studnicka, M.** 1982. The problem of carnivory in the common toothwort (*Lathraea squamaria* L.). *Carnivorous Plant Newsletter*, 11(1): 16 - 20.
- Voigt, D., Gorb, E. & Gorb, S.** 2009. Hierarchical organisation of the trap in the protocarnivorous plant *Roridula gorgonias* (Roridulaceae). *J Exp Biol*, 212(Pt 19): 3184-3191.
- Voigt, D. & Gorb, S.** 2008. An insect trap as habitat: cohesion-failure mechanism prevents adhesion of *Pameridea roridulae* bugs to the sticky surface of the plant *Roridula gorgonias*. *Journal of Experimental Biology*, 211(16): 2647-2657.
- Wachmann, E., Melber, A. & Deckert, J.** 2004. *Die Tierwelt Deutschlands*. Goecke & Evers, Keltern, Hackenheim, 288 pp.
- Weber, H.C.** 1975. Vergleichende Betrachtungen über die unterirdischen Organe von *Lathraea squamaria* L. und *Tozzia alpina* L. (Scrophulariaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 51: 1-15.
- Weber, H.C.** 1976a. Anatomische Studien an den Haustorien einiger parasitischer Scrophulariaceen Mitteleuropas. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 89: 57-84.
- Weber, H.C.** 1976b. Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 125: 97-107.
- Weber, H.C.** 1978. *Schmarotzer*. Belser Verlag, Stuttgart, 208 pp.
- Ziegler, H.** 1955. *Lathraea*, ein Blutungssafschmarotzer. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 68: 311-318.

Lebenslauf

Persönliche Angaben

Name	Sina Aimée Pohl
Geburtsdatum	24.02.1985
Geburtsort	Kirchdorf a. d. Krems
Staatsbürgerschaft	Österreich
Eltern	Friedhelm, Ilse (geb. Dosudil)
Geschwister	Fei, Fleur

Ausbildung

1988 – 1991	Waldorfschule Tabor, Steyr
1991 – 1995	Volkschule Tabor, Steyr
1995 – 2003	Neusprachliches Gymnasium, Steyr
Juli 2003	Matura
2003 – 2005	Diplomstudium der Biologie an der Universität Wien
November 2005	Beendigung des ersten Abschnitts Biologie
2005 – 2009	Studienzweig Ökologie

Berufliche Tätigkeiten

Juli/ August 2001	Mitarbeit bei BMW Motorenwerk, Steyr
Juli/ August 2002	Mitarbeit bei MAN Nutzfahrzeuge AG, Steyr
März 2004	Mitarbeit im Zentrum für Lehre BOKU4YOU der BOKU Wien
September 2004	Mitarbeit bei Weberhofer GmbH
September 2006	Erstsemestrigeneratung für Biologie
Februar 2007	Erstsemestrigeneratung für Biologie
September 2007	Erstsemestrigeneratung für Biologie
01.10.2007 – 29.02.2008	Tutorium an der Universität Wien, LV = Theorie und Anwendung des Konfokal-Mikroskops
September 2009	Erstsemestrigeneratung für Biologie
01.03. – 31.08.2009	Externe Lehrbeauftragung an der Universität Wien, LV = Struktur und Funktion der Pflanze
16.04. 2006 – laufend	Seminarbetreuerin bei Linde Verlag

Lebenslauf

Sprachkenntnisse

Deutsch (Muttersprache)

Englisch (Maturaniveau)

Französisch (Maturaniveau)

Posterpräsentationen

Pohl S., Adlassnig W., Lendl T. Carnivory in *Lathraea squamaria* and *Salvia glutinosa*?

FESPB 2008: XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology
(FESPB), August 17th-22nd 2008, Tampere, Finland.