

# Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung .....	5
2	Abstract.....	6
3	Einleitung .....	7
3.1	Karnivore Pflanzen.....	8
3.1.1	Klebfallen.....	9
3.1.2	Klappfallen .....	14
3.1.3	Kesselfallen.....	15
3.1.4	Saugfallen.....	16
3.1.5	Reusenfallen .....	17
3.2	Kesselfallenpflanzen.....	19
3.2.1	Einführung .....	19
3.2.2	<i>Nepenthes</i> .....	22
3.2.2.1	Systematik.....	22
3.2.2.2	Morphologie.....	23
3.2.2.3	Verbreitung .....	26
3.2.2.4	Ökologie .....	26
3.2.3	<i>Sarracenia</i> .....	27
3.2.3.1	Systematik.....	27
3.2.3.2	Morphologie.....	27
3.2.3.3	Verbreitung .....	30
3.2.3.4	Ökologie .....	30
3.2.4	<i>Heliamphora</i> .....	31
3.2.4.1	Systematik.....	31
3.2.4.2	Morphologie.....	31
3.2.4.3	Verbreitung .....	33
3.2.4.4	Ökologie .....	33
3.2.5	<i>Cephalotus</i> .....	34
3.2.5.1	Systematik.....	34
3.2.5.2	Morphologie.....	34
3.2.5.3	Verbreitung .....	36
3.2.5.4	Ökologie .....	36
3.3	Nährstoffaufnahme .....	36
3.4	Verdauung und Mikroflora.....	37

3.5	Problemstellung.....	39
4	Material und Methode .....	41
4.1	Pflanzenmaterial .....	41
4.1.1	<i>Nepenthes × ventrata</i> .....	41
4.1.2	<i>Sarracenia purpurea</i> .....	42
4.1.3	<i>Sarracenia flava</i> .....	43
4.1.4	<i>Cephalotus follicularis</i> .....	45
4.1.5	Sonstige Kesselfallenpflanzen .....	45
4.1.5.1	<i>Heliamphora nutans</i> .....	46
4.1.5.2	<i>Nepenthes × coccinea</i> .....	47
4.2	Freilandversuche .....	47
4.2.1	Versuchsstandorte .....	47
4.2.1.1	Die „Gemeindeau“, Gemeinde Heidenreichstein.....	48
4.2.1.2	Das „Schwarze Moos“, Gemeinde Brand.....	49
4.2.2	Versuchsablauf.....	50
4.3	Morphologische Untersuchungen .....	51
4.3.1	Rasterelektronenmikroskopie .....	51
4.3.2	Lichtmikroskopie.....	52
4.3.3	Cytochemie .....	53
4.3.3.1	Stärkenachweis.....	53
4.3.3.2	Proteinoplastennachweis.....	53
4.3.3.3	Kernfärbung.....	54
4.3.3.4	Nachweis saurer Kompartimente .....	54
4.3.3.5	Gerbstoffnachweis .....	54
4.4	Aufnahmevereuche .....	54
4.4.1	Farbstoffe .....	54
4.4.2	Konfokalmikroskopie .....	56
4.5	Mikrobiologische Untersuchungen .....	56
4.5.1	Algen und Protozoen.....	56
4.5.2	Verwendete Nährböden .....	57
4.5.3	Keimzahlbestimmung.....	58
4.5.4	Isolierung .....	58
4.5.5	Sukzessionsversuche .....	58
4.5.6	Physiologische Versuche .....	59
4.5.6.1	Amylasenachweis.....	59

4.5.6.2	Proteasenachweis.....	60
4.5.6.3	Säurebildung.....	61
4.5.6.4	Ureasenachweis.....	63
4.5.6.5	Chitinasesenachweis .....	64
4.5.6.6	Sulfidabspaltung .....	65
5	Ergebnisse .....	67
5.1	Freilandversuche .....	67
5.1.1	Verbreitung von <i>Sarracenia</i> in Europa .....	67
5.1.2	Allgemeine Beobachtungen .....	68
5.1.3	Fangaktivität & Beutespektrum.....	71
5.1.4	Mikroflora und –fauna.....	76
5.2	Morphologische Untersuchungen .....	78
5.2.1	<i>Nepenthes x ventrata</i> .....	78
5.2.1.1	Struktur der Fallen .....	78
5.2.1.2	Cytochemie.....	87
5.2.1.2.1	Stärkenachweis .....	87
5.2.1.2.2	Proteinoplastennachweis .....	88
5.2.1.2.3	Kernfärbung .....	88
5.2.1.2.4	Nachweis saurer Kompartimente.....	89
5.2.2	<i>Sarracenia purpurea</i> .....	89
5.2.2.1	Struktur der Fallen .....	89
5.2.2.2	Cytochemie.....	95
5.2.2.2.1	Stärkenachweis .....	95
5.2.2.2.2	Proteinoplastennachweis .....	96
5.2.2.2.3	Kernfärbung .....	96
5.2.3	<i>Sarracenia flava</i> .....	97
5.2.3.1	Struktur der Fallen .....	97
5.2.3.2	Cytochemie.....	98
5.2.3.2.1	Stärkenachweis .....	98
5.2.3.2.2	Proteinoplastennachweis .....	98
5.2.3.2.3	Kernfärbung .....	98
5.2.3.2.4	Gerbstoffnachweis.....	99
5.2.4	<i>Cephalotus follicularis</i> .....	99
5.2.4.1	Struktur der Fallen .....	99
5.2.4.2	Cytochemie.....	105

5.2.4.2.1	Stärkenachweis .....	105
5.2.4.2.2	Proteinoplastennachweis .....	106
5.2.4.2.3	Kernfärbung .....	106
5.3	Aufnahmevereuche .....	107
5.3.1	<i>Nepenthes × ventrata</i> .....	107
5.3.2	<i>Sarracenia purpurea</i> .....	107
5.3.3	<i>Sarracenia flava</i> .....	107
5.3.4	<i>Cephalotus follicularis</i> .....	108
5.4	Mikrobiologische Untersuchungen .....	108
5.4.1	Algen und Protozoen .....	108
5.4.2	Keimzahlbestimmung .....	111
5.4.3	Mikrobielle Sukzession in Kesselfallenpflanzen .....	112
5.4.4	Isolierte Bakterienstämme .....	118
5.4.5	Physiologische Versuche .....	118
6	Diskussion .....	122
6.1	<i>Sarracenia</i> im Freiland .....	122
6.2	Morphologie der verschiedenen Kesselfallen .....	126
6.3	Nährstoffaufnahme in Kesselfallen? .....	134
6.4	Biotop Kesselfalle .....	136
6.5	Symbionten oder Parasiten? .....	139
7	Ausblick .....	145
8	Anhang I .....	147
9	Anhang II .....	148
10	Anhang III .....	153
11	Literatur .....	155

# 1 Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurden vier Arten von karnivoren Kesselfallenpflanzen (*Nepenthes × ventrata*, *Sarracenia purpurea*, *Sarracenia flava* und *Cephalotus follicularis*), die aus drei verschiedenen Familien (Nepenthaceae, Sarraceniaceae, Cephalotaceae) stammen, bezüglich Morphologie, Cytomorphologie, Cytochemie, Nährstoffaufnahme sowie Mikrobiologie untersucht und verglichen. Sowohl Glashauskulturen als auch Pflanzen im Freiland wurden für Versuchszwecke herangezogen.

Morphologisch betrachtet, besitzen die untersuchten Kesselfallenpflanzen ähnliche Strukturen zum Anlocken, Festhalten und Verdauen von Insekten, obwohl sie unterschiedlichen Ordnungen angehören und sich unabhängig voneinander entwickelt haben. So konnten in allen Arten Nektardrüsen zur Anlockung, glatte Oberflächen zum Beutefang und eine stellenweise poröse Cuticula zur Nährstoffaufnahme nachgewiesen werden. Dagegen unterscheiden sich die Arten deutlich in cytomorphologischer und cytochemischer Hinsicht.

Eine Proteinaufnahme mittels Endocytose konnte nur bei *Nepenthes* nachgewiesen werden. Bei allen anderen Arten erfolgt die Nährstoffaufnahme offenbar nur über Ionenkanäle.

Alle vier Kesselfallenpflanzen beherbergen eine artspezifische Lebensgemeinschaft von Bakterien, Algen, Protozoen, Pilzen oder höheren Tieren. In jeder Pflanze wurde mindestens ein Bakterienstamm nachgewiesen, der ihr in irgendeiner Weise beim Verdauen der Beute hilft. Bei Kesselfallenpflanzen, die eigene Enzyme zur Zersetzung der Beute bilden (*Nepenthes*), ist die Bakterienflora nicht so reich wie in den Kannenflüssigkeiten der anderen (*Sarracenia*, *Cephalotus*, *Heliamphora*). Die Zahl der symbiotischen Bakterien ist in *Sarracenia* am größten.

Bei *Sarracenia* ist die Flora und Fauna der Glashauskulturen ist denen am Freilandstandort sehr ähnlich. Die Pflanzen sind somit eigens fähig die Flora und Fauna ihrer Kannenflüssigkeit selbst zu bestimmen. Die Kannenflora reagiert sehr sensibel auf den Fang einer Beute. Die Individuenzahl nimmt für einige Tage stark zu und die Artenzusammensetzung verändert sich. Bisweilen kann es durch die hohe Stoffwechselaktivität in der Kannenflüssigkeit zu Sauerstoffmangel und Massensterben kommen.

Kannenpflanzen sind sich also auf der strukturellen Ebene sehr ähnlich, nutzen aber völlig unterschiedliche Strategien um ihre Beute zu verdauen und in das Gewebe aufzunehmen.

## 2 Abstract

In this study four species of carnivorous pitcher plants (*Nepenthes × ventrata*, *Sarracenia purpurea*, *Sarracenia flava* and *Cephalotus follicularis*) from three different families (Nepenthaceae, Sarraceniaceae, Cephalotaceae) have been compared concerning morphology, cytomorphology, cytochemistry, nutrient uptake and microbiology. Plants from the greenhouse were tested, as well as field-grown ones.

Concerning the morphology all investigated plants appear to have similar structures to attract, retain and digest insects, although they all belong to different orders and have developed independently from each other. Thus in all species nectar glands for attracting, slippery surfaces for retaining and a partly porous cuticle for nutrient digestion could have been detected. The various tested species, however, differ greatly in their cytomorphology and cytochemistry.

Protein absorption by means of endocytoses could be proven just in *Nepenthes*. In all other species the nutrient uptake is conducted by ion-channels.

All four pitcher plants are hosts to a very specific community of bacteria, algae, protozoans, fungi and higher animals. In each plant there is at least one microbial strain that helps the plant to digest the prey. In pitcher plants which produce enzymes for the decomposition of the prey (*Nepenthes*) the bacterial flora is not as rich as in the fluid of the others (*Sarracenia*, *Cephalotus*, *Heliamphora*). The number of symbiotic bacteria is highest in *Sarracenia*. In *Sarracenia* the flora and fauna of the greenhouse plants are very similar to those from fields. Therefore it can be concluded that the plants are able to determine the flora and fauna of their fluid. The flora of the pitcherfluid reacts very sensitively to prey capture. The number of individuals strongly increases for some days and the composition of the species changes. A high metabolic rate effects an oxygen deprivation and mass mortality of protozoans.

Pitcher plants are therefore fairly similar concerning their structure, but nevertheless they use different strategies to digest the prey and take up nutrients.

### 3 Einleitung

Pflanzen profitieren in vielfältigster Weise von Tieren. So spielen Tiere eine wichtige Rolle als Bestäuber und Verbreiter von Früchten und Samen. Doch abgesehen davon können Tiere auch zur Ernährung von Pflanzen beitragen, indem sie von diesen gefangen, verdaut und aufgenommen werden.

Das Phänomen der Karnivorie wurde lange Zeit von namhaften Biologen und Botanikern, wie zum Beispiel Carl von Linné (1707 – 1778) oder Trecul (1818 – 1896), nicht akzeptiert. Es war für viele unvorstellbar, dass Pflanzen Methoden entwickeln können, um Tiere zu fangen und deren weiche Körperbestandteile als Nährstoffquelle zu nutzen (Slack, 2000). Doch bereits im 12. Jahrhundert beschrieb Marcus Plaearius die Gattung *Drosera* und nannte die Arten *Drosera anglica* „herba sole“ bzw. *Drosera rotundifolia* „lunaria major“. Beide Pflanzen wurden von Mönchen als Heilpflanzen eingesetzt, um Reizhusten zu lindern (Juniper *et al.*, 1989).

Die ersten wissenschaftlichen Untersuchungen zur Karnivorie von Pflanzen erfolgten durch Charles Darwin (1809 – 1882), welche im Buch „Insectivorous plants“ (Darwin, 1875) veröffentlicht wurden.

Die Beute von Karnivoren Pflanzen besteht meist aus Insekten, weshalb sie in früheren Zeiten den Namen „Insektivore“ trugen. Da jedoch auch andere Tiergruppen zum Beutespektrum zählen, wie zum Beispiel Krebse, Protozoen, kleine Säugetiere, Amphibien oder Vögel, wird heute der generellere Begriff „Karnivore Pflanzen“ verwendet (Juniper *et al.*, 1989).

Obwohl Karnivore Pflanzen Wasser und einige wenige Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen können, haben sie sich diese zusätzliche Nährstoffquelle zunutze gemacht, die es ihnen erlaubt, sehr unwirtliche, nährstoffarme Standorte zu besiedeln.

Um als „karnivor“ bezeichnet werden zu dürfen, müssen Pflanzen folgende Kriterien erfüllen (nach Juniper *et al.*, 1989):

1. Beute anlocken (durch Duft, Farbmuster oder Nektar)
2. Beute festhalten
3. Beute durch von den Pflanzen gebildete Enzyme verdauen
4. die gelösten Nährstoffe aufnehmen

Pflanzen, denen eine dieser Eigenschaften fehlt, werden als protokarnivor bezeichnet.

### 3.1 Karnivore Pflanzen

Karnivorie ist von mindestens 470 Gefäßpflanzenarten aus neun Familien und sechs Ordnungen (Schlauer, 1986) und einigen Moosen (Barthlott *et al.*, 2000) bekannt. Sie entwickelte sich unabhängig sieben (nach dem System von Takhtajan, 1969) oder acht Mal (nach dem System von Albert *et al.*, 1992).

Unabhängig von ihrer taxonomischen Vielfalt haben viele Karnivore Pflanzen folgende Merkmale gemeinsam:

- Sie sind sehr tolerant in Bezug auf nährstoffarme Böden (Juniper *et al.*, 1989).
- Sie sind meist nur schwache Konkurrenten (Nash, 1973; Gibson, 1983).
- Sie bevorzugen eher sonnige Habitate (Pissarek, 1965; Schnell, 1980; Juniper *et al.*, 1989).
- Viele sind kalzifug und tolerieren niedrigen Boden-pH (Rychnovska-Soudkova, 1953; Rychnovska-Soudkova, 1954; Juniper *et al.*, 1989; Carow und Fürst, 1990).
- Viele wachsen in Torfmooren sowie überschwemmten, sumpfähnlichen Habitaten (Schnell, 1976), wogegen andere akuten Trockenstress aushalten (Harshberger, 1925; Lloyd, 1942; Dixon und Pate, 1978) und sogar Brände überleben (Roberts und Oosting, 1958; Carlquist, 1976; DeBuhr, 1976; Dixon und Pate, 1978).
- Seit den Untersuchungen von Nitschke (1860) und Burbidge (1897) galt die allgemeine Annahme, dass Karnivore Pflanzen nur schwach ausgebildete oder gar keine Wurzeln besitzen (Adlassnig *et al.*, 2005b). Dennoch kann eine große Vielfalt an Wurzelsystemen vorgefunden werden. Diese Wurzeln haben in keiner Weise ihre Fähigkeit, Minerale aus dem Boden zu absorbieren, verloren. Im Gegenteil, die Nährstoffe, die von den Beuteorganismen aufgenommen werden, sind oft lediglich Zusatznährstoffe.

Der Prozess des Anlockens, Festhaltens, Tötens, Verdauens und Aufnehmens wird durch hoch spezialisierte Blätter, selten auch Sprosse, gewährleistet, welche im Laufe der Evolution zu den verschiedensten Fallentypen umgestaltet wurden. Diese Metamorphosen des Blattes können nicht nur zwischen verschiedenen Fallentypen variieren. Auch Differenzen innerhalb einer Art sind möglich. Auf diese Weise können die Blätter Funktionen übernehmen, die üblicherweise von den Wurzeln Nicht-karnivorer Pflanzen durchgeführt werden.

Die besonderen Charakteristika von Karnivoren Pflanzen werden sehr ausführlich in Juniper et al. (1989) besprochen. Es können fünf Fallentypen unterschieden werden, wobei auch zusätzlich zwischen „aktiven“ und „passiven“ Fangmechanismen differenziert wird. Diese Begriffe beziehen sich auf das Vorhandensein, bzw. Fehlen einer aktiven Fangbewegung bestimmter Pflanzenteile.

1. **Klebfallen** produzieren ein klebriges Sekret, durch das die Beute festgehalten wird. Man spricht hierbei von passiven Klebfallen (*Byblis*, *Drosophyllum*, *Ibicella*). Aktive Klebfallen hingegen rollen ihre Fangorgane auch noch zusätzlich über ihr Opfer (*Drosera*, *Pinguicula*).
2. Das Fangprinzip der **Klappfallen** basiert auf der schnellen Schließbewegung zweier Blatthälften, die durch kleine Fühlhaare auf den Blattinnenseiten ausgelöst wird (*Dionaea*, *Aldrovanda*).
3. **Kesselfallen** besitzen Blätter, die zu einem Hohlraum umgebildet sind (*Nepenthes*, *Sarracenia*, *Darlingtonia*, *Heliamphora*, *Cephalotus*, *Brocchinia*, *Catopsis*, *Paepalanthus*). Das Insekt fällt in den Kessel und kommt aufgrund glatter Innenwände nicht mehr hinaus.
4. Erheblich komplizierter konstruiert sind die **Reusenfallen**, welche ihre Beute durch ein System von krallenartigen Zellen und abwärtsgerichteten Haaren in das hohle Innere locken, wo sie verdaut und absorbiert werden (*Gentisea*, *Colura*, *Pleurozia*).
5. Die Blätter der **Saugfallen** sind zu hohlen Fangblasen mit einer beweglichen Tür entwickelt, wo im Inneren Unterdruck erzeugt wird. Wenn potentielle Beute die sensiblen Fühlhaare beim Falleneingang berührt, öffnet sich die Fallentür und das Tier wird samt des umgebenden Wassers eingesaugt, wo es erstickt und verdaut wird (*Utricularia*, *Polypompholyx*).

Im Folgenden sollen die einzelnen Fallentypen näher erläutert werden.

### 3.1.1 Klebfallen

Bei Klebfallen findet man sowohl „aktive“ als auch „passive“ Pflanzen. Die Verdauung der Beute erfolgt durch die Ausscheidung von Enzymen, welche mittels Drüsen produziert und sezerniert werden. Der produzierte Fangschleim enthält laut Chandler (1975), Okahara (1933) und Tischutkin (1889) eine bakterielle Flora, die wesentlich zur Verdauung der Beutetiere beiträgt. Pranjic (2004) konnte jedoch anhand von vier *Drosera*-Arten zeigen, dass der Schleim von *Drosera* einen ökologischen Schutzmechanismus der Pflanze gegen Mikroorganismen darstellt.

### Passive Klebfallen

Die Gruppe der passiven Klebfallen wird von den drei Gattungen (*Byblis*, *Drosophyllum*, *Ibicella*) aus drei verschiedenen Familien gebildet.

Diese Pflanzen erbeuten Insekten mit Hilfe eines polysaccharidhaltigen Schleimes, der von zahlreichen gestielten Drüsen gebildet wird. Alle Bestandteile der Insekten, bis auf den Chitinpanzer und die Flügel, werden vollständig zersetzt und aufgenommen.

Man nennt diese Klebfallen passiv, da sie keine zusätzlichen Bewegungen beim Festhalten der Beute durchführen.



**Abbildung 1:** *Byblis liniflora*. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 2:** *Drosophyllum lusitanicum* am Naturstandort in Portugal. Photo von W. Adlassnig

### *Byblis*, die Regenbogenpflanze

Die in Australien beheimatete Gattung *Byblis* kommt in zwei Arten vor: *Byblis gigantea* und *Byblis liniflora* (Abbildung 1) aus der Familie der Byblidaceen.

Die Blätter und Stängel sind reich mit glänzenden Sekrettropfen besetzt. Da diese Tropfen oftmals das Licht der Sonne in sämtliche Farben des Spektrums zerlegen, wird sie im australischen Volksmund auch „Regenbogenpflanze“ bezeichnet.

*Byblis* bildet keine Protease und ist daher als protokarnivor zu betrachten (Hartmeyer, 1997).

### *Drosophyllum*, das portugiesische Taublatt

*Drosophyllum lusitanicum* (Abbildung 2) ist die einzige Art der Gattung aus der Familie Droseraceae. Die Verbreitung der im Deutschen Taublatt genannten Pflanze liegt in Spanien, Portugal und Marokko, wo es überall verhältnismäßig selten vorkommt. Es tritt vorwiegend, im Gegensatz zu den meisten anderen Karnivoren, an ziemlich trockenen, steinigen Böden auf (Adlassnig *et al.*, in press-b).

Die Enzyme, die die Körper der Opfer verdauen, werden von sitzenden Drüsen ausgeschieden (Lloyd, 1942; Rice, 1998). Alle Bestandteile der Insekten, bis auf den Chitinpanzer und die Flügel, werden vollständig zersetzt und aufgenommen.

### ***Ibicella, die Teufelskralle***

*Ibicella lutea* stellt die einzige Art der Gattung aus der Familie der Martyniaceae dar. Gestielte Drüsen auf dem Stängel und den Blättern produzieren ein klebriges Sekret für den Insektenfang (Mameli, 1916). Wie bei *Byblis* werden keine Verdauungsenzyme gebildet (Rice, 1998). Die Art ist in Kalifornien und Mexiko verbreitet (Mabberley, 2000).

### **Aktive Klebfallen**

Zu den aktiven Klebfallen zählt man die beiden Gattungen *Pinguicula* (Fettkraut) und *Drosera* (Sonnentau). Sie sichern sich, wie die passiven Klebfallen, ihre Beute durch Fangschleim. Des Weiteren führen die Fangorgane auch aktive Bewegungen aus. Während beim Fettkraut dieses Vermögen auf das Einrollen der Blattränder beschränkt ist, findet man beim Sonnentau die Beweglichkeit in den Tentakeln, sowie auch den Blattspreiten. Bleibt ein Opfer an den klebrigen Tentakeln hängen, wird es durch deren Krümmung noch besser fixiert. Außerdem bewegen sich immer mehr Drüsenhaare zur Beute hin, sodass eine wirksamere Verdauung gewährleistet wird.

### *Pinguicula*, das Fettkraut



**Abbildung 3:** *Pinguicula gigantea* in Aufsicht. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 4:** *Pinguicula gigantea* in Seitenansicht. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

Von *Pinguicula*, dem Fettkraut, aus der Familie der Lentibulariaceae, sind 52 Arten bekannt. Es handelt sich durchwegs um Rosettenpflanzen mit fleischigen Blättern (Abbildung 3, Abbildung 4). Sie sind überwiegend auf der nördlichen Erdhalbkugel verbreitet, wo sie in arktischen, gemäßigten und tropischen Regionen vorkommen (Slack, 2000). Da keine Art auf Stellen auftritt, die durch extremen Nährstoffmangel gekennzeichnet sind, kann angenommen werden, dass einige Arten auch gut ohne tierische Nahrung gedeihen (Heslop-Harrison, 2004).

*Pinguicula vulgaris*, das Gewöhnliche Fettkraut, ist die am häufigsten vorkommende *Pinguicula*-Art Österreichs. Sie wächst in allen Bundesländern in Sumpfwiesen, Flachmooren und Rieselfluren der collinen bis montanen Höhenstufe. Die beiden anderen *Pinguicula*-Arten, die kalkliebende *Pinguicula alpina*, das Alpen-Fettkraut, und *Pinguicula leptoceras*, das Dünnsporn-Fettkraut, sind im montanen bis alpinen Bereich zu finden. (Adler *et al.*, 1994)

### *Drosera*, der Sonnentau



**Abbildung 5:** *Drosera rotundifolia*, der heimische „Rundblättrige Sonnentau“ mit *Lestes sp.* als Beute am Naturstandort im Schwarzen Moos, Gemeinde Brand, Waldviertel.



**Abbildung 6:** Tentakel von *Drosera rotundifolia*. Das abgesonderte, schleimige Sekret der Drüsenhaare ist als Tropfen erkennbar.

Aus der Gattung *Drosera* (Droseraceae) sind 110 Arten bekannt, die sowohl auf der nördlichen wie auch südlichen Erdhalbkugel vorkommen. Nahezu alle Arten kommen auf relativ nährstoffarmen, sauren Böden vor, gewöhnlich in Mooren. In Australien haben sich jedoch Arten entwickelt, die auch sehr trockene Standorte (Slack, 2000) oder Regenwälder (Lavarack, 1979) besiedeln.

In Österreich sind vier Arten beheimatet: *Drosera rotundifolia*, der Rundblatt-Sonnentau (Abbildung 5), *Drosera intermedia*, der Mittlere Sonnentau und *Drosera anglica*, der Langblatt-Sonnentau. Während *Drosera rotundifolia* auf Bülten der Hochmoore und Zwischenmoore sowie auf Torfmoosbülten der Flachmoore vorkommt, sind *Drosera intermedia* und *Drosera anglica* auf Hochmoor-Schlenken, Zwischenmooren und Flachmooren zu finden. Sie sind wesentlich seltener als *Drosera rotundifolia* (Adler *et al.*, 1994). Die vierte Sonnentau-Art, *Drosera × obovata*, ist eine Kreuzung zwischen *Drosera anglica* und *Drosera rotundifolia* und kommt nur sehr selten vor.

Die Sonnentau-Drüsen unterscheiden sich von denen aller anderen karnivoren Pflanzendrüsen dadurch, dass sie drei Funktionen in einer Drüse vereinigen. Sie produzieren nicht nur den klebrigen Schleim (Abbildung 6), mit dessen Hilfe die Beute festgehalten wird, sondern scheiden auch Enzyme aus, die die Weichteile der Opfer zersetzen. Außerdem resorbieren sie die in Lösung gegangenen Nährstoffe.

Da einige Sonnentau-Arten verschiedene medizinisch wirksame Inhaltsstoffe, wie zum Beispiel die Naphtochinonderivate Plumbagin, Droseron und Ramentaceon sowie die Flavonglykoside Quercetin und Myricetin enthalten, wurden sie seit dem 12. Jahrhundert als Heilkräuter vor allem gegen Reizhusten verwendet (Pranjic, 2004).

### 3.1.2 Klappfalten

Die Gruppe der Klappfalten ist mit zwei Gattungen (*Aldrovanda* und *Dionaea*) aus der Familie der Droseraceae mit jeweils einer Art vertreten. Sie gehören zu den aktiven Fang- und Fallentypen. Die Falle ist bei beiden sehr ähnlich gebaut und besteht nur aus dem Oberblatt. Das Unterblatt ist flächig entwickelt und dient zur Photosynthese.



Abbildung 7: Falle von *Dionaea muscipula* in Nahansicht.

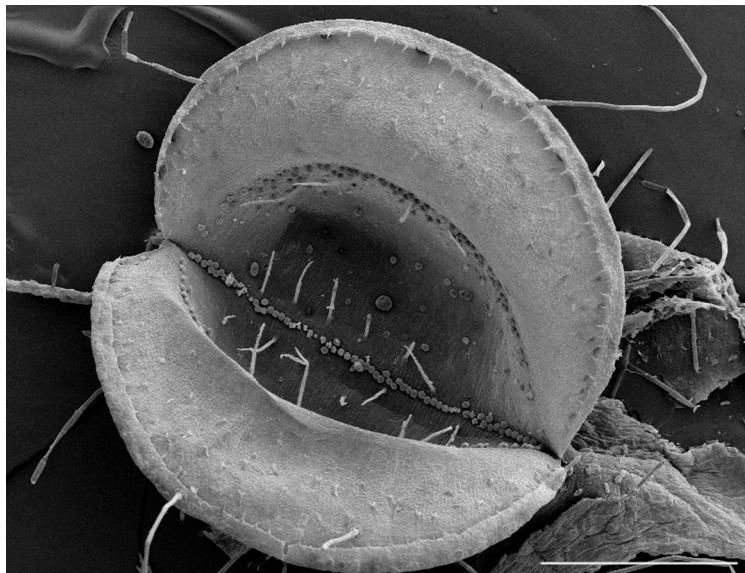


Abbildung 8: Rasterelektronische Aufnahme einer *Aldrovanda vesiculosa*-Falle. Photo von M. Peroutka. Markierung ~ 700 µm.

Die Klappfalten bedienen sich des Prinzips eines Tellereisens, das bei Berührung zuschnappt.

#### *Dionaea*, die Venusfliegenfalle

Die Falle von *Dionaea muscipula*, der Venusfliegenfalle, besteht aus zwei Blattlappen, wobei diese die umgewandelte Blattspreite darstellen (Abbildung 7). Die Blathälften springen beim Zuklappen der Falle von einer konkaven in eine konvexe Form um (Forterre *et al.*, 2005). Um diesen Mechanismus in Gang zu setzen, ist es jedoch notwendig, mindestens zwei der Fühlborsten auf der Falleninnenseite innerhalb von zwanzig Sekunden zu bewegen. Erst dann werden elektrische Potentiale freigesetzt, die zu Turgoränderungen in den Zellen führen. Stabile Sperrborsten an den Rändern der Falle greifen ineinander und verhindern so das Entkommen der

Beute. In der zweiten Phase des Fangvorgangs pressen sich die beiden Hälften noch stärker aneinander. So können die auf den Falleninnenseiten liegenden Verdauungsdrüsen, die die Enzyme und Säuren sezernieren, gut angreifen (Lloyd, 1942). Nach der Zersetzung der Beute sind sie auch für die Aufnahme der gelösten Nährstoffe verantwortlich. Auf der Blattperipherie der Innenhälften der Falle befinden sich die Nektardrüsen, die zur Anlockung der Beute dienen. Ob bei *Dionaea* Mikroorganismen beim Zersetzen der Beute helfen, ist noch unklar. Bekannt ist jedoch, dass es durch Fang eines Beutetieres oft zu einer Bakterienkontamination der Fallen kommt, welche zu einer schnellen Nekrose des Blattes führen kann (Juniper *et al.*, 1989).

*Dionaea muscipula* ist der terrestrische oder amphibische Vertreter der Klappfallen. Sie ist auf sandigen Böden in der Küstengegend von North- und South Carolina zu finden (Schnell, 1976).

### ***Aldrovanda*, das Wasserrad**

*Aldrovanda vesiculosa*, das Wasserrad (Abbildung 8), ist der aquatische Vertreter der Klappfallen. Sie ist vollkommen wurzellos und kommt hauptsächlich in Sümpfen und Teichen der Alten Welt vor. In Österreich war sie bis vor kurzem auch vertreten, gilt jedoch seit einigen Jahren als ausgestorben (Adler *et al.*, 1994).

Die Falle von *Aldrovanda* ist sozusagen eine Miniaturausgabe der *Dionaea*-Falle, sie ist lediglich 5 mm groß und sitzt auf einem kurzen Stielchen.

### **3.1.3 Kesselfallen**

Kesselfallenpflanzen, auch Schlauchpflanzen, Kannenpflanzen, Krugpflanzen oder Grubenfallen genannt, stellen im Grunde das einfachste Modell der Karnivoren Pflanzen dar. Die Insekten, die durch den Nektar am Kannenrand, bei manchen Arten wird dieser durch charakteristische UV-Muster optisch unterstützt (*Heliamphora*, *Brocchinia reducta*, *Sarracenia* (Juniper *et al.*, 1989)), angelockt werden, rutschen auf der spiegelglatten Oberfläche aus, verlieren den Halt und stürzen in das Falleninnere, wo das Entkommen durch spezielle Einrichtungen der Pflanze verhindert wird.

Dieses Verfahren des Beutefangs ist für acht Gattungen aus fünf Familien charakteristisch: *Brocchinia* (Bromeliaceae), *Catopsis* (Bromeliaceae), *Nepenthes* (Nepenthaceae), *Darlingtonia* (Sarraceniaceae), *Heliamphora* (Sarraceniaceae), *Sarracenia* (Sarraceniaceae), *Cephalotus* (Cephalotaceae) und *Paepalanthus* (Eriocaulaceae).

Da die Kesselfallenpflanzen das Thema dieser Arbeit darstellen, werden sie im Kapitel 3.2 genauer beschrieben.

### 3.1.4 Saugfallen

Zur Gruppe der Saugfallen gehören die Gattung *Utricularia*, auch Wasserschlauch genannt, sowie die Gattung *Polypompholyx*. Beide Gattungen werden zur Familie der Lentibulariaceen gezählt. Sie besitzen aktive Fallenmechanismen, die nach dem Saugstromprinzip arbeiten.

Das Prinzip dieser Fallentypen kann man folgendermaßen beschreiben:

Die Falle ist eine Blase, in der ein Unterdruck herrscht. Beim Öffnen der Fallentür wird ein Sog erzeugt, wodurch das die Falle umgebende Wasser samt kleinen Wassertieren eingesaugt wird. Wie die Beute im Inneren verdaut wird und wie das Wasser wieder aus der Fangblase hinaustransportiert wird, um neuen Unterdruck zu erzeugen, ist noch unklar. Es wird jedoch diskutiert, dass bei *Utricularia* Mikroorganismen beim Verdauen der Beute eine Rolle spielen könnten (Juniper *et al.*, 1989). Es gibt bereits Untersuchungen zu einer vorhandenen Mikroflora (Juniper *et al.*, 1989).

#### *Utricularia*, der Wasserschlauch

Die Gattung *Utricularia* ist weltweit verbreitet und umfasst mehr als 250 Arten. Man findet aquatische, terrestrische, sowie epiphytische Lebensformen (Mabberley, 2000).

In Österreich, wo sie mit sechs Arten (*Utricularia minor*, *Utricularia australis*, *Utricularia intermedia*, *Utricularia bremii*, *Utricularia ochroleuca* und *Utricularia vulgaris*) vertreten ist, kommt sie nur aquatisch oder amphibisch vor (Hegi, 1906; Taylor, 1994). Hier sind ihr Habitat montane bis colline Gebiete und nährstoffarme, huminsäurehältige Substrate. Hin und wieder werden aber auch eutrophe Gewässer besiedelt (Voß, 2005).

Alle Arten sind wurzellos. Stattdessen werden lange, sich verzweigende Stängel oder Ausläufer gebildet (Abbildung 9). Entlang dieses verzweigten Sprosssystems sitzen, je nach Art, mehr oder weniger große Saugfallen auf kurzen Stielen (Abbildung 11). Die Größe der Saugfallen kann zwischen 0,25 und 5 mm variieren. (Slack, 2000). Jede ausgewachsene Falle besitzt eine Öffnung, die durch eine Ventilklappe verschlossen ist. Um diese Türöffnung finden sich verzweigte Fühlhaare und -borsten (Abbildung 10, Abbildung 11), das heißt Rezeptoren, die die Reizauslösung des Fallenmechanismus bewerkstelligen (Lloyd, 1942).

Die kleinsten Fangblasen erbeuten Protozoen sowie andere Einzeller, wogegen größere Fallen sich von Wasserflöhen (*Daphnia*), Copepoden (Abbildung 12) und Hüpfherlingen (*Cyclops*) ernähren (Slack, 2000).



Abbildung 9: Habitus von *Utricularia vulgaris*



Abbildung 10: Fangblase von *Utricularia vulgaris*. Im linken Bereich des Bildes kann man die „Fühlhaare“ erkennen.

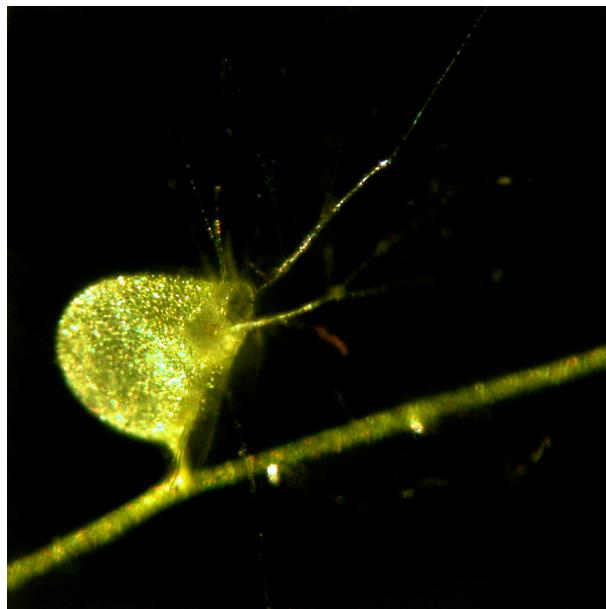


Abbildung 11: *Utricularia minor*-Falle in der großer Unterdruck herrscht.



Abbildung 12: Falleninhalt von *Utricularia vulgaris* im Hellfeld: Copepode und Grünalgen.

### *Polypompholyx*

Aus dieser Gattung sind zwei Arten bekannt, die in Australien endemisch sind.

Die Blüten, wie auch die Fallen, unterscheiden sich geringfügig von denen der Gattung *Utricularia*. Daher inkorporieren viele Autoren *Polypompholyx* in *Utricularia* (Taylor, 1994).

### 3.1.5 Reusenfallen

Der Reusenfallentypus ist durch eine Gefäßpflanzengattung und mehrere Lebermoose vertreten.

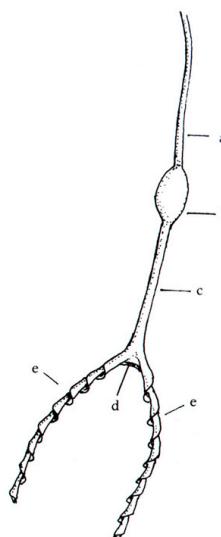
#### *Genlisea*, die Korkenzieherpflanze

*Genlisea* gehört wie *Pinguicula* und *Utricularia* zu den Lentibulariaceen. Der ähnlichen Blüten wegen steht sie dem Wasserschlauch besonders nahe, hat aber eine komplett andere Fangtechnik entwickelt. Darwin (1875) beschrieb sie als „eine Aalreuse, nur noch komplizierter“.

Die Laubblätter und der Blütenstand befinden sich an der Oberfläche, wogegen die Fangblätter unterirdisch wachsen (Abbildung 13). Diese setzen sich folgendermaßen zusammen (Abbildung 14):



**Abbildung 13:** *Genlisea violacea* × *lobata*. Photo von T. Lendl



**Abbildung 14:** Aufbau einer *Genlisea*-Falle: Aus Slack, 2000.

Die Falle besteht aus einer Blase, die in ein röhrenförmiges Halsstück übergeht, das sich nach außen öffnet. Die Innenwand des Halsstückes ist mit nach innen gerichteten spitzen Haaren ausgekleidet, die sich in Abständen ringförmig wiederholen und sich überlappen, wodurch ein immer perfekteres Reusenprinzip zustande kommt. So kann das Beutetier ungehindert zur Blase hinwandern, der Weg zurück ist ihm jedoch versperrt (Slack, 2000).

Die sechzehn Arten der Gattung sind in den Tropen Südamerikas, Westindiens, Afrikas und Madagaskars beheimatet (Fischer *et al.*, 2000; Barthlott *et al.*, 2004).

### Karnivore Lebermoose

Einige Lebermoose bilden sackförmig gefaltete Blätter, in denen manchmal Protozoen, Nematoden oder Räderiere gefangen werden. Es wird vermutet, dass es sich um Karnivorie nach dem Prinzip der Reusenfalle handelt. Bis jetzt wurde Tierfang bei zwei Gattungen, *Colura* und *Pleurozia*, nachgewiesen (Barthlott *et al.*, 2000).

## 3.2 Kesselfallenpflanzen

Kesselfallenpflanzen sind bereits seit dem 17. Jahrhundert bekannt (Lloyd, 1942). Ihre karnivoren Eigenschaften wurden jedoch erst von Bertram und Hooker 100 Jahre später entdeckt.

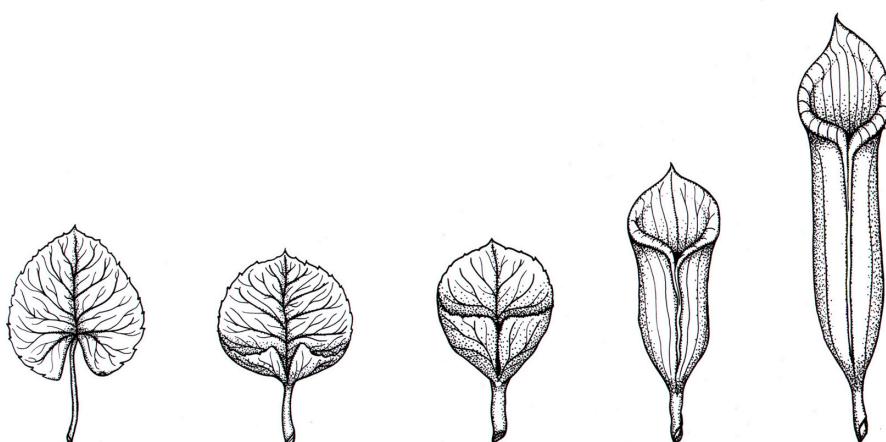
### 3.2.1 Einführung

Das Fangprinzip von Kesselfallenpflanzen, auch Kannenpflanzen oder englisch “pitcher plants”, basiert auf dem einer Fallgrube.

Die Beute, meist sind dies Insekten, wird durch Duftstoffe sowie besondere Farbmuster bzw. Nektar an den sehr glatten Fallenrand gelockt. Dort rutschen die Insekten unvorsichtigerweise in das Kanneninnere, aus dem sie aufgrund spezieller Kannenwandstrukturen nicht mehr entkommen können.

Trotz ihrer sehr diversen Taxonomie besitzen Kesselfallenpflanzen folgende besondere gemeinsame Eigenschaften (Juniper *et al.*, 1989):

1. Ihre Fangblätter sind meist Ergebnis einer epiascidaren Entwicklung (Abbildung 15). So bildet die adaxiale Oberfläche eines epiascidaren Blattes das Innere einer Kesselfalle. Es gibt aber auch Trichter, die aus einer Rosette mit mehreren Blättern gebildet wird (*Brocchinia*, *Catopsis*, *Paepalanthus*).
2. Die meisten verwenden UV-Muster als möglichen Insektenführer hin zur Mündung (*Heliamphora*, *Sarracenia*, *Brocchinia reducta*).
3. Die meisten orientieren ihre Fallen in spezielle Richtungen, was eine Maximierung der Anlockung nach sich zieht (*Nepenthes*, *Sarracenia*, *Cephalotus*, *Darlingtonia*).



**Abbildung 15:** Epiascidare Entwicklung des Blattes einer Grubenfalle. Aus Bream, 2002.

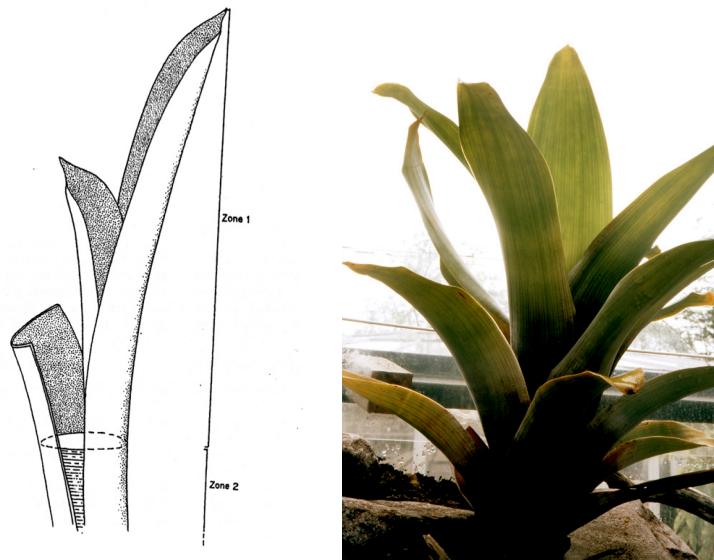
Es werden acht Gattungen von Kesselfallenpflanzen unterschieden: *Brocchinia*, *Catopsis*, *Paepalanthus*, *Darlingtonia*, *Nepenthes*, *Sarracenia*, *Heliamphora* und *Cephalotus*.

Da im Zuge dieser Arbeit nur mit letzteren vier Gattungen gearbeitet wurde, sollen die anderen hier nur kurz beschrieben werden.

### *Brocchinia*

*Brocchinia* aus der Familie der Bromeliaceae ist rein neuweltlich (Braem, 2002). Nicht alle *Brocchinia*-Arten sind karnivor. Jene fünf, die diese besondere Eigenschaft besitzen, kommen nur auf den Tafelbergen Guayanas und Venezuelas vor (Braem, 2002).

Die Blätter von *Brocchinia*, die in einer Blattrosette eng übereinander angeordnet sind, bilden viele kleine „Wasserreservoirs“. Dies ist an und für sich die einfachste bekannte Fallgrube (Slack, 2000). Es sind nur zwei getrennte Zonen erkennbar (Abbildung 16): Zone 1 ist von einer Wachsschicht überzogen, wo Insekten keinen Halt finden und Zone 2 ist mit Haaren besetzt, die ein Entkommen der Beute verhindern. Unter dem Flüssigkeitsspiegel befinden sich hier auch Drüsen, die der Nährstoffaufnahme dienen.



**Abbildung 16:** Zonierung von *Brocchinia tatei*. Aus Slack, 2000.

**Abbildung 17:** *Brocchinia tatei* in Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

### *Catopsis*

*Catopsis berteroniana* ist die einzige karnivore Art der Gattung aus der Familie der Bromeliaceae, Unterfamilie Tillandsoideae (Braem, 2002).

Sie wächst epiphytisch hauptsächlich auf Mangrovenbäumen, aber auch in herkömmlichen Wäldern von Florida bis ins südliche Brasilien (Braem, 2002).

Die Pflanze ist gelblichgrün und von einer Wachsschicht überzogen (Abbildung 18). Verdauungsdrüsen befinden sich in Einbuchtungen der Epidermis.



**Abbildung 18:** *Catopsis berteroniana* in Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

### *Paepalanthus*

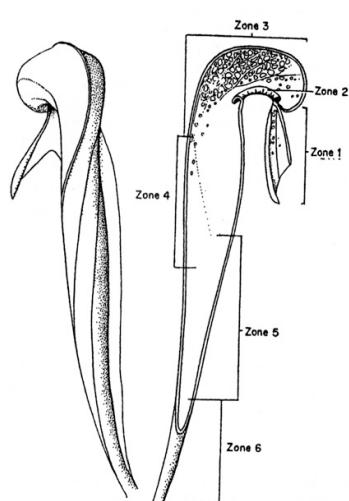
Bei *Paepalanthus bromelioides* (Eriocaulaceae) wird die Falle von einer Blattrosette gebildet. UV-Male locken Insekten zum Fallenrand. Die Fallenflüssigkeit enthält Detergenzien, um das Ertrinken der Beute zu beschleunigen, aber keine Verdauungsenzyme. Die einzige bekannte karnivore Art ist in Brasilien verbreitet (Figueira *et al.*, 1994).

### *Darlingtonia*, die Kobralilie

*Darlingtonia californica* ist die einzige Art ihrer Gattung aus der Familie der Sarraceniaceae. Die Schläuche von *Darlingtonia* sind so gedreht, dass ihre Kuppel zur Hauptachse um 180° gedreht ist (Abbildung 19, Abbildung 20). So wird sichergestellt, dass die Fallenöffnungen nach außen weisen, womit ein größeres Beutespektrum erreicht wird.

*Darlingtonia californica* besitzt im Vergleich zu den anderen Gattungen ihrer Familie Verdauungsdrüsen, die Protease bilden.

Ihr Verbreitungsgebiet umfasst die Pazifikküste des US-Bundesstaates Oregon und nördliche Teile von Kalifornien, wo sie in küstennahen Sümpfen und wasserdurchflossenen *Sphagnum*-Mooren in Gebirgsregionen bis zu 2.800 m verkommt (Carow und Fürst, 1990).



**Abbildung 19:** Äußerer Bau und innere Zonierung bei *Darlingtonia californica*. Aus Slack, 2000.



**Abbildung 20:** *Darlingtonia californica* in Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

### 3.2.2 *Nepenthes*

*Nepenthes*, die tropische Kannenpflanze aus der Familie der Nepenthaceae (Ordnung Nepenthales) umfasst 82 Arten (Clarke *et al.*, 2001). Das griechische Wort *nepenthes* (sorgenfrei, kummerstillend) deutet nach alten Überlieferungen (Homer, Plinius) auf ein ägyptisches Zauberkraut, das mit Wein getrunken den Kummer verscheuchen soll (Wehrhahn, o. J.). Linné übertrug dies auf die Gattung, weil das klare, süße Wasser in den Kannen der Pflanze dem durstigen Menschen Stärkung bietet (Slack, 2000).

Die ersten Funde von *Nepenthes*-Arten gehen auf die Mitte des 17. Jahrhunderts in Madagaskar zurück.

#### 3.2.2.1 Systematik

*Nepenthes* ist die einzige Gattung aus der Familie Nepenthaceae (Ordnung Nepenthales). Diese Familie ist mit vielen karnivoren sowie protokarnivoren Familien eng verwandt – den Droseraceae, Dioncophyllaceae und Plumbaginaceae (Williams *et al.*, 1994). Pant *et al.* (1977) vermuten, dass sich die Familie aus den Ranunculaceen und Berberidaceen entwickelt hat.

Die Entstehung der Gattung *Nepenthes* kann mit der späten Unterkreide, der Zeit des Zerbrechens von Gondwana, datiert werden. Zu diesem Zeitpunkt müssen die wesentlichen Züge der Karnivorie, das heißt, deren morphologische, anatomische, sowie physiologische Spezialentwicklungen, bereits angelegt gewesen sein (Speirs, 1981; Lösch, 1990).

### 3.2.2.2 Morphologie

Die Kannen von *Nepenthes* entwickeln sich im Sommer, wobei nicht gesagt ist, dass jedes Blatt eine Kanne hervorbringt. Morphologisch gesehen, besteht die Falle aus der Blattspreite. Der Blattstiel ist zu einer Ranke umgewandelt und das Unterblatt flächig entwickelt (Juniper *et al.*, 1989). Die Entwicklung der *Nepenthes*-Falle ist in Owen (1999) detailliert beschrieben.

Die Ausbildung einer Kanne beginnt mit einer Schwellung am Ende der Ranke. Bereits in der Anfangsentwicklung krümmt sich der Rankenteil so, dass die werdende Kanne von Beginn an aufrecht steht. Es folgt eine Aufblähung der Kanne mit Luft, bis sich nach einigen Tagen der Deckel von der Kanne hebt und sich öffnet. Zu diesem Zeitpunkt befindet sich bereits Flüssigkeit in der Kanne, die von vielen Autoren (z.B. (Lloyd, 1942) für steril gehalten wird. Die saure Kannenflüssigkeit wird oft von Eingeborenen zum Auswaschen entzündeter Augen sowie zum Kochen von Reis verwendet (Carow und Fürst, 1990).

Wider der lange Zeit verbreiteten Ansicht vieler Botaniker hat der Deckel der Kanne keine Verschlussfunktion. Er stellt lediglich eine Art „Regenschirm“ oder „Überdachung“ dar, der die Kanne vor dem Überlaufen und Ausschwemmen der in der Flüssigkeit gelösten Nährstoffe schützt. Würde der Deckel nach einem Fang immer geschlossen werden, würde die Fangkapazität der Falle erheblich herabgesetzt werden. Außerdem besitzt der Deckel auch Schaufunktion sowie Lockeigenschaften, da sich hier viele Nektardrüsen befinden. Bei einigen Arten, wie *Nepenthes ampullaria* oder *Nepenthes dubia* kann der Deckel auch reduziert sein (Clarke *et al.*, 2001).

Im Folgenden soll durch drei Beispiele die Vielgestaltigkeit von *Nepenthes*-Kannen veranschaulicht werden. Die verschiedenen Arten unterscheiden sich nicht nur in ihrer Farbe, sondern auch sehr wesentlich in ihrer Gestalt und Größe (Abbildung 21, Abbildung 22, Abbildung 23).



**Abbildung 21:** Bodenfalle von *Nepenthes hamata*. Natürliche Verbreitung: Indonesien, Sulawesi. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 22:** Bodenfalle von *Nepenthes sibuyanensis*. Natürliche Verbreitung: Philippinen. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

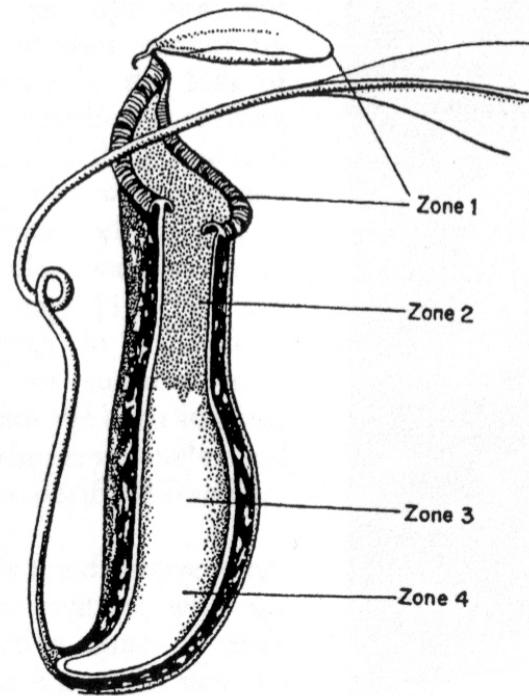


**Abbildung 23:** Bodenfalle von *Nepenthes mulensis*. Natürliche Verbreitung: Borneo. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

Die Gestalt der Kanne ist je nach Art sehr verschieden und differiert sogar innerhalb einer und derselben Art. Es können zwei oder sogar drei verschiedene Kannenformen in verschiedenen Etagen auftreten. So sind zum Beispiel Kannen in Bodennähe (Bodenkannen) eher rundlich, wogegen Fallen in höheren Bereichen (Luftkannen) lang gezogen sind. So wird ein unterschiedliches Beutespektrum erreicht. Bodennahen Kannen fallen Ameisen zum Opfer und erhöhte Fallen sind besonders für Fluginsekten attraktiv (Juniper *et al.*, 1989). Bei guter Ernährung der Pflanze werden oft keine Fallen gebildet (Adlassnig *et al.*, 2005b).

Die Kannenpflanzen besitzen demnach einen ausgeprägten Blattdimorphismus. Noch vielfältiger wird die gestaltliche Differenzierung der Gattung dadurch, dass die Arten getrennt geschlechtlich-zweihäusig sind, das heißt, dass weibliche Blüten und männliche Blüten auf verschiedene Pflanzenindividuen verteilt sind (Lösch, 1990). Die Einzelblüten sind in Trauben bzw. Rispen angeordnet.

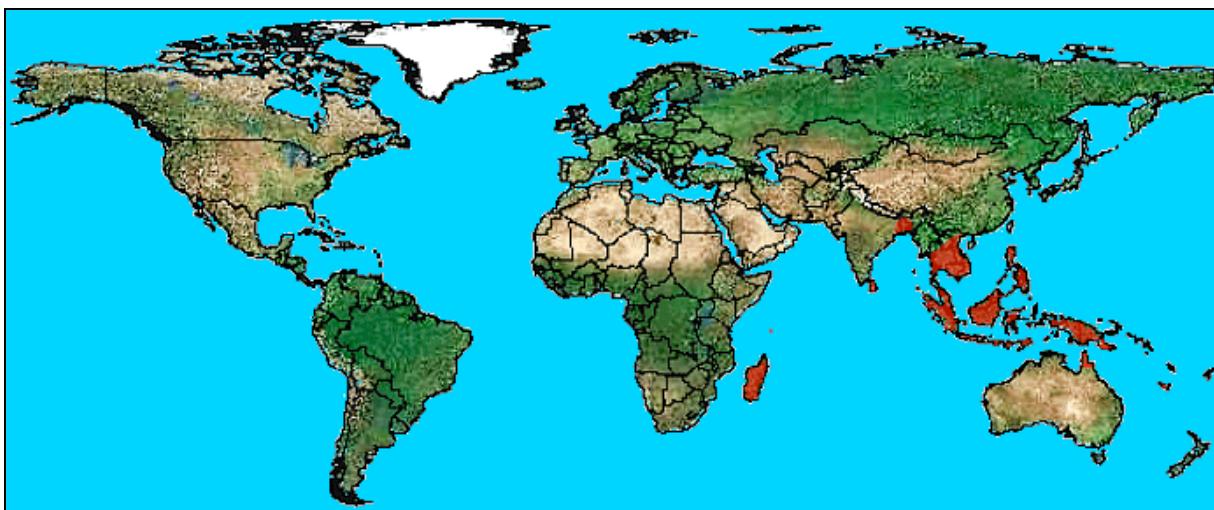
Trotz der äußerlichen Vielgestaltigkeit der *Nepenthes*-Kannen ist jede Falle im Grunde gleich aufgebaut (Abbildung 24).



**Abbildung 24:** Zonierung der *Nepenthes*-Falle. Aus Juniper et al., 1989

Der Zone 1, das heißt dem Deckel und dem Kannenrand mit den zahlreichen Nektardrüsen folgt im Inneren die Wachszone (Zone 2). Die Oberfläche dieses Bereiches ist außerordentlich glatt, verhindert somit sehr effektiv das Entkommen der Beute. An die Übergangszone (Zone 3) schließt sich die Verdauungszone (Zone 4) mit den Verdauungsdrüsen (Frazier, 2000) an.

### 3.2.2.3 Verbreitung



**Abbildung 25:** Verbreitungskarte der Gattung Nepenthes. Quelle: <http://www.plantarara.com>

Die rund 70 bekannten *Nepenthes*-Arten sind in den Tropen der Alten Welt zu finden, nämlich von Assam im Norden ostwärts über Malaysia und das südöstlichste Asien bis nach Queensland in Australien im Süden. Auch auf Sri Lanka kommt diese Kesselfallenpflanze vor. Madagaskar ist ihr westlichstes Verbreitungsgebiet. Die größte Vielfalt findet sich auf Borneo, Sumatra und den Philippinen (Clarke *et al.*, 2001).

### 3.2.2.4 Ökologie

*Nepenthes* gedeiht vom Meeressniveau an bis in Höhen von ungefähr 3.500 m (z.B. *Nepenthes villosa*). Die Pflanzen sind meist Kletterer, sie erreichen oft Höhen von 15 m und mehr. Bei alten Pflanzen geht manchmal der Kontakt zum Boden verloren und sie wachsen epiphytisch (Burbidge, 1897). Manche Arten kommen aber auch an relativ trockenen Standorten vor (z.B. *Nepenthes mirabilis* auf Sand an der Meeresküste), wo sie sich nicht an Bäumen hochranken, sondern sich durch Gestrüpp durchschlängeln. Es sind auch salz- und schwermetalltolerante Arten bekannt (Adlassnig *et al.*, 2005b).

*Nepenthes*-Kannen können als eigenständige Ökosysteme angesehen werden, betrachtet man die Vielzahl von Lebewesen, die große Teile ihres Lebens oder ihre gesamte Existenz in den *Nepenthes*-Zisternen verbringen. Einige Dipterenlarven und Larven anderer Insektengruppen, sowie Krabbensspinnen, Milben, Nematoden, Protozoen, Algen und Einzeller können sich in der *Nepenthes*-Flüssigkeit behaupten (Lösch, 1990).

### **3.2.3 *Sarracenia***

#### **3.2.3.1 Systematik**

Die Familie Sarraceniaceae (Ordnung Sarraceniales) enthält drei Gattungen in der Neuen Welt (Mabberley, 2000). Die Gattung *Sarracenia*, im Deutschen auch Trompetenblatt oder Schlauchpflanze genannt, ist mit acht Arten und einer Vielzahl von Hybriden bekannt.

Der Name der Gattung, sowie auch ihrer Familie (Sarraceniaceae) und der Ordnung (Sarraceniales) bezieht sich auf Michael Sarrazin (1659 – 1736) einem französischen Arzt aus Quebec, der eine Naturgeschichte Kanadas schrieb und die Pflanze erstmals nach Europa sandte – damals noch unwissend, dass sie karnivor ist.

#### **3.2.3.2 Morphologie**



**Abbildung 26:** *Sarracenia flava* in Blüte, in Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 27:** *Sarracenia leucophylla* besitzt sehr ausgeprägte Farbmuster. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich. Photo von F. Muller



**Abbildung 28:** *Sarracenia purpurea* in Blüte, Glashauskultur der Universität Wien.



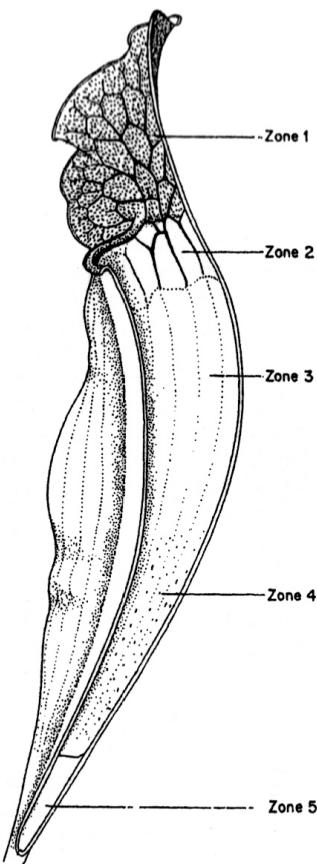
**Abbildung 29:** *Sarracenia minor* in Blüte. Die weißen Flecken auf der Falle sollen „Fenster“ bzw. Scheinausgänge vortäuschen. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich. Photo von F. Muller

*Sarracenia*-Fallen sind in ihrem Aussehen sehr divers (Abbildung 26, Abbildung 27, Abbildung 28, Abbildung 29). Eine bunte Zeichnung, leuchtende Farben und UV-Muster sind spezielle Merkmale dieser Kannenfallengattung. Die Ausscheidung von Sarracina, auch Acrylsäure ( $\text{CH}_2=\text{CH}-\text{COOH}$ ) genannt, dient ebenfalls der Anlockung von Insekten (Karrer, 1958).

Der Grundtyp der *Sarracenia*-Falle ist ein in eine gerade Röhre modifiziertes Blatt mit einem kapuzenartigen Anhängsel, dem Deckel, der je nach Art mehr oder weniger die Kannenöffnung bedeckt und sie vor Regenwasser schützt (Slack, 2000).

Betrachtet man eine Falle genauer, so erkennt man, dass der Deckel meist auf einem kurzen „Hals“ sitzt. Die Schlauchmündung hat einen nach außen gerollten Rand, der als Nektarkragen bezeichnet werden kann, da hier viele Nektardrüsen zu finden sind. Auch auf der Flügelleiste, der kielähnlichen Lamelle an der Vorderseite der Falle, sitzen zahlreiche Nektardrüsen, die die angelockten Insekten zur Trichteröffnung führen.

Das Innere der *Sarracenia*-Falle kann in verschiedene Bereiche differenziert werden (Abbildung 30):

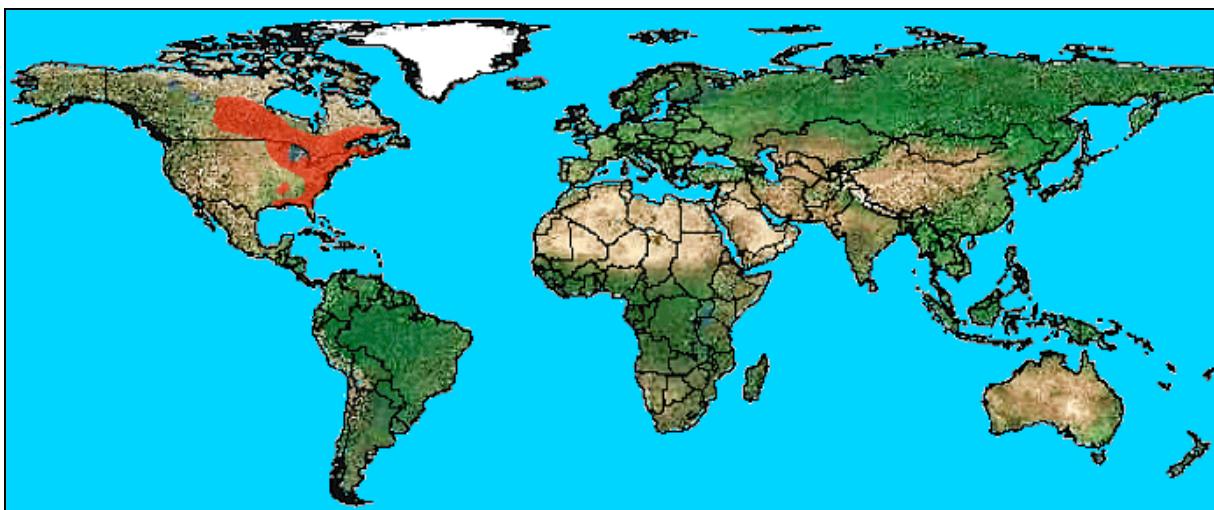


**Abbildung 30:** *Sarracenia purpurea*-Falle im Querschnitt.  
Aus Juniper *et al.*, 1989

Die Zone 1 umfasst den mit Duft- und Nektardrüsen sowie Borstenhaaren besetzten Deckel. Die anschließende Zone 2 schließt den Nektarkragen und den „Hals“ ein. Danach schließt sich die Zone 3 an, welche durch eine wachsige Oberfläche gekennzeichnet ist, wo kein Insekt Fuß fassen kann. Die Zone 4, die bei den meisten *Sarracenia*-Arten bis an den Grund reicht, ist mit langen, spitzen, abwärts gerichteten Borstenhaaren besetzt. Die Kutikula fehlt in dieser Zone. In der Zone 5, die bei manchen *Sarracenia*-Arten auch fehlen kann, fehlen sowohl Drüsen als auch Haare – ihre Bedeutung ist bislang noch ungeklärt. Bis jetzt wurde eine Enzymbildung noch nicht sicher nachgewiesen (Hepburn *et al.*, 1927; Lloyd, 1942).

Die Blüten dieser Gattung sind in allen Fällen auffällig groß mit einer korallinisch gefärbten Narbe. Die Verbreitung wird jedoch meist durch das Rhizom gewährleistet (Slack, 2000).

### 3.2.3.3 Verbreitung



**Abbildung 31:** Verbreitungskarte der Gattung *Sarracenia*. Quelle: <http://www.plantarara.com>

Das Verbreitungsareal von *Sarracenia* liegt in Nordamerika und schließt sogar den arktischen Bereich ein. Nach Westen reicht das Heimatreal bis zu den nordöstlichen Gegenden von British Columbia, im Süden befindet sich ein isoliertes Areal im mittleren Osten des amerikanischen Bundesstaates Georgia (Braem, 2002).

Populationen der Familie in Asien sind nur fossil belegt, sie starben in der Kreidezeit aus (Li *et al.*, 2004).

Seit mehr als 20 Jahren sind Vorkommen von *Sarracenia purpurea* auch in Europa, das heißt Irland und Schweden, belegt (Kertland, 1968; Foss und O'Connel, 1984). Doch in den letzten Jahren gibt es eine zunehmende Verbreitung auch in Mitteleuropa (Adlassnig *et al.*, in press-a).

### 3.2.3.4 Ökologie

Die Pflanzen der Gattung *Sarracenia* besiedeln bevorzugt saure Böden, die auf jeden Fall nährstoffarm sind, da die Pflanzen sehr konkurrenzschwach sind. *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea* besiedelt auch ultrabasische und schwermetallbelastete Standorte (D'Alessi, 2004).

Bemerkenswert ist festzustellen, dass *Sarracenia*-Populationen auch Flächenbrände überleben können, da diese Arten ein ausgeprägtes Rhizom besitzen (Braem, 2002; Adlassnig *et al.*, 2005b).

Sehr oft findet man verschiedene *Sarracenia*-Arten an einem Standort. Folkerts (1982) berichtet sogar, dass nicht weniger als 13 Arten aus vier verschiedenen Gattungen von Karnivoren Pflanzen in einem einzigen *Sarracenia*-Moor gefunden wurden. Die Insektenbeute führt jedoch nicht zu einem Konkurrenzdruck unter den Arten, da diese unterschiedliche Anlocksymptome besitzen (Juniper *et al.*, 1989).

*Sarracenia*-Kannen verdauen nicht nur Insekten und kleine Tiere, sondern sind auch Lebensraum für eine Vielzahl von Bakterien, Protozoen, Räderieren, Arthropoden und deren Larven. Einige Arten, wie *Wyeomyia smithii* (Addicott, 1974), *Metriocnemus knabi* (Bradshaw, 1983) und *Habrotrichus rosa* (Bedzki, 1998; Petersen, 1997) sind sogar auf *Sarracenia*-Fallen als Lebensraum spezialisiert.

### **3.2.4 *Heliamphora***

*Heliamphora*, im Deutschen auch Sumpfkrug genannt, gehört zur Familie der Sarraceniaceae (Ordnung Sarraceniales). Ihre Verbreitung ist auf die Tafelberge des nordöstlichen Südamerika beschränkt.



Abbildung 32: *Heliamphora nutans*. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



Abbildung 33: *Heliamphora tatei* in Aufsicht. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

#### **3.2.4.1 Systematik**

Die Isolation der Tafelberge ist spätestens mit dem oberen Tertiär (Pliozän) zu datieren, womit bereits bestimmt gesagt werden kann, dass eine Urform von *Heliamphora* damals schon existiert hat (Juniper *et al.*, 1989; Schneider Santos *et al.*, 2003).

Da die Tafelberge einen sehr schwer erreichbaren Lebensraum darstellen, waren über lange Zeit nur fünf Arten der Gattung *Heliamphora* bekannt (Mabberley, 2000). Eine intensive floristische Erhebung dieser besonderen Gebirgsformationen in den letzten Jahren führte zur Entdeckung von drei weiteren Arten (Nerz, 2000; Nerz, 2004a; Carrow, 2005).

#### **3.2.4.2 Morphologie**

Der Krug dieser südamerikanischen Kesselfallenpflanze so aus, als ob ein breites Blatt zusammengerollt und danach an den Rändern zusammengenäht worden wäre (Abbildung 32). In

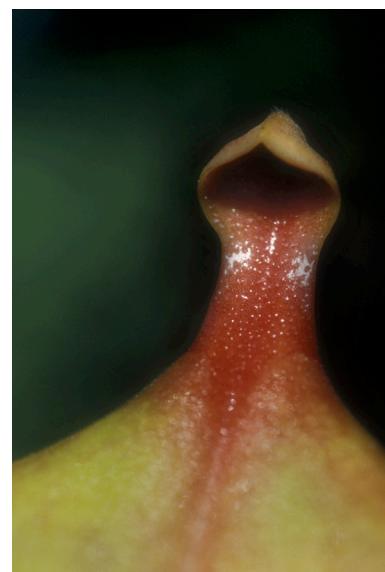
der Nähe der Fallenöffnung, das heißt, nahe dem Verwachungspunkt der Trichteröffnung, befindet sich bei manchen Arten am Kiel ein kleines Loch, das ein Überlaufen der Kanne durch Regenwasser verhindern soll (Abbildung 34). Nur bei *Heliamphora tatei* ist es für das menschliche Auge sichtbar. Bei *Heliamphora nutans*, zum Beispiel, wird es durch dicht stehende Haare verdeckt. *Heliamphora* besitzt nämlich im Gegensatz zu den übrigen Kesselfallenpflanzen keinen ausgeprägten Deckel, der die Kanne vor Überfüllung mit Wasser schützen könnte. Dieses raffiniert gebaute Überlaufventil erfüllt jedoch die gleiche Funktion (Lloyd, 1942; Slack, 2000). Anstelle des Deckels findet man lediglich ein kleines Anhängsel (Abbildung 33), das mit Duft- und Nektardrüsen (Abbildung 35) besetzt ist und zur Anlockung der Beute dient. Wie bei *Sarracenia* erzeugen die Duftdrüsen Sarracin (Jaffe *et al.*, 1995).

Der untere Teil der Falle ist gleich gebaut wie bei *Sarracenia* (Slack, 2000). Auch hier ist noch keine Produktion von Verdauungsenzymen nachgewiesen worden.

Verglichen mit anderen Gattungen der Familie (*Sarracenia* und *Darlingtonia*) scheinen *Heliamphora*-Krüge am einfachsten und primitivsten zu sein. Sie wurde daher oft als deren Stammform beschrieben. Neueste paläontologische Forschungen (Li *et al.*, 2004) belegen jedoch, dass *Heliamphora* die am stärksten abgeleitete und höchstentwickelte Gattung ist. Die Fallen wurden somit erst sekundär vereinfacht. Bei *Heliamphora nutans* bilden die Fallen junger Pflanzen noch einen Deckel, der bei alten Pflanzen fehlt (Eigene Beobachtungen). Auch dies spricht für eine sekundäre Reduktion des Deckels.



**Abbildung 34:** Das „Überlaufventil“ (rotes Rechteck) einige Zentimeter unterhalb der Kannenöffnung bei *Heliamphora tatei* var. *tatei* verhindert, dass Regenwasser die Beute und somit die wertvollen Nährstoffe aus der



**Abbildung 35:** Stark vergrößerte Ansicht des Deckels von *Heliamphora nutans*. Die Nektardrüsen sind als kleine Punkte sichtbar. Photo von F. Müller.

Kanne spült. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

### 3.2.4.3 Verbreitung

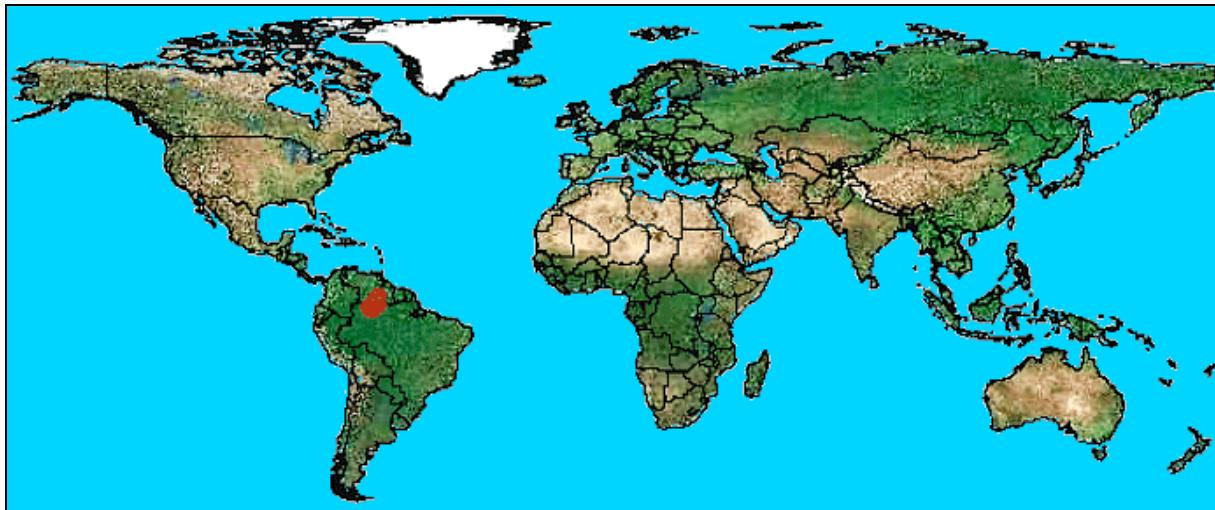


Abbildung 36: Verbreitungskarte der Gattung *Heliamphora*. Quelle: <http://www.plantarara.com>

Die Verbreitung der Gattung *Heliamphora* beschränkt sich auf den nordöstlichen Teil Südamerikas, wo sie die Tafelberge des Guayana-Schildes in Venezuela besiedelt. Diese Tafelberge werden von den einheimischen Indianern „Tepuis“ genannt, „Häuser der Götter“. Sie sind Überreste eines mächtigen Sandsteinplateaus, das durch Erosion im Laufe der Erdgeschichte abgetragen wurde und Tepuis, Inselberge mit schroffen steilen Hängen und einem Hochplateau übrig blieben (George, 1988; Schneider Santos *et al.*, 2003).

Eine Art, *Heliamphora tatei*, wächst manchmal auch in tiefer gelegenen Savannen (Slack, 2000).

### 3.2.4.4 Ökologie

Die Lebensbedingungen der Tafelberge Venezuelas, dem Habitat von *Heliamphora*, sind geprägt durch sauren, nährstoffarmen Sandstein als Boden, kühles Klima, hohe Niederschläge und daraus folgend hohe Abflussraten des Wassers. Entwickelte Böden fehlen daher zum Großteil auf der Hochfläche eines Tepuis. Entweder die Felsen sind nackt oder von dicken Blaualgen-Krusten bedeckt (Vaculik *et al.*, 2004). Durch den Mangel an Nährstoffen sind die Venezolanischen Tepuis der einzige Lebensraum der Erde, wo die Vegetation von Karnivoren dominiert wird (George, 1988; Hogenstrijd, 2004; Nerz, 2004a).

Wie auch bei allen anderen karnivoren Kesselfallenpflanzen ist die Flüssigkeit in der Kanne nicht steril, sondern von einer mehr oder weniger großen Vielfalt an Bakterien, Pilzen, Protozoen,

Algen und sogar höheren Tieren und Pflanzen besiedelt – sie stellt somit ebenfalls ein Phytotelm<sup>1</sup> dar (Frank und Lounibos, 1983; Studnicka, 2003). Wie bei *Sarracenia purpurea* hat sich auch bei *Heliamphora* ein Moskito auf die Eiablage in den Kannen spezialisiert, nämlich die mit *Wyeomyia* nahe verwandte Art *Zinzala* (Zavortink, 1985).

### 3.2.5 *Cephalotus*

#### 3.2.5.1 Systematik

*Cephalotus follicularis*, die westaustralische Kannenpflanze, ist die einzige Art der Gattung aus der Familie Cephalotaceae (Ordnung Saxifragales) (Mabberley, 2000).

#### 3.2.5.2 Morphologie



Abbildung 37: *Cephalotus follicularis*. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



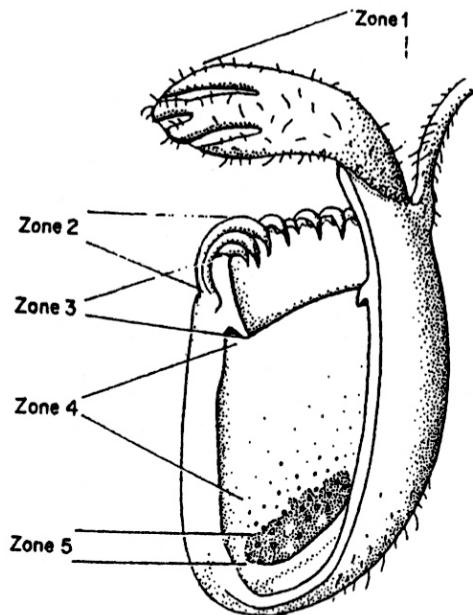
Abbildung 38: *Cephalotus follicularis*-Kannen in Nahansicht. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

*Cephalotus follicularis* weist zwei verschiedene Wachstumsphasen auf. Vom Spätsommer bis zum frühen Herbst werden ganzrandige Laubblätter und Niederblätter ausgebildet. Ab dem Spätherbst werden die Krugblätter geformt (Braem, 2002).

Die Kannen der Gattung *Cephalotus* sind die kleinsten Kesselfallenpflanzen. In voller Größe erreichen sie eine Länge von ungefähr 5 cm, meist jedoch nur 3 cm. Man unterscheidet große und kleine Fallen, wogegen nie mittelgroße beobachtet werden (Lloyd, 1942) (Abbildung 37).

Der Bau der Falle ist sehr gedrungen, eiförmig (Abbildung 38, Abbildung 39).

<sup>1</sup> Als Phytotelm bezeichnet man ein Kleinstgewässer, das sich nach einem Regen auf Pflanzen bildet, beispielsweise wassergefüllte Baumlöcher oder die Blatttrichter vieler Arten der Bromeliengewächse (Bromeliaceae) und der Karnivoren Kesselfallenpflanzen. Sie stellen häufig Kleinstbiotope für bestimmte Tierarten dar.



**Abbildung 39:** Zonierung des inneren Baus von *Cephalotus follicularis*. Aus Juniper et al., 1989

Der Deckel (Zone 1) stellt nicht, wie bei den anderen Kesselfallenpflanzen, das Endstück eines Blattes dar, sondern geht aus einer Streckung, bzw. Erweiterung, des Blattgrundes hervor (Slack, 2000). Am Deckel befinden sich zahlreiche täuschende „Lichtfenster“. Außerdem ist er mit vielen Nektardrüsen und Haaren besetzt.

Die Zone 2 wird vom Peristom gebildet, es besteht aus einer Reihe von groben Rillen („Zähnen“), in deren Zwischenräumen Nektarien zu finden sind.

Unter der Zahnreihe befindet sich ein trichterförmiger Kragen, der auf der Innenseite mit sehr spitzen, nach unten gerichteten Härchen versehen ist. Er hebt sich vom Kannenrand ab und ist somit eine wirkungsvolle Hürde beim Entkommen aus der Falle (Zone 3).

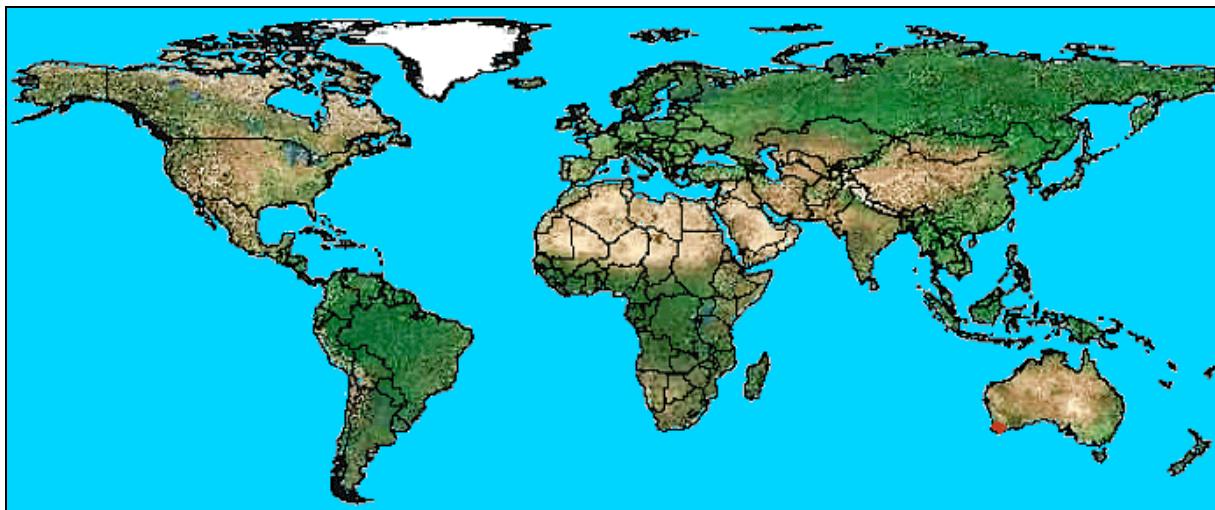
Die mit wenigen Drüsen besetzte, sehr glatte Zone 4 geht in die eigentliche Verdauungszone (Zone 5) über, die reichlich mit Verdauungsdrüsen versehen und nierenähnlich geformt ist.

Ein markantes Merkmal der Falle von Außen betrachtet, sind die drei Längsleisten, deren Hauptaufgabe es zu sein scheint, Insekten zur Krugmündung zu locken.

Für eine ausführliche Beschreibung der Fallenentwicklung bei *Cephalotus* vergleiche Froebe (2003).

Die Blüten von *Cephalotus follicularis* haben keine Kronblätter, sondern lediglich sechs gelblichgrüne Kelchblätter.

### 3.2.5.3 Verbreitung



**Abbildung 40:** Verbreitungskarte der Gattung *Cephalotus*. Quelle: <http://www.plantarara.com>

*Cephalotus* gedeiht in den Sümpfen Westaustraliens, sein Verbreitungsareal erstreckt sich vom Deep-River bis zur Esperance Bay.

### 3.2.5.4 Ökologie

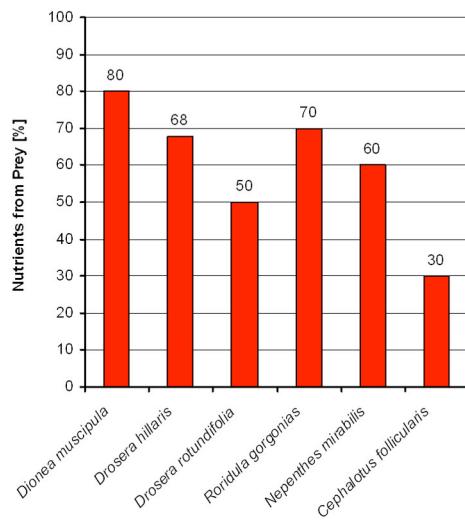
Die kleinen Fallen von *Cephalotus* sind besonders anziehend für Ameisen. Nicht wenige Beuteinsekten scheinen Opfer des Zufalls zu sein, da sie, der Mittelleiste folgend, am Kannenrand den Halt verlieren und in den Krug stürzen (Slack, 2000).

## 3.3 Nährstoffaufnahme

Die meisten karnivoren Pflanzen können auch ohne Beute überleben. Adamec (2000) und Adlassnig et al. (2005b) geben einen Überblick über die Mineralstoffversorgung karnivorer Pflanzen. Einige Arten wie *Pinguicula vulgaris* nehmen Nährstoffe aus dem Boden ebensogut auf wie aus der Wurzel (Aldenius et al., 1983). Bei anderen (*Drosera capparis*, *Drosera aliciae*, *Drosera spathulata*) muss die Nährstoffaufnahme der Wurzel durch Beutefang stimuliert werden (Adamec, 2002). *Utricularia gibba* (Pringsheim und Pringsheim, 1967) und *Aldrovanda vesiculosa* (Adamec, 2000) überleben zwar ohne Beute, wachsen aber langsam und blühen auch bei bester Nährstoffversorgung nicht. *Dionaea muscipula* schließlich stirbt ohne Beute nach einiger Zeit ab (Roberts und Oosting, 1958) (Abbildung 41).

Das Fehlen dieser zusätzlichen Nährstoffquelle zeigt sich jedoch in einer Reduktion der Reproduktionsorgane, das Wachstum verlangsamt sich, sowie die Vitalität der Pflanze an sich

geht verloren (Roberts und Oosting, 1958; Pringsheim und Pringsheim, 1967; Adamec, 2000; Adlassnig *et al.*, 2005b).



**Abbildung 41:** Diese Graphik zeigt, wie viel Stickstoff ausgewählte karnivore Pflanzen aus der Beute aufnehmen. Interessant ist festzustellen, dass die karnivore Kesselfallenpflanze *Cephalotus follicularis* aus der Beute nur 30% ihres Stickstoffbedarfs deckt, während sie die restlichen 70 % aus dem Boden aufnimmt. Graphik nach Daten von Adlassnig 2005.

## 3.4 Verdauung und Mikroflora

Bereits Darwin (1875) konnte nachweisen, dass manche Pflanzen speziell für den Insektenfang gebaut sind und somit neben den Nährstoffen aus dem Boden auch tierische Nahrung zu sich nehmen können. Dies machte sich durch verstärktes Wachstum der Pflanzen bemerkbar, die er danach „Insektivore“ nannte.

Bis heute ist es der Wissenschaft ein Rätsel, wie diese karnivoren Pflanzen tierische Lebewesen verdauen um danach die gewonnenen Nährstoffe aufzunehmen.

Die große Frage, die sich bis heute stellt, ist, ob karnivore Pflanzen selbst Enzyme bilden, die die Proteine der tierischen Nahrung zerkleinern oder ob möglicherweise Mikroorganismen bei der Verdauung eine Rolle spielen. So nahm man beispielsweise an (Tischutkin, 1889; Okahara, 1933; Chandler und Anderson, 1975), dass Bakterien bei der Zersetzung von Beute bei *Drosera* helfen, was aber von Pranjic (2004) widerlegt wurde.

Die karnivoren Kesselfallenpflanzen, mit denen sich diese Arbeit beschäftigt, stellen eine zum Großteil lückenhaft erforschte Gruppe dar, was sowohl die Verdauung aber vor allem auch ihre Mikroflora betrifft.

Die Gattung *Nepenthes* ist die am besten erforschte Gruppe unter den karnivoren Kesselfallenpflanzen, vor allem auch deshalb, weil hier die meisten Arten vertreten sind.

Von *Nepenthes* weiß man mittlerweile, dass sie Enzyme zur Verdauung produziert (Juniper *et al.*, 1989; Lösch, 1990; Frazier, 2000). Die Drüsen sezernieren vor allem Hydrolasen, die im Eiweißabbau involviert sind. Es sind Endopeptidasen, die die Proteine bis zu Peptiden abbauen können. Diese Enzyme sind bereits in den noch geschlossenen, jungen *Nepenthes*-Kannen vorhanden. Aminopeptidasen treten jedoch erst dann auf, wenn sich der Deckel von der Kannenmündung löst und somit eine große Zahl an Bakterien in die Kanne gelangen kann. Auf deren Stoffwechsel geht vermutlich das Vorhandensein der Exopeptidasen zurück (Lösch, 1990). Somit scheinen auch Mikroorganismen am Zersetzungsprozess teilzuhaben.

Die Kannen von *Nepenthes* beherbergen nur wenige Protozoen: In *Nepenthes melamphora* fand Oye (1921) zum Beispiel nur wenige Amöben, darunter eine, *Amoeba nepenthesi*, die anscheinend nur in *Nepenthes*-Kannen lebt. Außerdem konnte er sechs *Diatomeen*-Arten und die Grünalge *Euastrum* nachweisen.

Dagegen gibt es zur Makroflora, das heißt höheren Tieren, die die *Nepenthes*-Zisternen als Lebensraum nutzen, viele Untersuchungen (Juniper *et al.*, 1989; Carrow *et al.*, 1997).

*Sarracenia purpurea* verdaut ihre erbeuteten Insekten nicht direkt (Dudderidge, 1984), da sie keinerlei Verdauungsenzyme produziert. Die Beute muss also von der Kannenfauna abgebaut werden (Heard, 1994), welche die Nährstoffe in die Kannenflüssigkeit abgibt, die dann im späteren Verlauf von der Blattepidermis aufgenommen werden kann (Hepburn *et al.*, 1920; Plummer und Kethley, 1964).

Bislang gibt es eine große Menge an Forschungsergebnissen über Dipterenlarven, vor allem *Wyeomyia smithii*, in *Sarracenia purpurea*-Kannenflüssigkeit, jedoch nur wenige Untersuchungen zu Bakterien, Protozoen und Algen, die auch in der Kannenflüssigkeit überleben können.

Bei *Sarracenia purpurea* wurde weiters bereits vor einigen Jahren in Erfahrung gebracht, dass es eine Korrelation zwischen Säuregehalt der Kannenflüssigkeit, Alter der Falle und Akkumulation mit Insektenüberresten gibt (Lindquist, 1975). Jedoch ist in der Literatur bislang unbekannt, wie sich Beute auf die Kannenflora und -fauna einer Kesselfallenpflanze auswirkt.

Die Fallen von *Cephalotus follicularis* produzieren aktiv Kannenflüssigkeit und können tierische Beute auch unter sterilen Bedingungen verdauen (Lloyd, 1942). Trotzdem sind am natürlichen Standort in Australien Bakterien in der Kannenflüssigkeit vorhanden (Lloyd, 1942). Über andere Mikroorganismen ist bis jetzt nichts bekannt.

*Heliamphora* ist eine noch sehr unerforschte Gattung, was auf ihren unzugänglichen Lebensraum zurückzuführen ist. Aus diesem Grund gibt es erst wenige Arbeiten zur Verdauung und Mikroflora dieser Gattung. Sicher ist, dass sie von sich aus keine Verdauungsenzyme produziert. Das heißt, dass die Mikroflora der Kannenflüssigkeit, die durch Regen in die Fallen gelangt, die große Rolle in der Verdauung der tierischen Nahrung spielt.

Studnicka (2003) konnte in *Heliamphora nutans*-Fallen verschiedene lebende Protozoen, Algen und auch Moskitos finden, die als *Zinzala* bestimmt wurden, eine neue Untergattung des Kesselfallenmoskitos *Wyeomyia* (Zavortink, 1985). Außerdem beherbergen *Heliamphora nutans*-Fallen auch einige aquatische *Utricularia*-Arten (Nerz, 2004b). Das bedeutet, dass eine karnivore Pflanze den Lebensraum für eine andere darstellt. Die meisten Organismen, die in der *Heliamphora*-Flüssigkeit leben, scheinen sich von Pflanzendetritus zu ernähren. Studnicka (2003) konnte in den Fallen keine toten Insekten finden. So könnte es sein, dass sich *Heliamphora* mit Hilfe ihrer Symbionten sekundär hin zur Detritivorie entwickelt.

## 3.5 Problemstellung

Karnivore Kesselfallenpflanzen sind seit rund 150 Jahren ein zentraler Gegenstand der Forschung (Juniper *et al.*, 1989; Frazier, 2000).

Es existiert daher bereits eine umfangreiche Literatur über einzelne – aber keineswegs alle – Gruppen, aber keine umfassende Zusammenschau, die die Arten aus verschiedenen Familien einander gegenüberstellt.

Aus diesem Grund sollen im Rahmen der vorliegenden Diplomarbeit folgende Fragestellungen geklärt werden:

- Ein Vergleich der Morphologie und Anatomie der Fangeinrichtungen bei Kesselfallenpflanzen aus drei verschiedenen Familien (Nepenthaceae, Sarraceniaceae und Cephalotaceae) soll Aufschluss über deren Ähnlichkeiten und Unterschiede geben. Um die Frage adäquat beantworten zu können, wird ein breites Spektrum an mikroskopischen Techniken herangezogen. Die Pflanzen werden nicht nur im herkömmlichen Stereo- und Hellfeldmikroskop untersucht, sondern auch mit Hilfe eines Forschungsmikroskops im Differentiellen Interferenzkontrast und Dunkelfeld sowie auch mit einem Rasterelektronenmikroskops im Detail analysiert. Durch Anwendung von

Fluoreszenzfarbstoffen und cytochemischen Nachweisen sollen ferner Aufschlüsse über den Feinbau der Zellen gewonnen werden.

- Neben den diversen morphologischen Untersuchungen sollten mittels Fluoreszenzmikroskopie Versuche zum Aufnahmemechanismus ein besseres Verständnis der Nährstoffaufnahme erreicht werden.
- Da die Fangeinrichtungen von Kesselfallenpflanzen Trichter oder Kannen darstellen, sammelt sich darin meist Regenwasser. Zusätzlich kann Flüssigkeit von der Pflanze selbst produziert werden (Kitching, 2000). Aus der Literatur ist bekannt, dass solche Kleinstbiotope schnell von einer Vielfalt von Organismen besiedelt werden (Frank und Lounibos, 1983). Um Aufschluss darüber zu gewinnen, wie sich diese Phytotelmata, das heißt Kleinstgewässer, in den Kesselfallenpflanzen entwickeln, sollte die Kannenflora und -fauna sowohl bei Pflanzen aus kontrollierten Bedingungen als auch im Freiland untersucht werden. Dies sollte einen Aufschluss darüber geben, ob die Zusammensetzung der Kannenflora und -fauna mehr von der Pflanzenart oder von der Umwelt abhängt.
- Kesselfallenpflanzen kommen ursprünglich in Europa nicht vor, einige Arten wurden jedoch in den letzten Jahren eingebürgert. Pflanzen im Freiland sollten daher auf ihr Beutespektrum hin untersucht werden, um einen Vergleich mit Naturstandorten in Amerika zu bekommen.
- Bezuglich der Kannenflüssigkeit sollten isolierte bakterielle Keime im Abschluss auf eventuelle symbiotische Aktivität (Proteasebildung, Säurebildung, Ureasebildung und Sulfidabspaltung) getestet werden.

Durch diese vielfältigen Verfahren soll ein besseres Verständnis über die Verdauung, Nährstoffaufnahme sowie Mikroflora in verschiedenen karnivoren Kesselfallenpflanzenfamilien gewonnen werden.

## 4 Material und Methode

### 4.1 Pflanzenmaterial

#### 4.1.1 *Nepenthes × ventrata*



**Abbildung 42:** *Nepenthes × ventrata*. Glashauskultur der Universität Wien.



**Abbildung 43:** Blüte von *Nepenthes ventricosa*. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich. Photo von F. Muller

*Nepenthes × ventrata* (Abbildung 42) ist eine Hybride mit den Stammformen *Nepenthes alata* und *Nepenthes ventricosa* (Abbildung 43). Die Fallen unterscheiden sich in ihrem Aufbau in keiner Weise von anderen *Nepenthes*-Arten, das heißt, die innere Zonierung und die typischen äußeren Merkmale decken sich mit den *Nepenthes*-Arten im Freiland.

Die Versuchspflanzen wurden im Caldarium der Glashäuser des Instituts für Ökologie und Naturschutz Universität Wien bei entsprechend hoher Luftfeuchtigkeit kultiviert und gepflegt. Im Sommer herrschen Temperaturen von 30°C, im Winter von mindestens 15°C. Obwohl *Nepenthes × ventrata* zu den anspruchslosen *Nepenthes*-Arten zählt, sollte die Luftfeuchtigkeit sehr hoch sein, um gewährleisten zu können, dass Kannen gebildet werden.

## 4.1.2 *Sarracenia purpurea*



Abbildung 44: *Sarracenia purpurea* ssp. *venosa* im Freiland.



Abbildung 45: *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea* in Blüte, Glashauskultur der Universität Wien.

*Sarracenia purpurea*, die „Rote Schlauchpflanze“, ist die mit Abstand am weitesten verbreitete Art der gesamten Gattung. Ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet liegt in Nordamerika (Labrador, Neufundland, Manitoba, Florida, Alabama, Louisiana). Mittlerweile ist sie bereits in vielen Mooren Europas als Neophyt zu finden (Barthlott *et al.*, 2004).

Die Schläuche liegen, im Gegensatz zur zweiten Versuchspflanze, *Sarracenia flava*, fast waagrecht. Die Öffnung ist sehr weit, der „Deckel“ aufrechtstehend, somit wird die Kannenöffnung nicht vor Regen geschützt (Abbildung 44).

Während die Fallen der anderen *Sarracenia*-Arten lang und schmal sind, um die Flucht der Beute zu verhindern, ist die Falle bei *Sarracenia purpurea* breit und kurz. Somit kann als Fangmethode nur die Ertränkung der Beute als Ziel festgestellt werden, was mit der Stellung des Deckels, die ein Überfluten des Schlauches fördert, erklärt werden kann (Slack, 2000).

Die Blüten von *Sarracenia purpurea* sind purpurrot, im Durchmesser ungefähr 5 bis 8 cm groß (Abbildung 45).

*Sarracenia purpurea* bevorzugt dauernasse Standorte zwischen *Sphagnum*-Moos, hat aber eine sehr breite ökologische Amplitude.

Für die Versuche dieser Arbeit wurden *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea* und *Sarracenia purpurea* ssp. *venosa* herangezogen.

*Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea* ist die nördlichste und am weitesten verbreitetste Unterart (Slack, 2000).

*Sarracenia purpurea* f. *heterophylla* ist die „Albino-Form“ von *Sarracenia purpurea* – ihr fehlt der Farbstoff Anthocyan, was sich in einer grünen Färbung der Pflanze ausdrückt (<http://www.fleischfressendepflanzen.de>).

Die zweite Unterart, *Sarracenia purpurea* ssp. *venosa*, wächst südlicher. Sie hat ihr Verbreitungsgebiet nördlich von New Orleans, wo sie sich ostwärts durch den Süden von Mississippi, Alabama, in den äußersten Nordosten von Florida und den Südosten von Georgia erstreckt (Slack, 2000). Sie besitzt drei Varietäten: *burkii*, *montana* und *venosa* (Godt und Hamrick, 1999).

Die beiden Unterarten unterscheiden sich in Details der Form, der Färbung und der Behaarung (Slack, 2000).

### 4.1.3 *Sarracenia flava*

*Sarracenia flava*, zu Deutsch „Gelbe Schlauchpflanze“, ist eine Pflanze, deren natürliche Verbreitung von Süd-Alabama über Florida, Georgia, Carolina bis Südwest-Virginia reicht. Sie ist eine besonders leicht zu kultivierende Art. Deshalb wird sie in England mittlerweile in vielen Haushalten als Fliegenvertilger, bzw. aufgrund ihrer eleganten Erscheinung auch zu dekorativen Zwecken gehalten (Slack, 2000). Wie *Sarracenia purpurea* ist auch *Sarracenia flava* heute in einigen Ländern Europas eingebürgert (s. u.).



**Abbildung 46:** *Sarracenia flava* im Sommer. Die Pflanze besitzt viele ausgebildete Schlauchfallen. Glashauskultur der Universität Wien.



**Abbildung 47:** *Sarracenia flava* im Frühjahr. Die Blüten öffnen sich schon, während die Schlauchblätter noch jung und im Wachstum sind. Glashauskultur der Universität Wien.

Die goldgelben Schlauchblätter sind aufrecht und können eine Länge von 45 bis 90 cm erreichen (Abbildung 46). Die Flügelleiste ist, im Gegensatz zu der von *Sarracenia purpurea*, sehr schmal, der Nektarkragen fast aufrecht. Der Deckel, der die Schlauchmündung überspannt, ist eher rundlich, wobei die Ränder zurückgebogen sind.

Die Ausbildung von Schlauchblättern ist im späten Sommer abgeschlossen. Danach, im Herbst und im Winter, werden lediglich Phyllodien gebildet.

Die Blüten von *Sarracenia flava* stehen terminal auf langen Stängeln (Abbildung 47). Sie sind gelb, wobei die Kelchblätter einen tieferen Ton haben als die Kronblätter (Braem, 2002). Beachtlich ist auch ihre Größe von 5 bis 10 cm.

#### 4.1.4 *Cephalotus follicularis*



**Abbildung 48:** *Cephalotus follicularis*–Fallen in Nahansicht. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 49:** *Cephalotus follicularis*–Blüten. In Kultur des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.

Der Name *Cephalotus follicularis* stammt aus dem griechischen und bedeutet „mit einem Kopf versehen“ (Wehrhahn, o.J.).

Die natürliche Verbreitung liegt in den Sümpfen Westaustraliens, dort gedeiht diese Pflanze in Hochmooren (Braem, 2002).

Wie auch *Sarracenia*, hat *Cephalotus* zwei unterschiedliche Wachstumsphasen. Vom Spätsommer bis zum frühen Herbst werden ganzrandige Laubblätter und einige Niederblätter gebildet. Ab dem Spätherbst werden die Krugblätter geformt (Braem, 2002) (Abbildung 48).

Diese Kesselfallenpflanze wurde in einem Aquarium, das mit einer Glasplatte bedeckt wurde, um hohe Luftfeuchtigkeit zu erreichen, in der Abteilung für Zellphysiologie und Wissenschaftlichen Film kultiviert. Blüten (Abbildung 49) werden üblicherweise nur in einem Caldarium gebildet.

#### 4.1.5 Sonstige Kesselfallenpflanzen

Im Anfangsstadium dieser Arbeit wurden einige Kesselfallenpflanzen zum Teil mikroskopisch sowie mikrobiologisch getestet, die im späteren Verlauf zu weiteren Untersuchungen nicht mehr herangezogen wurden, da dies sonst den Rahmen einer Diplomarbeit bei weitem übertreffen würde.

Weil jedoch bereits einige Daten erhoben wurden, werden diese in Form dieser Diplomarbeit auch veröffentlicht.

### 4.1.5.1 *Heliamphora nutans*

*Heliamphora nutans* wurde 1840 von George Bentham als erste Art ihrer Gattung wissenschaftlich beschrieben. Doch bereits zwei Jahre zuvor wurde sie von Schomburgk auf Roraima, den die Indianer Ru-Ru-Ima, „stets fruchtbare Mutter der Gewässer“, nennen, entdeckt (George, 1988).



**Abbildung 50:** *Heliamphora nutans* im Glashaus des Botanischen Gartens von Lyon, Frankreich.



**Abbildung 51:** Blüte von *Heliamphora nutans*. Die tulpenähnliche Blütenkrone besteht aus vier bis sechs weißen Kelchblättern, die sich mit der Zeit zartrosa färben. Glashauskultur der Universität Wien.

*Heliamphora nutans* (Abbildung 50) kommt auf den Tafelbergen Venezuelas vor, den Tepuis Roraima und Tramen ([www.wistuba.com](http://www.wistuba.com)).

Die Schlauchblätter werden bis zu 15 cm lang, die Blüten befinden sich auf einem langen Stängel (Abbildung 51).

Da die Pflanze sehr feuchtes Klima zum Überleben benötigt, ging sie im Caldarium der Gewächshäuser der Universität, wo eine relative Luftfeuchte von 70% herrscht, nach einigen Wochen zugrunde.

Deshalb konnten außer den mikrobiellen Untersuchungen keine weiteren Versuche gemacht werden.

#### **4.1.5.2 *Nepenthes × coccinea***

*Nepenthes × coccinea* ist eine Hybride aus *Nepenthes rafflesiana* × *ampullaria* und *Nepenthes mirabilis*. Sie ist also aus drei südostasiatischen Arten entstanden. Die Fallen sind, im Gegensatz zu *Nepenthes × ventrata* viel größer (Abbildung 52, Abbildung 53) und beinhalten dadurch auch meist mehr Kannenflüssigkeit, was für mikrobiologische Untersuchungen sehr hilfreich ist.



**Abbildung 52:** *Nepenthes × coccinea*.  
Glashauskultur der Universität Wien.



**Abbildung 53:** Geschlossene Falle von *Nepenthes × coccinea*.  
Glashauskultur der Universität Wien.

## **4.2 Freilandversuche**

*Sarracenia purpurea* ist seit mehr als 30 Jahren in Mooren in Irland (Kertland, 1968; Foss und O'Connel, 1984) und Schweden (Almborn, 1983) eingebürgert. Da sich diese Pflanze in den letzten Jahren auch in anderen europäischen Ländern verbreitet (siehe 5.1.1), sollte untersucht werden, inwiefern sich *Sarracenia* in Österreich „wohl fühlt“. Außerdem konnten so die Glashauskulturen mit Pflanzen aus dem Freiland verglichen werden.

### **4.2.1 Versuchsstandorte**

Als Versuchsstandorte wurden zwei Moorstandorte im Waldviertel, Niederösterreich, gewählt, an denen bereits in früheren Diplomarbeiten dieser Abteilung gearbeitet wurde (Adlassnig, 2003; Pranjic, 2004; Adlassnig *et al.*, 2005a; Pranjic *et al.*, in press). Die Flora der Region wird von Steiner (1982) und Ricek (1982) im Detail beschrieben.



**Abbildung 54:** Standort „Gemeindeau“, Gemeinde Heidenreichstein.



**Abbildung 55:** Standort „Schwarzes Moos“, Gemeinde Brand.

### 4.2.1.1 Die „Gemeindeau“, Gemeinde Heidenreichstein

Das Moor „Gemeindeau“ liegt im südöstlichen Bereich der Gemeinde Heidenreichstein. Seine Position im österreichischen Bundesmeldenetz beträgt 6910-6212-1bc. Im Österreichischen Moorschutzkatalog trägt dieser Standort die Nummer 69100302 (Steiner, 1992).

Es handelt sich um ein sauer-mesotropes Verlandungsmoor (Steiner, 1992).

Nach dem 2. Weltkrieg wurde ein Großteil des Moores entwässert und aufgeforstet. Dank der Agrargemeinschaft Heidenreichstein wurde die Zerstörung in den 1970-er Jahren gestoppt. Heute ist ein Viertel der ehemaligen Ausdehnung in einem annähernd natürlichen Zustand erhalten (Abbildung 54). Seit 1989 ist das Moor als Naturpark unter Naturschutz gestellt, seit 2001 ist es ein Natura 2000-Gebiet.

Im Jahr 2005 wurde die Gemeindeau als „Naturpark des Jahres“ ausgezeichnet (Adlassnig *et al.*, 2005a).

In der Gemeindeau wurden zwei *Sarracenia purpurea*- und vier *Sarracenia flava*-Pflanzen ausgesetzt. Die GPS-Daten, aufgenommen mit einem Garmin Gecko 101 lauten: N 48°51.263' EO 15°08.737' Höhe 593 m (Genauigkeit  $\pm 8$  m).

Die Pflanzen wurden im April 2004 auf einer offenen Moorfläche zwischen *Sphagnum*-Moos, *Eriophorum*, *Vaccinium* und *Drosera* in Torf eingesetzt und im Juli 2005 wieder entfernt. Um eine unbeabsichtigte Vermehrung durch das Rhizom der Sarracenien zu verhindern, wurden alle Pflanzen in einem Tontopf ausgesetzt und vor der Blüte wieder aus dem Moor entfernt.

### 4.2.1.2 Das „Schwarze Moos“, Gemeinde Brand

Das „Schwarze Moos“ befindet sich auf dem Gebiet der Gemeinde Brand unmittelbar an der tschechischen Grenze. Im österreichischen Bundesmeldenetz hat es die Position 6909-5014-1ab.

Im Gegensatz zur „Gemeindeau“ handelt sich hierbei um ein sauer-mesotrophes Regenmoor (Steiner, 1992).

Ursprünglich bedeckte das Moor eine Fläche von ungefähr 54 ha, was aus den Entwässerungsgräben, die die Fläche durchziehen, geschlossen werden kann (Pranjic *et al.*). Heute sind von der ehemaligen Moorfläche lediglich zwei Reste erhalten, die sich um aufgelassene Torfstiche gruppieren (Abbildung 55).

Der westliche, kleinere Teil (etwas 0,2 ha) besteht aus einem einzigen Torfstich. Er bildete auch früher die natürliche Grenze des Moores. Der östliche Moorteil (etwa 0,5 ha) beinhaltet sieben größere Torfstiche sowie eine Anzahl von Gräben. Zwischen den Torfstichen dominiert Moorvegetation, die jedoch durch ein Aufkommen von Gehölzen bedroht wird.

Der Rest des ursprünglichen Moores ist durch Entwässerungsmaßnahmen trocken gelegt und mit Fichten (*Picea abies*) aufgeforstet worden. Die Artenzusammensetzung weist auf einen typischen bodensauren Fichtenforst mit *Pleurozium schreberi*, *Leucobryum glaucum*, *Pteridium aquilinum* und *Vaccinium myrtillus* im Unterwuchs hin (Pranjic *et al.*, in press).

Im Schwarzen Moos wurden zunächst an einem Standort im östlichen Moorteil, wie auch in der Gemeindeau, zwei *Sarracenia purpurea*- und vier *Sarracenia flava*-Pflanzen ausgesetzt. Da jedoch beim ersten Besuch des Standortes nach einem Monat dieser beinahe zur Gänze zerstört worden war, mussten die Pflanzen an einen neuen Standort umgesetzt werden, wo sie in Folge besser gediehen und Versuche durchgeführt werden konnten. Dieser Standort befand sich auf einem schmalen Streifen auf *Sphagnum fallax* zwischen einem Entwässerungsgraben und einem Fichtenforst ebenfalls im östlichen Moorteil.

Die genauen GPS-Daten des ersten Standortes lauten: N48°52.348' EO 14°58.835' Höhe 514 m (Genauigkeit  $\pm 8$  m), die des zweiten Standortes: N 48°52.345' EO 14°58.743' Höhe 510 m (Genauigkeit  $\pm 8$  m).

Eine unerwünschte Ausbreitung wurde durch die gleichen Sicherheitsmaßnahmen wie in der Gemeindeau verhindert.

## 4.2.2 Versuchsablauf

An beiden Standorten im Waldviertel wurden die *Sarracenia*-Pflanzen in der Vegetationsperiode von April 2004 bis August 2005 an folgenden Tagen untersucht (Tabelle 1):

**Tabelle 1:** Auflistung der Untersuchungstage im Waldviertel

Datum des Aussetztages:	17.04.2004 (Schwarzes Moos) 18.04.2004 (Gemeindeau)
1. Untersuchung:	22.05.2004 (Schwarzes Moos) 23.05.2004 (Gemeindeau)
2. Untersuchung:	03.07.2004 (Schwarzes Moos) 04.07.2004 (Gemeindeau)
3. Untersuchung:	27.08.2004 (Schwarzes Moos) 26.08.2004 (Gemeindeau)
4. Untersuchung:	16.10.2004 (Schwarzes Moos) 17.10.2004 (Gemeindeau)
5. Untersuchung:	28.04.2005 (Gemeindeau) 29.04.2005 (Schwarzes Moos)
6. Untersuchung:	10.07.2005 (Schwarzes Moos) 10.07.2005 (Gemeindeau)
Datum des Entfernens der Pflanzen:	05.08.2005 (Schwarzes Moos) 05.08.2005 (Gemeindeau)

Die *Sarracenia flava*- sowie auch die *Sarracenia purpurea*-Pflanzen wurden hinsichtlich folgender Kriterien untersucht:

1. Wachstum, das heißt, Zahl und Größe der gebildeten Fallen,
2. Fangaktivität,
3. Beutespektrum,
4. Mikroflora.

Das Wachstum wurde durch Abmessen der Fallen vom Ansatz bis zur Deckelspitze eruiert.

Die Fangaktivität wurde durch Zählen der Beute festgestellt.

Die Bestimmung des Beutespektrums erfolgte nach Harde (2000), Chinery (1993) und Schaefer (2000).

Bezüglich der Mikroflora wurde der Fokus auf die Bakterien gelegt. Es wurden zwei Arten von Agar (PC-Agar von Merck und Pilz-Agar von KIMMIG) verwendet. Für eine detaillierte Zusammensetzung siehe Kapitel 4.5.2. Die isolierten Bakterienstämme wurden im Anschluss auf Proteaseaktivität (für Details siehe 4.5.6.2), Ureaseaktivität (für Details siehe 4.5.6.4) sowie Sulfidabspaltung (für Details siehe 4.5.6.6) untersucht.

Um die Zahl der kultivierbaren Keime der Kannenflüssigkeiten vergleichen zu können, wurden bei jeder Untersuchung auch die Luftkeimzahlen mittels PC-Agar bestimmt. Dafür wurden Nährböden neben den *Sarracenia*-Pflanzen für 30 Sek., 1 Min., 2 Min. und 4 Min. exponiert. Indem eine Sinkgeschwindigkeit von Bakterien in der Luft mit  $100 \mu\text{m}^{-1}$  angenommen wurde (Mandrolli, 1998), wurden die Keimzahlen in  $\text{m}^{-3}$  berechnet. Außerdem wurde die Keimzahl benachbarter Torfstiche bestimmt.

Auf diese Weise sollte geklärt werden, ob es in den Fallen, wie auch am Naturstandort in Amerika, symbiotische Lebensgemeinschaften gibt und ob diese den Verdauungsprozess unterstützen.

## **4.3 Morphologische Untersuchungen**

### **4.3.1 Rasterelektronenmikroskopie**

Im Rasterelektronenmikroskop (REM) wird die Oberfläche eines Präparates mit einem scharf gebündelten Elektronenstrahl zeilenweise abgetastet. Die Elektronen, die aus dem Präparat austreten, werden aufgefangen und zu einem Bild verarbeitet. Das endgültige Bild gibt die Oberfläche mit großer Detailtreue und Schärfentiefe wieder (Gunning und Steer, 1996).

Die Speicherung der Daten erfolgt heute digital am Computer. Die Auflösung liegt bei einigen Nanometern.

Die rasterelektronischen Bilder wurden auf dem Institut für Ultrastruktur und Palynologie, Universität Wien, gemacht. Das zur Verfügung stehende Gerät war ein ECM (Jeol JSM 35cF) – Rasterelektronenmikroskop.

Da man im REM keine Lebendobjekte betrachten kann, ist eine aufwendige Präparation erforderlich:

1. Fixierung
  - a. Entlüftung der Schnitte in  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ -Puffer (27 mOsmol; pH 7,2)
  - b. Fixierung der Schnitte für 2<sup>h</sup> in 2,5% Glutaraldehyd, gepuffert
  - c. Dreimaliges Waschen mit Puffer
  - d. Dreimaliges Waschen mit a.dest.
  - e. Entwässerung mittels 2,2-Dimethoxypropan (DMP) + 2 Tropfen 25% HCl
2. Kritisch-Punkt-Trocknung
3. Goldbedampfung
4. Untersuchung im REM

### **4.3.2 Lichtmikroskopie**

„Im konventionellen Lichtmikroskop (LM) formen die Muster und Farben, die durch die Absorption von Licht im Objekt entstehen, vergrößerte Bilder, die viele grundlegende Eigenschaften von Zellen zeigen.“ (Gunning und Steer, 1996)

Um die einzelnen Zonen der Kesselfallenpflanzen im Detail betrachten zu können, wurden die verschiedenen Arten im Auflicht-Stereomikroskop Nikon SMZ-U mit einer Vergrößerung von 0,75x – 7,5x betrachtet.

Zur Untersuchung der Zellen der einzelnen Zonen im Detail wurde ein Nikon Labophot Labormikroskop mit den Objektiven 10x, 20x, 40x und 63x (Öl, Planapo) verwendet. Dieses Mikroskop besitzt auch Fluoreszenzwürfel zur UV-, Blau- und Grün-Anregung.

Die Dokumentation der Arbeiten am Stereomikroskop und dem Hellfeldmikroskop erfolgten mit einer Nikon Coolpix 4500-Digitalkamera. Am Hellfeldmikroskop wurde der Rotstich der Halogenlampe durch Abdeckung der Feldblende mit einem Blaufilter abgeschwächt.

Die Untersuchungen der Bakterien und Protozoen der Kannenflüssigkeiten wurden mittels eines großen Forschungsmikroskops (Reichert-Univar) durchgeführt. Dabei kamen außer dem Hellfeld auch Differenzierter Interferenzkontrast, Polarisationsmikroskopie sowie Phasen- und Anoptralkontrast zur Anwendung.

Die Dokumentation der mikroskopischen Bilder am Univar erfolgte mittels der eingebauten Kamera auf Agfa Scala 200 Schwarzweiß-Diapositivfilmen, da hier besonderer Wert auf höchste Auflösung gelegt wurde.

### 4.3.3 Cytochemie

#### 4.3.3.1 Stärkenachweis

Stärke kann mit Hilfe der Lugol'schen Lösung (Iodkaliumiodid, 2T KI, 1T I<sub>2</sub>, 300T H<sub>2</sub>O) in Zellen sichtbar gemacht werden.

Da oft Glutaraldehyd-fixiertes Material und auch Fixierung mit Pfeiffers Gemisch keine brauchbaren Ergebnisse liefern (Adlassnig, 2003), wurde das Material zuvor Carnoy C fixiert.

Bei einer Carnoy C-Fixierung wird der Schnitt bis zu 24<sup>h</sup> in einer Mischung von 1 Teil Essigsäure (80%) und 6 Teilen Ethanol (100%) fixiert (Braune *et al.*, 1982). Die Auswaschung erfolgt mit Ethanol (96%) über zehn Minuten unter viermaligem Wechsel. Danach wird das Material über mehrere Schritte (Ethanol 80%, 60%, 30%, je zehn Minuten) wieder in Wasser überführt.

Die Beobachtung erfolgt ohne Auswaschen in der Färbelösung. Stärkekörper erscheinen blauschwarz (Gerlach, 1977).

#### 4.3.3.2 Proteinoplastennachweis

Eiweiße und phenolische Verbindungen können durch Anwendung der Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) nachgewiesen werden. Das Material muss dafür fixiert werden, in unserem Fall verwendeten wir eine Formaldehyd- oder Carnoy C-Fixierung.

Bei einer Formaldehyd-Fixierung wird der Schnitt bis zu 24<sup>h</sup> mit gepuffertem Formaldehyd fixiert. Die Auswaschung erfolgt mit NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>-Puffer. Danach kann der Schnitt in a.dest. überführt werden.

Für die anschließende Biuret-Probe werden die Schnitte in eine 5% CuSO<sub>4</sub>-Lösung eingelegt. Nach einigen Stunden werden diese mit a.dest. ausgewaschen und in 10% Kalilauge übertragen.

Nach mehreren Stunden kann der Schnitt nach vorheriger Auswaschung im mikroskopischen Hellfeld betrachtet werden. Die Proteinoplasten erscheinen mehr oder weniger violett.

### **4.3.3.3 Kernfärbung**

Im lebenden Zustand ist der Kern von Zellen oft nur im Differenziellen Interferenzkontrast sichtbar und auch dann manchmal nur sehr undeutlich zu erkennen. Sein Nachweis gelingt mit größerer Eindeutigkeit an Zellen, die mit Formaldehyd fixiert und mit DAPI (5 $\mu$ M, gepuffert) gefärbt werden. Bei Anregung mit ultraviolettem Licht zeigt er blaue Fluoreszenz.

### **4.3.3.4 Nachweis saurer Kompartimente**

Saure Kompartimente einer Zelle, etwa Lysosomen, können mit Neutralrot visualisiert werden. Hierfür werden die Schnitte in eine Mischung von 1 Teil Neutralrot-Stammlösung und 3 Teilen a.dest. eingelegt. Nach einer Einwirkzeit von ungefähr 30 Min. können die Schnitte im Hellfeldmikroskop betrachtet werden.

### **4.3.3.5 Gerbstoffnachweis**

Der Gerbstoffnachweis in Zellen erfolgte mittels 10 % Fe(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> nach vorheriger Carnoy C-Fixierung. Die Beobachtung erfolgt ohne Auswaschen mikroskopisch im Hellfeld. Die Gerbstoffe erscheinen grünlich oder bläulich (Gerlach, 1977).

## **4.4 Aufnahmeversuche**

Die Verfolgung von Aufnahmeprozessen der Drüsen der Kesselfallenpflanzen erfolgte im Confocal Laser Scanning Microscope (CLSM) mittels Fluoreszenzfarbstoffen und eines fluoreszenzfarbstoff-gekoppelten Proteins.

Anhand dieser Methode kann allerdings nur die Aufnahme mittels Endocytose, nicht jedoch mittels Ionenkanälen nachgewiesen werden.

### **4.4.1 Farbstoffe**

#### **FITC-BSA**

## Material und Methode

Bei FITC-BSA handelt es sich um ein Rinder-Protein (Bovine Serum Albumin, BSA), das an einen Fluoreszenzfarbstoff (Fluorescein-Iso-Thio-Cyanat, FITC) gekoppelt ist. Das BSA dient zur Simulation von Proteinen, die durch enzymatische Aufspaltung von Beuteorganismen entstehen können.

Schnitte aus den verschiedenen Zonen der einzelnen Kesselfallenpflanzen wurden jeweils 3<sup>h</sup>, 6<sup>h</sup>, 9<sup>h</sup> und 12<sup>h</sup> lang in eine 0,1% FITC-BSA-Lösung eingelegt.

Vor dem Mikroskopieren wurden die Schnitte mit a.dest. gewaschen, um überschüssigen Farbstoff zu entfernen.

Die Anregung erfolgte bei 488 nm, die Emission wurde bei einer Wellenlänge von 500 – 540 nm gemessen.

### FM-4

FM-4 ist ein lipophiler Farbstoff, der sich an der Plasmamembran von Pflanzenzellen anreichert, aber nicht von sich aus ins Zytoplasma eindringt.

5µM FM-4 wurde mit 0,1% tryptischem Casein-Pepton vermischt angeboten um die Aufnahme zu stimulieren. Als Kontrolle wurde nur FM-4 angeboten, um zu sehen, ob eine ständige Endocytose stattfindet.

Wie auch bei FITC-BSA wurden die Schnitte jeweils 3<sup>h</sup>, 6<sup>h</sup>, 9<sup>h</sup> und 12<sup>h</sup> lang in eine 0,1% FM-4-Lösung eingelegt.

Die Anregung erfolgte bei 514 nm, die Emission wurde bei einer Wellenlänge von 620 – 660 nm gemessen.

### Lucifer Yellow CH (LYCH)

LYCH ist ein wasserlösliches Molekül (Chemische Formel: C<sub>13</sub>H<sub>9</sub>N<sub>5</sub>O<sub>9</sub>S<sub>2</sub>Li<sub>2</sub>) mit zwei negativ geladenen Sulfonsäuregruppen. Diese Eigenschaften sollen sicherstellen, dass das Molekül nicht passiv durch Membranen hindurch diffundieren kann.

LYCH gilt als sehr zuverlässiger Endocytose-Marker (Roszak und Rambour, 1997). Es liegt bei einer Aufnahme in die Zelle im Cytoplasma im Inneren der Endocytose-Vesikel vor.

Die Schnitte der einzelnen Zonen der Kesselfallenpflanzen wurden 3<sup>h</sup>, 6<sup>h</sup>, 9<sup>h</sup> und 12<sup>h</sup> lang in eine 10µM LYCH-Lösung eingelegt.

Die Untersuchung im CLSM erfolgte bei einer Anregung von 458 nm, die Emission wurde bei einer Wellenlänge von 490 - 550 nm gemessen.

### 4.4.2 Konfokalmikroskopie

Die Auswertung der Aufnahmeversuche erfolgte mit einem CLSM von Leica, Leica DMIRE 2 und dem Bildbearbeitungscomputer CTRMIC von Leica Microsystems.

Im Gegensatz zur konventionellen Lichtmikroskopie, wo nicht in der Fokusebene befindliche Objekte das Bild beeinträchtigen können, sind bei der konfokalen laser-scanning Methode optische Schnitte durch das Präparat möglich.

Das Besondere des CLSM liegt darin, dass ein Laser als Lichtquelle genutzt wird. Außerdem besitzt es ein Pinhole, eine spaltförmige Öffnung, deren Durchmesser verstellbar ist. Mittels dieses Pinholes wird nur jenes Licht zum Detektor durchgelassen, welches aus der Fokusebene stammt. Das bedeutet, dass Signale aus den darüber- und darunter liegenden Ebenen nicht erfasst werden.

Weiterführend können aufeinander folgende optische Schnitte aus unterschiedlichen Ebenen mittels digitaler Bildverarbeitung am Computer zusammengeführt werden. Somit werden dreidimensionale Rekonstruktionen von Geweben ermöglicht.

Die Speicherung der Bilder erfolgt digital am Computer.

Für eine ausführliche Diskussion der Anwendung des Konfokalmikroskops in der Biologie vergleiche (Hibbs, 2004).

## 4.5 Mikrobiologische Untersuchungen

### 4.5.1 Algen und Protozoen

Zur Identifizierung der Algen und Protozoen in den Kannenflüssigkeiten der verschiedenen Arten wurde jeweils ein Tropfen der Flüssigkeit mit einer Glaspipette entnommen und im Reichert-Univar Forschungsmikroskop untersucht. Die Organismen wurden nach Streble (2002), Linne von Berg (2004), Prescott (1978), Klötter (1970), Matthes (1966), Grospietsch (1965) bestimmt.

Da es sich zum Großteil um Einzeller wie Amöben, Ciliaten und Flagellaten handelt, war dieses große Forschungsmikroskop in der Untersuchung unerlässlich, da es im Vergleich zu herkömmlichen Labormikroskopen eine detailgenauere und schärfere Auflösung besitzt.

Außer dem Hellfeld kamen auch Differenzieller Interferenzkontrast, Polarisationsmikroskopie sowie Phasen- und Anoptralkontrast zur Anwendung.

### 4.5.2 Verwendete Nährböden

Bakterien können zwar in den Kannenflüssigkeiten beobachtet werden, für die nähere Untersuchung müssen sie aber kultiviert werden.

Um die häufigsten und repräsentativsten chemoheterotrophen Bakterien in einem Sample zu finden, ist es am besten, Verdünnungen der Samples zu machen und diese dann auf Plate-Count-Agar (PC-Agar) auszustreichen (Lindquist, 1975).

Zur Kultivierung von Bakterien aus den Kannenflüssigkeiten wurden mit steriles Wasser Verdünnungen von 1:100, 1:1.000 und 1: 10.000 gemacht. Danach wurden je 100 µl auf einer sterilen Agarplatte von Merck ausgestrichen.

#### PC-Agar von Merck (pH 7,0 ± 0,2 bei 25°C):

5,0 g/ 1 Pepton aus Casein
2,5 g/ 1 Hefeextrakt
1,0 g/ 1 D(+)-Glukose
14 g/ 1 Agar-Agar
1000 ml a.dest.

Da Pilze auf einem sauren und nährstoffreichen Agar besser wachsen als auf dem herkömmlichen PC-Agar, wurde die Kannenflüssigkeit auch auf einem Pilz-Agar nach KIMMIG ausgestrichen.

#### Pilz-Agar nach KIMMIG: (pH 6)

15,0 g/ 1 Standard II Nährbouillon
5,0 g/ 1 Pepton aus Fleisch
10,0 g/ 1 D(+)-Glukose
5,0 g/ 1 Natriumchlorid
15,0 g/ 1 Agar-Agar

5,0 ml Glycerin  
1000 ml a.dest.

Alle Nährböden und Medien wurden in einem Wasserdampf-Hochdruckautoklaven des Instituts für 30 Minuten bei 121°C und 1 atm Überdruck sterilisiert.

### **4.5.3 Keimzahlbestimmung**

Die Keimzahlbestimmung erfolgte nach 78<sup>h</sup> durch Auszählen der Bakterienkolonien. Durch Multiplikation mit der Verdünnung und der ausgestrichenen Menge erhält man somit die ungefähre Zahl der kultivierbaren Keime (CU = cultivatable units) in einem ml Kannenflüssigkeit. Im Unterschied zum mikroskopischen Auszählen der Bakterien werden hier nur lebende Zellen erfasst.

### **4.5.4 Isolierung**

Um die einzelnen Bakterienstämme auf ihre physiologischen Eigenschaften näher untersuchen zu können, wurden die unterschiedlichen Bakterienkolonien in der Sterilbank auf einzelne Petrischalen überimpft und weiterkultiviert.

Falls die Bakterienstämme im Univar aufgrund ihrer morphologischen Erscheinungen nicht als „rein“ definiert werden konnten, wurden so lange Verdünnungsreihen durchgeführt, bis die einzelnen Bakterien im Mikroskop gleich aussahen.

### **4.5.5 Sukzessionsversuche**

Da *Sarracenia purpurea* ihre erbeuteten Insekten nicht durch Verdauungsenzyme abbaut (Dudderidge, 1984), wird angenommen, dass ihre Kannenfauna dies bewerkstellt (Heard, 1994) und die gelösten Nährstoffe danach von der Pflanze aufgenommen werden können.

Im Rahmen der Sukzessionsversuche sollte untersucht werden, welchen Einfluss Beute auf den pH, die O<sub>2</sub>-Konzentration, die Kannenflora und -fauna sowie die Bakterienzahl in *Sarracenia purpurea* hat und außerdem, wie sich diese Parameter zueinander verhalten. *Sarracenia purpurea* wurde als Testpflanze ausgewählt, weil hier eine besonders artenreiche Flora und Fauna zu finden ist.

Zu diesem Zweck wurden acht verschiedene junge Fallen von *Sarracenia purpurea*, welche vor den Versuchen noch keine Beute gefangen hatten, mit jeweils einer Stubenfliege (*Musca domestica*) gefüttert. Die Fliege wurde zuvor im Wasserdampf-Hochdruckautoklaven sterilisiert. Als Kontrolle dienten vier nicht gefütterte Fallen.

Um zu verhindern, dass weitere Insekten in die Fallen gelangen könnten, wurde über die Pflanzen ein Fliegennetzgitter gespannt.

Im Verlauf der nächsten zehn Tage wurde täglich

1. der pH der Kannenflüssigkeit mittels pH-Indikatorstäbchen<sup>2</sup> von Merck
2. die O<sub>2</sub>-Sättigung<sup>3</sup> der Kannenflüssigkeit mittels O<sub>2</sub>-Elektrode (YSI Monitor 53, Oxygen Monitor)
3. die Raumtemperatur

gemessen.

Außerdem wurde jeden zweiten Tag

1. Kannenflüssigkeit auf PC-Agar ausgestrichen (Verdünnungen 1:1.000; 1:10.000; 1:100.000)
2. Kannenflüssigkeit im Univar-Forschungsmikroskop hinsichtlich Kannenflora und -fauna untersucht.

Da *Sarracenia purpurea* selbst keine Kannenflüssigkeit produziert (Kingsolver, 1979), wurde jeder Falle pro Tag 1 ml steriles Wasser zugefügt, um Regen zu simulieren, der am natürlichen Standort täglich fallen würde und um die Verdunstung auszugleichen.

## 4.5.6 Physiologische Versuche

Diese Versuche sollen einen Einblick in die physiologischen Leistungen der Kannenflora geben.

### 4.5.6.1 Amylasenachweis

Lloyd (1942) beschreibt Amylasebildner aus *Cephalotus follicularis*. Aus dem Grund sollten die isolierten Bakterienstämme auf Amylasetätigkeit getestet werden.

---

<sup>2</sup> Mit den pH-Indikatorstäbchen (Nr. 1.09584.0001) von Merck können von schwach gepufferten Lösungen pH-Werte zwischen 2.0 und 9.0 gemessen werden. Durch Eintauchen in die Lösung kommt es nach 1 – 10 Min. zu einer Farbveränderung der Stäbchen, die auf einer Skala verglichen werden kann.

<sup>3</sup> Die O<sub>2</sub>-Konzentration wurde anschließend nach Oehme (1983) berechnet.

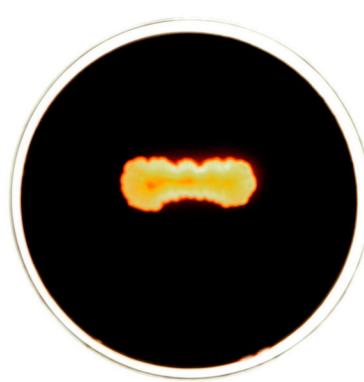
Der Nachweis zum Stärkeabbau der isolierten Bakterienstämme wurde nach Anleitung des Amylasetests von Schröder (1977) durchgeführt.

Die Bakterienkolonien werden auf dem PC-Agar, dem man 2% lösliche Stärke zufügt, zwei Wochen hochgezogen. Die Platten werden anschließend 24<sup>h</sup> im Wärmeschrank bei 37°C umgedreht angetrocknet.

Zum Nachweis des Stärkeabbaus bedeckt man die Testplatten mit Lugol'scher Lösung (Iodkaliumiodid). Dort, wo die Bakterien durch abgeschiedene Amylase die Stärke im Nährboden abgebaut haben, kommt es zu keiner Stärkereaktion (Abbildung 56). Es bildet sich ein heller Hof auf der sonst blauen Testplatte. Bei Amylase-negativen Bakterien geht die Blaufärbung bis an die Bakterienkolonie heran (Abbildung 57).



**Abbildung 56:** Bei Amylase-positiven Bakterien bildet sich nach Zugabe der Lugol'schen Lösung ein heller Hof um die Kolonie.



**Abbildung 57:** Amylase-negative Bakterien zeigen keinen hellen Hof um die Kolonie, da keine Amylase von den Bakterien abgeschieden wurde und keine Stärke abgebaut wurde.

### 4.5.6.2 Proteasenachweis

Die auf dem PC-Agar gewachsenen Bakterienkolonien wurden auf ihre Proteaseaktivität hin untersucht, um potentielle mikrobielle Partner für die einzelnen Kesselfallenpflanzen bei der Verdauung von tierischem Material zu detektieren.

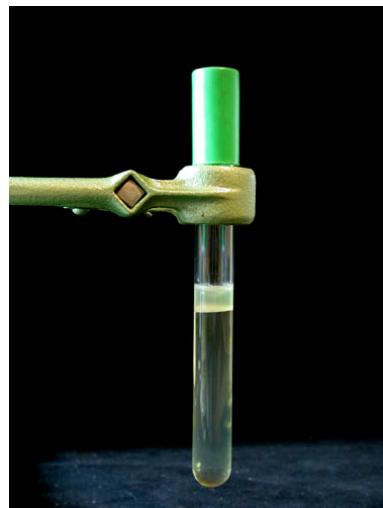
Für den Nachweis wurde ein Nährboden verwendet, der statt mit Agar mit 10% Gelatine verfestigt und in Eprouvetten gefüllt wurde.

**Gelatinemedium nach Migula (1903)**

5 g Pepton	
2,5 g Hefeextrakt	
1 g D(+)-Glukose	
100 g Gelatine	
1000 ml a.dest.	

Das Medium wurde durch fraktionierte Sterilisation an aufeinander folgenden Tagen ohne Überdruck im strömenden Dampf keimfrei gemacht (Schröder, 1977).

Nach Zusatz der Kannenflüssigkeit kann nach 48<sup>h</sup> Proteaseaktivität festgestellt werden. Jene Kolonien, die in der Lage sind, Gelatine abzubauen, führen zu einer Verflüssigung des Nährbodens (Abbildung 58), der nicht-proteasebildenden Bakterien fest bleibt (Abbildung 59).



**Abbildung 58:** Positiver Nachweis von Proteaseaktivität. Das Nährmedium wird von Bakterium verflüssigt.



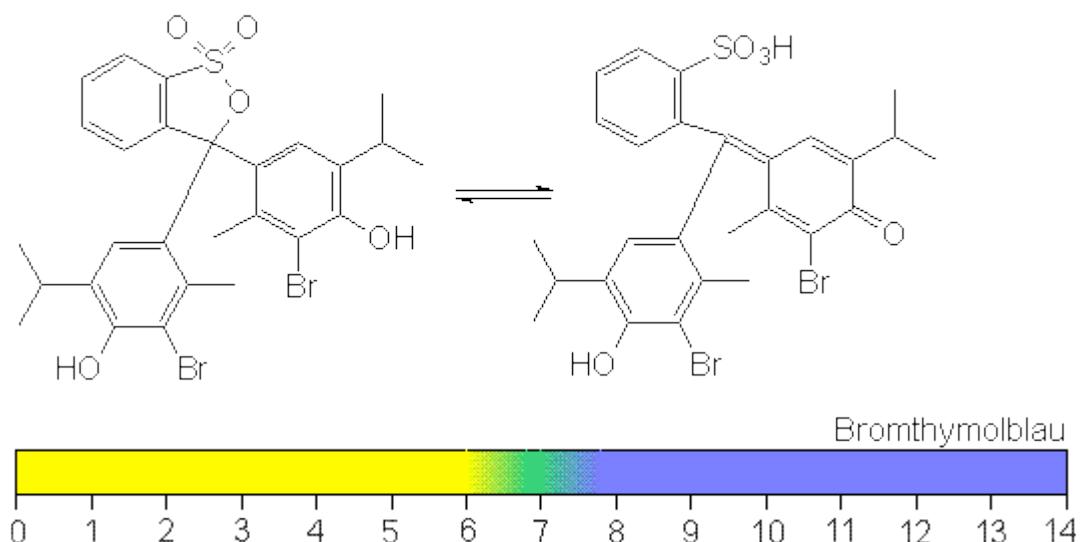
**Abbildung 59:** Kein Nachweis von Proteaseaktivität. Das Bakterium wächst auf dem Nährboden.

### 4.5.6.3 Säurebildung

Von manchen Karnivoren Kesselfallenpflanzen, zum Beispiel *Nepenthes*, ist bekannt, dass sie die Kannenflüssigkeit ansäuern (Morrissey, 1960; Lösch, 1990; An *et al.*, 2001). Bei anderen Kannenpflanzen, wie zum Beispiel *Heliamphora* oder *Sarracenia*, ist eine Säurebildung nicht nachgewiesen.

Da die meisten Verdauungsenzyme ihr Optimum im Sauren haben, stellt sich die Frage, ob es vor allem in diesen Kesselfallenpflanzen Bakterien gibt, die der Pflanze helfen, die Kannenflüssigkeit anzusäuern.

Um die Säurebildung der isolierten Bakterienstämme feststellen zu können, wurde der Säure-Basen-Indikator Bromthymolblau verwendet. Bromthymolblau, oder auch 3,3'-Dibromthymolsulfonphthalein genannt, schlägt bei pH 6 von gelb nach grün und bei pH 7,5 nach blau um (Abbildung 60).

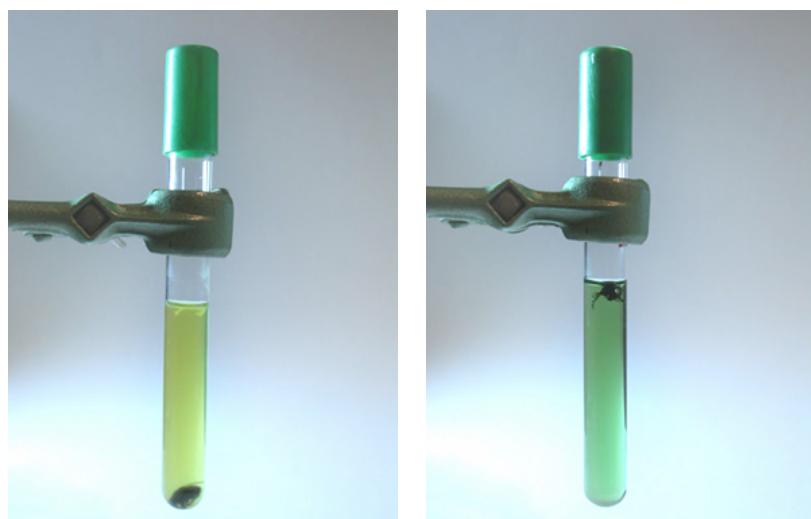


**Abbildung 60:** Quelle: [http://ac16.uni-paderborn.de/lehrveranstaltungen/\\_aac/prakt/ind\\_9.html](http://ac16.uni-paderborn.de/lehrveranstaltungen/_aac/prakt/ind_9.html)

In sterile Eprouvetten mit steriler Fliege (*Musca domestica*) wurden je 10 ml Bromthymolblau-Lösung durch einen Sterilfilter eingebracht. Um eine sattgrüne Bromthymolblau-Lösung zu erhalten, wurde Bromthymolblau in folgenden Teilen gemischt: 1 Teil Bromthymolblau, 14 Teile Leitungswasser, 100 Teile a.dest.

Die Fliege wurde deshalb zugesetzt, weil eine Ansäuerung von der Art des Nährbodens abhängt. Es sollten so möglichst natürliche Verhältnisse nachgeahmt werden.

Schon nach wenigen Tagen kann bei säurebildenden Bakterien ein Farbumschlag der Lösung von grün nach gelb festgestellt werden (Abbildung 61, Abbildung 62).



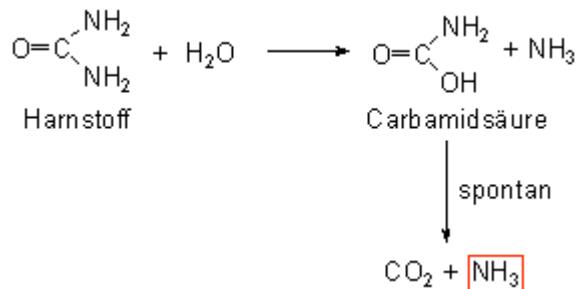
**Abbildung 61:** Eprouvette mit säurebildenden Bakterien in Bromthymolblau-Lösung.

**Abbildung 62:** Eprouvette mit Bakterien, die keine Säure bilden können. Die Bromthymolblau-Lösung bleibt grün oder schlägt

von grün nach gelb um. etwas ins Blaue um.

#### 4.5.6.4 Ureasenachweis

Urease, auch Harnstoff-Amidohydrolase genannt, ist ein Enzym, das Harnstoff in Kohlendioxid und Ammoniak spaltet (Abbildung 63).



**Abbildung 63:** Abbau des Harnstoffs durch Urease zu Ammoniak. Quelle: <http://dc2.uni-bielefeld.de/dc2/tip/urease.htm>

Genau genommen hydrolysiert die Urease also den Harnstoff nur zum Teil: Es bildet sich primär Carbamidsäure, die spontan zerfällt.

Mit einer Molmasse von 545.000 g/mol ist das Ureasemolekül außergewöhnlich groß. Es besteht aus sechs identischen Untereinheiten mit jeweils 840 Aminosäuren und einer Molmasse von 90.800 g/mol. (Quelle: <http://dc2.uni-bielefeld.de/dc2/tip/urease.htm>)

Harnstoff könnte in den Fällen von Insektenlarven, Milben etc. gebildet und von Bakterien abgebaut werden.

Die Ureaseproduktion von Bakterien wurde auf folgende Weise nachgewiesen (Schröder, 1977): Einem sterilen Nährmedium werden Harnstoff sowie Bromthymolblau als Indikator durch Sterilfiltration zugefügt. Die Kontrollen enthalten keinen Harnstoff.

Bildet ein Bakterienstamm Urease, kommt es im Harnstoffmedium zu einem pH-Anstieg aufgrund des gebildeten Ammoniaks, der sich in einem Farbumschlag des Mediums ausdrückt (Abbildung 64).



**Abbildung 64:**  
 Eprouvette 1 (grün):  
 Kontrollmedium ohne Harnstoff  
 ohne Bakterien  
 Eprouvette 2 (gelb):  
 Kontrollmedium ohne Harnstoff  
 mit Bakterien. Durch den  
 Stoffwechsel der Bakterien wurde  
 das Medium angesäuert.  
 Eprouvette 3 (blau):  
 Harnstoffmedium mit Bakterien,  
 die Harnstoff aufgrund der  
 gebildeten Urease spalten können.  
 Es kommt zu einem Anstieg des pH  
 aufgrund des gebildeten Ammoniaks  
 und zu einer Verfärbung des  
 Bromthymolblau nach blau.

Urease ist ein wichtiges Enzym für den Stickstoffkreislauf. Der gewonnene Ammoniak kann durch Mikroorganismen wiederum über Nitrit zu Nitrat nitrifiziert werden, das schlussendlich die Pflanze als Nährstoff aufnehmen kann.

#### 4.5.6.5 Chitinase-nachweis

Lindquist (1975) untersuchte die Bakterienfauna von *Sarracenia purpurea* und identifizierte Bakterien, die Chitin spalten können.

Da solche Bakterien als Symbionten der karnivoren Pflanzen angesehen werden können, sollte dieses Phänomen auch an den isolierten Bakterienstämmen der Kesselfallenpflanzen untersucht werden.

Basalmedium	nach	
Lindquist	$K_2HPO_4$	1,0 g
(= Layer 1):		

NH <sub>4</sub> Cl	1,0 g
MgSO <sub>4</sub> × 7 H <sub>2</sub> O	0,5 g
NaCl	0,5 g
CaCl <sub>2</sub> × 2 H <sub>2</sub> O	0,1 g
FeCl <sub>2</sub> × 6 H <sub>2</sub> O <sup>4</sup>	0,001 g
Agar	15 g
a.dest.	1000 ml

**Chitinmedium** nach Basalmedium + 2% Chitin

**Lindquist**

(= Layer 2):

Die Platten werden in zwei Lagen gegossen: Die 1. Lage (= Bottom Layer) besteht aus 15 ml Basalmedium, die darüber liegende Lage (= Top Layer) besteht aus 5 ml Basalmedium mit 0,5 ml Chitinsuspension gemischt. Das Chitin macht den Top Layer semi-opak. Bilden nun Bakterien Chitinase, wird das Chitin in diesem Layer zersetzt und es kommt der untere, transparente Bottom Layer zum Durchschein.

#### 4.5.6.6 Sulfidabspaltung

Manche Bakterien sind in der Lage, Sulfid (H<sub>2</sub>S) aus schwefelhaltigen Aminosäuren abzuspalten. Weiters wird Sulfid von vielen Bakterien, manchen Pilzen und sogar spontan (durch Luftsauerstoff) zu Sulfat oxidiert. Die meisten Pflanzen können nur Sulfat aufnehmen (Denffer *et al.*, 1983).

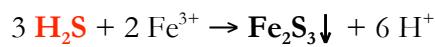
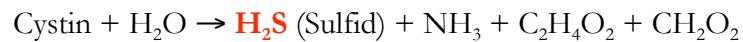
In Lebewesen kommen zwei schwefelhaltige Aminosäuren vor, Cystein und Methionin. Cystein liegt meist als Cystin vor, wo zwei Cystein-Moleküle über eine Disulfidbrücke verbunden sind.

Ob die isolierten Bakterienstämme Sulfid aus Cystin abspalten können, wurde mittels eines Cystineisenzitratagars festgestellt (Schröder, 1977). Dabei wurde einem herkömmlichen PC-Agar von Merck 0,1% L-Cystin sowie 0,1% Eisenzitrat zugefügt.

Kann das Bakterium das Sulfid aus dem Cystin abspalten, bildet dieses mit dem Eisen einen schwarzen Niederschlag (Fe<sub>2</sub>S<sub>3</sub>).

---

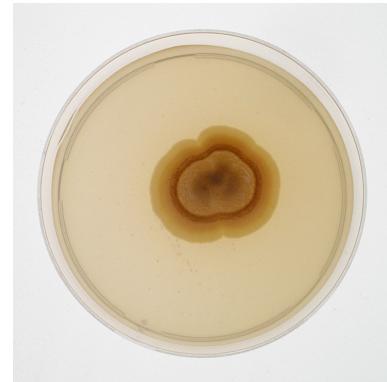
<sup>4</sup> Statt FeCl<sub>2</sub> × 6 H<sub>2</sub>O wurde FeSO<sub>4</sub> × 7 H<sub>2</sub>O verwendet.



**Abbildung 65:** Positive Reaktion: Das Bakterium konnte das Sulfid aus dem Cystin abspalten. Durch das Eisenzitrat im Nährboden kommt es nach vier Tagen zu einer Ausfällung von Eisensulfat. (*Sarracenia flava* B)



**Abbildung 66:** Positive Reaktion: Sulfidabspaltung aus Cystin (*Sarracenia purpurea* I SM)



**Abbildung 67:** Keine Reaktion des Bakteriums auf dem Cystineisenzitratmedium, da es das Sulfid aus der Aminosäure nicht abspalten kann.

Derselbe Versuch wurde auch mit Methionin durchgeführt, um Methionase-Bildung nachzuweisen.

# 5 Ergebnisse

## 5.1 Freilandversuche

### 5.1.1 Verbreitung von *Sarracenia* in Europa

*Sarracenia*-Arten sind im Vergleich zu anderen karnivoren Kesselfallenpflanzen leicht zu kultivieren (Baffray *et al.*, 1989; Carow und Fürst, 1990; Slack, 2000; Braem, 2002). Da sie den Winter ohne Probleme im Freien überleben, werden mittlerweile schon viele Pflanzen in West- und Mitteleuropa im hauseigenen Garten gezogen. Um die europäische Flora mit weiteren karnivoren Pflanzen zu „bereichern“, setzten einige Liebhaber *Sarracenia* in manchen Mooren Europas aus.

Über *Sarracenia*-Standorte in Europa ist jedoch außer von Kertland (1968) und Almborn (1983) wenig bekannt. Deshalb soll im Folgenden ein Überblick über *Sarracenia*-Auswilderungen gegeben werden (Daten nach Adlassnig, unveröffentlichte Daten), der durch persönliche Kontakte mit Organisationen und führenden Botanikern in Europa entstanden ist.

In Irland wurde *Sarracenia purpurea* bereits 1906 eingebürgert. Obwohl sie an natürlichen Standorten in Nordamerika ein schwacher Konkurrent ist, nimmt sie in irischen Mooren oft 50% bis 100% der Vegetation ein (Kertland, 1968). In Schweden ist *Sarracenia* seit den 1980er Jahren zu finden (Almborn, 1983).

In Frankreich gibt es Aussiedelungen in Haute Savoie und L'étang du Grand Lems (Aeschimann *et al.*, 2004), wo *Sarracenia flava* und *Sarracenia purpurea* unter wissenschaftlicher Kontrolle ausgesetzt wurden. *Sarracenia purpurea* wächst dort hervorragend und vermehrt sich asexuell. Die Bestände von *Sarracenia flava* sind noch zu klein um korrekte wissenschaftliche Aussagen machen zu können.

In Deutschland gibt es Standorte von *Sarracenia purpurea* in Bayern (Franken (Marabini, 1994) und Bayrischer Wald (Fürsch, 2001)), Sachsen (Teufelsmoor in Wittichenau seit den 1970er Jahren (John und Schnabel, 2005)), Brandenburg (seit 1964) und Lausitz (Bergel, 1991). Im Erzgebirge

gibt es einen *Sarracenia purpurea*-Standort auf 700 m Seehöhe, wo es erst 15 Jahre nach der Einbürgerung zur ersten Blüte kam.

Auch in der Schweiz sind Standorte von *Sarracenia flava* und *Sarracenia purpurea* bekannt (Waadt Provinz, Rütliwald, Vevey, Etang de Gruère, Weil am Rhein).

*Sarracenia purpurea* wurde von manchen Autoren hier bereits als invasiv bezeichnet (Jeanmonod, 2001).

In der Tschechischen Republik wurde einige Male versucht, *Sarracenia purpurea* in die Flora einzubringen. Sie wurde jedoch von Naturschutzorganen wieder entfernt. Der einzige Standort, der zurzeit bekannt ist, ist der Trijezerni slat im Sumava Nationalpark. Hier kommt *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea*, die resistenter der beiden *Sarracenia purpurea*-Unterarten, vor.

Trotz gründlicher Nachforschungen gibt es für eine Auswilderung von *Sarracenia* in Polen, Weißrussland, Estland, Lettland, Litauen, Ungarn, Rumänien, Moldavien, Ukraine und Russland keinen Nachweis. Auch in den Niederlanden, Belgien und Luxemburg kommt *Sarracenia* nicht vor, was möglicherweise mit dem hohen Luftstickstoffgehalt zu tun haben könnte, auf den *Sarracenia* sehr empfindlich ist.

In Österreich gibt es eine Pflanze von *Sarracenia flava* im Ibner Moos (Salzburg), weitere im Kleckermoos (Niederösterreich) sowie Grünen See (Steiermark). Seit 1980 ist auch ein Standort im Hochschwab bekannt. Es konnten bisher keine invasiven Tendenzen von *Sarracenia* in Österreich festgestellt werden.

### 5.1.2 Allgemeine Beobachtungen

Alle *Sarracenia*-Pflanzen haben den Winter im Freien mehr oder weniger gut überlebt, obwohl zu bemerken ist, dass die Pflanzen in der Gemeindeau nach dem Winter früher und auch mehr Kannen bildeten als die im Schwarzen Moos.

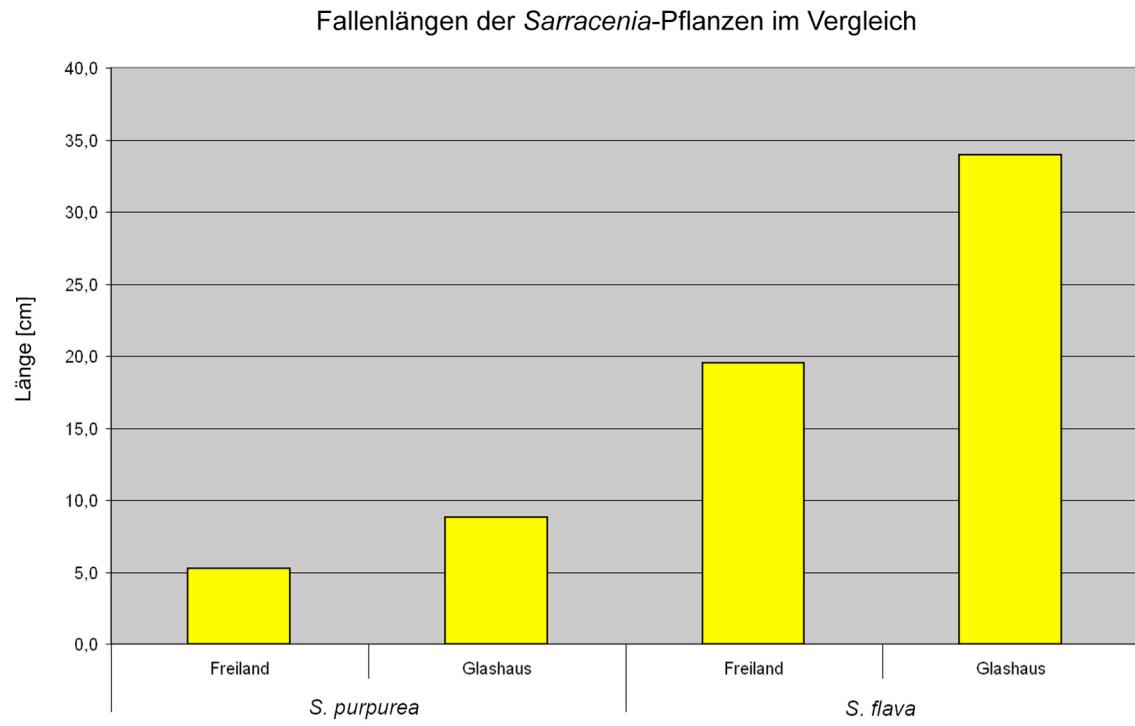


**Abbildung 68:** *Sarracenia flava* am 05.08.2005, eineinhalb Jahre nach der Auspflanzung im Freiland.



**Abbildung 69:** *Sarracenia purpurea* am 05.08.2005, eineinhalb Jahre nach der Auspflanzung im Freiland.

*Sarracenia flava* wuchs besser als *Sarracenia purpurea*, sie produzierte insgesamt um ein Vielfaches mehr Kannen. Verglichen mit den Glashauskulturen kann jedoch bemerkt werden, dass die Glashauspflanzen längere Fallen produzierten (Abbildung 70).



**Abbildung 70:** Graphik der Fallenlängen von *Sarracenia purpurea*- und *Sarracenia flava*-Kannen im Glashaus verglichen mit denen aus dem Freiland.

Weiters produzierte nur eine Pflanze von *Sarracenia flava* in der Gemeindeau eine Infloreszenz nach einem Jahr. *Sarracenia purpurea* produzierte keine Blüten.

Die Pflanzen in der Gemeindeau gediehen besser als die im Schwarzen Moos, wo der erste Standort nach einem Monat durch Schwarzwild zerstört wurde (Abbildung 71, Abbildung 72).

Da der Boden von den Wildschweinen stark durchwühlt wurde, lösten sich die Töpfe aus dem Boden. Die Pflanzen an sich wurden nicht gefressen. Deshalb wurden sie an einem anderen Standort im Schwarzen Moos wieder ausgesetzt. Diese Pflanzen entwickelten sich in folge nicht so gut wie die Pflanzen aus der Gemeindeau.



**Abbildung 71:** Standort 1 im „Schwarzen Moos“, Brand, am Tag der Auspflanzung der Sarracenia. (17.04.2004)



**Abbildung 72:** Zerstörter Standort 1 im „Schwarzen Moos“, Brand, ein Monat nach der Auspflanzung. (22.05.2004)

Im Laufe der Vegetationsperiode konnten immer wieder Fraßspuren an beiden *Sarracenia*-Pflanzen an beiden Standorten festgestellt werden (Abbildung 73, Abbildung 74). Aber vor allem im Schwarzen Moos, wo der Standort gleich an einen Fichtenwald grenzte, wurden häufig abgebissene *Sarracenia flava*-Fallen und Phyllodien vorgefunden.



**Abbildung 73:** Abgebissene *Sarracenia purpurea*-Falle (siehe Pfeil) (28.08.2004)



**Abbildung 74:** Abgebissene *Sarracenia flava*-Fallen und Phyllodien (siehe Pfeile) (28.08.2004)

### 5.1.3 Fangaktivität & Beutespektrum

Sowohl die Fallen von *Sarracenia purpurea* als auch die von *Sarracenia flava* waren im Beutefang erfolgreich (Abbildung 75), jedoch in sehr unterschiedlichem Ausmaß. In *Sarracenia purpurea* wurden viel weniger Insekten vorgefunden als in *Sarracenia flava*, die manchmal sogar so viele Insekten fing, dass ein Teil der Kanne aufgrund des Nährstoffüberschusses abfaulte (Abbildung 76) und sich darauf ein Pilz bildete (Abbildung 77, Abbildung 78).



**Abbildung 75:** Junge *Sarracenia flava*-Falle, die bereits erfolgreich Insekten gefangen hat. (26.08.2004)



**Abbildung 76:** Ausgewachsene *Sarracenia flava*-Falle, die aufgrund des Nährstoffüberschusses der erbeuteten Insekten im oberen Bereich abgefault ist. (27.08.2004)



**Abbildung 77:** *Sarracenia flava*-Falle, die durch Überfütterung teilweise abgestorben ist. An den nekrotischen Stellen wächst ein Pilz.



**Abbildung 78:** Pilz auf dem abgefaulten Bereich einer *Sarracenia flava*-Falle. (Stereomikroskop, 6x Vergrößerung)

Manche Fallen von *Sarracenia flava* wiesen kleine Löcher auf (Abbildung 80), was auf ein Entkommen der Beute, offensichtlich Käfer oder Wespen, hinweist.



**Abbildung 79:** Stark zersetzte Beute in einer *Sarracenia flava*-Falle. (27.08.2004)



**Abbildung 80:** Loch in *Sarracenia flava*-Falle. (27.08.2004)

Die meisten Insekten, die in den Fallen vorgefunden wurden, waren mehr oder weniger stark zersetzt (Abbildung 79). Nur in den oberen Bereichen von *Sarracenia flava* war die Beute meist gut erhalten (Abbildung 81), bzw. sogar manchmal noch am Leben. Die Beute von *Sarracenia purpurea* war dagegen meist stark degradiert, was auf das Vorhandensein der Kannenflüssigkeit zurückzuführen ist.



**Abbildung 81:** Coccinelliden und Brachyceren im obersten Bereich einer *Sarracenia flava*-Falle.



**Abbildung 82:** Lebende Maden im untersten Bereich einer *Sarracenia flava*-Falle.

## Ergebnisse

Viele Insekten konnten deshalb nicht bis zur Art bestimmt werden. Eine Auflistung aller vorgefundenen Beutetiere findet sich in systematischer Ordnung in Tabelle 2.

Allgemein kann gesagt werden, dass *Sarracenia flava* sowohl fliegende als auch kriechende Insekten, d.h. Ameisen, anlockte, wogegen die Fallen von *Sarracenia purpurea* lediglich Ameisen und Culiciden beinhalteten.

Neben den Insekten konnten meist auch große Mengen an Detritus in den Fallen gefunden werden.

In manchen Fallen von *Sarracenia flava* wurden Fliegenmaden gefunden (Abbildung 82), die hier zwischen und von der toten Beute der Falle leben. In *Sarracenia purpurea* wurden lebende Milben (Abbildung 91) gefunden.

**Tabelle 2:** Auflistung der Beutetiere der ausgesetzten *Sarracenia*-Pflanzen

APTERYGOTA		
Collembola	Unbest. Collembole aus der Fam. der Isotomidae (Abbildung 83)	<i>Sarracenia purpurea</i>
PTERYGOTA, Hemimetabola		
Hemiptera	<i>Carpocoris sp.</i> (Pentatomidae) (Abbildung 84)  <i>Lygus pratensis</i> (Miridae) (Abbildung 85)  <i>Nabis sp.</i> (Nabidae) (Abbildung 86)	<i>Sarracenia flava</i>  <i>Sarracenia flava</i>  <i>Sarracenia flava</i>
PTERYGOTA, Holometabola		
Diptera	Unbest. Nematoceren aus der Fam. der Culicidae	<i>Sarracenia flava</i>  <i>Sarracenia purpurea</i>
	Unbest. Muscidae	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Sciophilinae (Mycetophilidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Chironomidae	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Simuliidae	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Episyrphus sp.</i> (Syrphidae)	<i>Sarracenia flava</i>

## Ergebnisse

	( <i>Cheilosiiini</i> ) <i>Pelecocera</i> (Syrphidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Conopidae aus der Gatt. Myopinae (Abbildung 87)	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Dipteren-Maden (Abbildung 82, Abbildung 92)	<i>Sarracenia flava</i>
Hymenoptera	<i>Formica</i> sp. L. (Formicidae)	<i>Sarracenia flava</i> <i>Sarracenia purpurea</i>
	Unbest. Formicidae (Abbildung 89)	<i>Sarracenia flava</i> <i>Sarracenia purpurea</i>
	Unbest. Baraconidae	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Vespa crabro</i> (Vespidae) (Abbildung 88)	<i>Sarracenia flava</i>
Coleoptera	<i>Lampyris noctiluca</i> (Lampyridae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Necrophorus vespilloides</i> (Silphidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Propylaea quatuordecimpunctata</i> (Coccinellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Coccinella septempunctata</i> (Coccinellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Adonia variegata</i> (Coccinellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Anistosticta novemdecimpunctata</i> (Coccinellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Adalia decempunctata</i> (Coccinellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	Unbest. Buprestidae	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Mordellistena brevicanda</i> (Mordellidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Apion</i> sp. (Apionidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Necrophorus vespilloides</i> (Silphidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Typhaca stercorea</i> (Mycetophagidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Cytilus</i> sp. (Byrrhidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Oedemera virescens</i> (Oedemeridae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Gastroidea polygoni</i> (Chrysomelidae)	<i>Sarracenia flava</i>
	<i>Phytodecta</i> sp. (Chrysomelidae)	<i>Sarracenia flava</i>

Im Folgenden sind einige, mehr oder weniger zersetzte Insekten aus den *Sarracenia*-Pflanzen photographisch dargestellt.



**Abbildung 83:** Unbestimmter Collembole aus der Fam. Isotomidae. Beute aus *Sarracenia purpurea*.



**Abbildung 84:** *Carpocoris* sp. (Pentatomidae). Beute aus *Sarracenia flava*.



**Abbildung 85:** *Lygus pratensis* (Miridae). Beute aus *Sarracenia flava*.



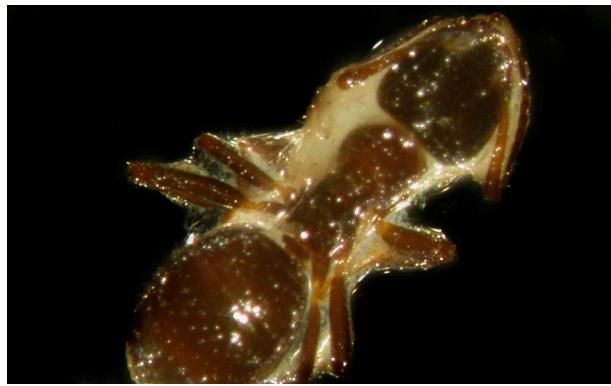
**Abbildung 86:** *Nabis* sp. (Nabidae). Beute aus *Sarracenia flava*.



**Abbildung 87:** Unbestimmte Conopidae aus der Gatt. *Myopinae*. Beute aus *Sarracenia flava*.



**Abbildung 88:** *Vespa crabro* (Vespidae). Beute aus *Sarracenia flava*.

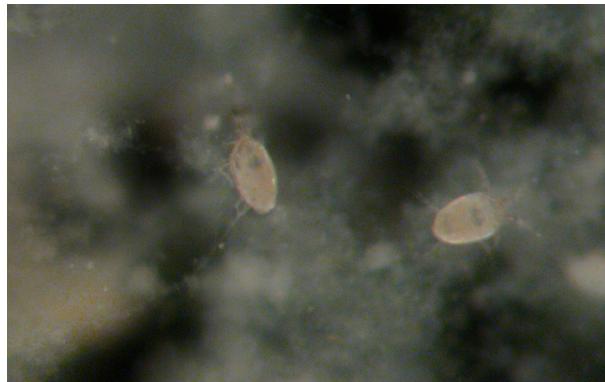


**Abbildung 89:** Unbestimmter Formicidae von Hyphengeflecht umgeben. Beute aus *Sarracenia purpurea*.



**Abbildung 90:** *Oedemera virescens* (Oedemeridae). Beute aus *Sarracenia flava*.

Außer den lebenden Maden in *Sarracenia flava* wurden in der Kannenflüssigkeit von *Sarracenia purpurea* lebende Milben (Abbildung 91) gefunden, die beide ohne Mühe an der Kannenwand herumklettern konnten.



**Abbildung 91:** Unbestimmte Acari (Arachnida). Beute aus *Sarracenia purpurea*.



**Abbildung 92:** Unbestimmte Maden. Beute, Parasiten oder Symbionten aus *Sarracenia flava*?

## 5.1.4 Mikroflora und –fauna

Wie auch an Naturstandorten in Nordamerika beherbergten die ausgesetzten *Sarracenia*-Pflanzen im Waldviertel eine große Zahl an Mikroorganismen. Bei unseren Untersuchungen wurde der Fokus auf die Bakterien in der Kannenflüssigkeit gelegt.

In *Sarracenia purpurea* konnten starke Schwankungen in der Menge der Kannenflüssigkeit im Laufe eines Jahr verzeichnet werden. Während sich in niederschlagsarmen Perioden in den Kannen lediglich ein bis zwei Tropfen Flüssigkeit unter der Beute sammeln, sind die Kannen bei Regenfällen übervoll.

## Ergebnisse

*Sarracenia flava* enthält keine Flüssigkeit. Selbst im regenreichen Waldviertel schützt der Deckel das Falleninnere so gut, dass sich nur in extrem niederschlagsreichen Perioden Wasser in den Fallen sammelt. Es konnte jedoch nie mehr als 100 µl Kannenflüssigkeit vorgefunden werden.

Da die Zahl der kultivierbaren Keime nur in Fallen mit Kannenflüssigkeit bestimmt werden kann, gibt es von *Sarracenia flava* nur wenige Werte. Die Anzahl der kultivierbaren Keime betrug bei *Sarracenia flava* im Mittel  $2,4 \times 10^9$  CU's / ml, bei *Sarracenia purpurea*  $2,2 \times 10^6$  CU's / ml. Die Ergebnisse der physiologischen Versuche mit den isolierten Bakterienstämmen sind in Tabelle 3 zu finden.

**Tabelle 3:** Metabolische Leistungen der aus *Sarracenia* im Freiland isolierten Bakterien.

	<i>Sa.pu.F</i> (SM)	<i>Sa.pu.G</i> (SM)	<i>Sa.pu.H</i> (SM)	<i>Sa.pu.I</i> (SM)	<i>Sa.pu.K</i> (GA)
Amylasenachweis	–	+	+	–	–
Proteasenachweis	+	–	+	–	+
Säurebildung	+	–	+	–	–
Sulfidabspaltung	–	+	+	+	–
Harnstoffspaltung	–	–	–	–	+

Die Untersuchungen der Luftkeimzahlen zeigten, dass es in der Luft viele Pilzsporen gibt.

Das Ausstreichen der Kannenflüssigkeiten auf den Pilz-Agar zeigte jedoch, dass sich hier bei weitem nicht mehr so viele Pilze sammeln, obwohl die Beute manchmal von Pilzhyphen umspinnen ist.

Die Luft enthält im Durchschnitt  $3,2 \times 10^4$  CU's /  $m^3$ , die Torfstiche enthalten typischerweise  $2,6 \times 10^3$  CU's / ml.

## 5.2 Morphologische Untersuchungen

### 5.2.1 *Nepenthes xventrata*

#### 5.2.1.1 Struktur der Fallen

Aufgrund der Struktur und Funktion der verschiedenen Zellen kann eine *Nepenthes*-Falle folgendermaßen eingeteilt werden (Abbildung 24, Abbildung 93):

- Zone 1 (Anlockzone)
- Zone 2 (Gleitzone)
- Zone 3 (Übergangszone)
- Zone 4 (Verdauungszone)

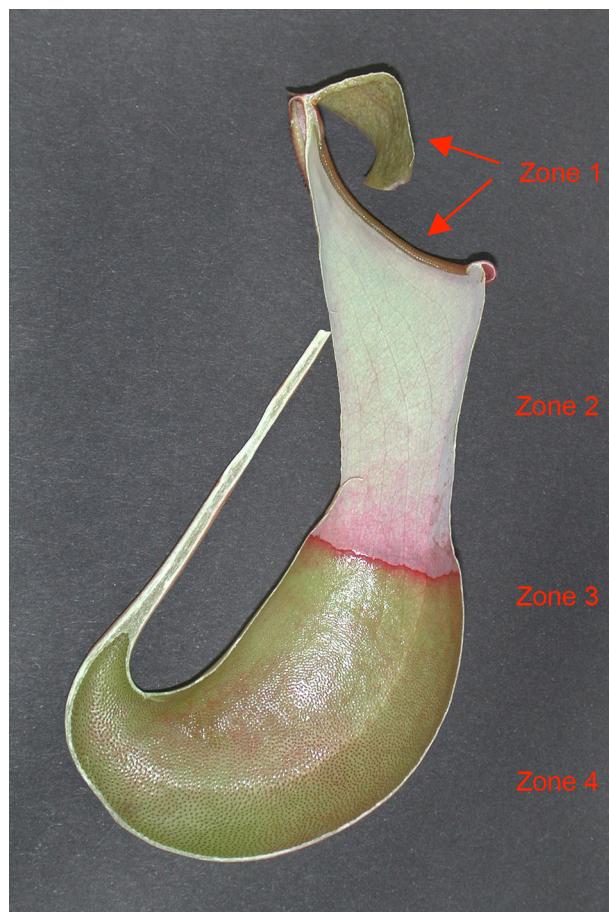


Abbildung 93: *Nepenthes*-Falle im Querschnitt:

Zone 1: Anlockzone (Deckel und Nektarkragen)  
Zone 2: Gleit- oder Wachszone  
Zone 3: Übergangszone  
Zone 4: Verdauungszone

Der Deckel und der Kannenrand bilden die **Zone 1**, die Anlockzone. Auf dem Deckel befinden sich Unmengen von Nektardrüsen (Abbildung 94, Abbildung 98, Abbildung 105), die die Insekten zur Falle locken sollen. Die Nektardrüsen sind in der Epidermis eingesenkt (Abbildung 106). Der Kannenrand, auch Nektarkragen oder Peristom genannt, sitzt wie der obere Teil eines „T“s auf der Kanne (Abbildung 93). Durch eine dicke Kutikula und die furchige Oberfläche ist er sehr stabil. Im Rasterelektronenmikroskop kommt seine besondere Mikrostruktur zutage (Abbildung 107, Abbildung 108). Die Struktur des Kannerandes wird also durch ziegeldachartige, sich überlappende Epidermiszellen, die eine Art Treppensystem hin zur Kannenöffnung bilden (Abbildung 109, Abbildung 110), aufgebaut. Zwischen den auslaufenden Furchen, die wie Klauen aussehen (Abbildung 95), befinden sich auch Nektarien.

Die **Zone 2** wird auch Gleitzone genannt, da ihre Epidermis von einer fein strukturierten, flockigen Wachsschicht überzogen ist (Abbildung 99). Sie erscheint meistens weiß (Abbildung 93, Abbildung 95) oder zumindest heller als die Verdauungszone. Die Wachse fluoreszieren bei UV-Anregung (Abbildung 100). Auf dieser Wachsschicht finden Insektenbeine keinen Halt und können sogar brechen (Abbildung 97), da die Wachslocken (Abbildung 114) sehr leicht abfallen. Die kipferlartigen Wachshöcker (Abbildung 111, Abbildung 112, Abbildung 113) sind umgewandelte Stomata-Schließzellen, die mit ihrer Konkavseite nach unten hin orientiert sind (Abbildung 110). Auch sie fördern das Herabrutschen der Insekten in die Kanne. Einerseits können diese Wachshöcker als sprungschanzenartige Verstärkung der Gleitbahn ins Kanneninnerste angesehen werden und andererseits als zusätzliche reusenartige Sperren beim Versuch der Insekten, die Kannenwand empor zu klettern.

An die Wachszone schließt sich die Übergangszone, **Zone 3** (Abbildung 96, Abbildung 115), an. Hier befinden sich keine besonderen Strukturen. Diese Zone ist nur durch eine sehr glatte Epidermis charakterisiert (Abbildung 117, Abbildung 118). Im oberen Bereich der Übergangszone gibt es noch vereinzelte Wachshöcker (Abbildung 116) und im unteren Bereich bereits wenige Verdauungsdrüsen. Besonders auffällig sind hier die vielen Kristalle, die in den Zellen eingelagert sind (Abbildung 101, Abbildung 102).

Den untersten Bereich der Kanne bildet die Verdauungszone, **Zone 4**. Hier befinden sich die Verdauungsdrüsen (Abbildung 103, Abbildung 119), die einerseits Enzyme sezernieren und andererseits die gelösten Nährstoffe aufnehmen. Wie auch die Wachshöcker in der rutschigen Gleitzone, verhindert die Konstruktion der Verdauungsdrüsen ebenfalls ein Entkommen der Beute. Die „Haube“ aus Epidermiszellen (Abbildung 120, Abbildung 121), die die

## Ergebnisse

Verdauungsdrüse etwas überlappt, könnte die Insekten daran hindern, sie als Stütze und Halt zu verwenden, gleichzeitig werden die Drüsenzellen vor einer Schädigung durch Insektenbeine geschützt.

Die Zellwände der Drüsen sind bräunlich gefärbt, fluoreszieren bei UV-Anregung (Abbildung 104) und lassen wenig vom Protoplasma erkennen.

### Stereomikroskop

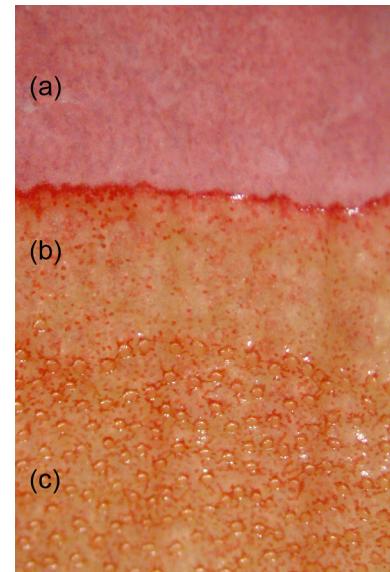
Im Stereomikroskop sind bereits viele Strukturen der *Nepenthes*-Falle deutlich erkennbar.



**Abbildung 94:** Kannenrand und Deckelunterseite. Die Nektardrüsen am Deckel sind gut zu sehen. Der Kannenrand ist als sehr glatte Struktur zu erkennen.



**Abbildung 95:** Kannenrand und darunter liegende Wachszone.



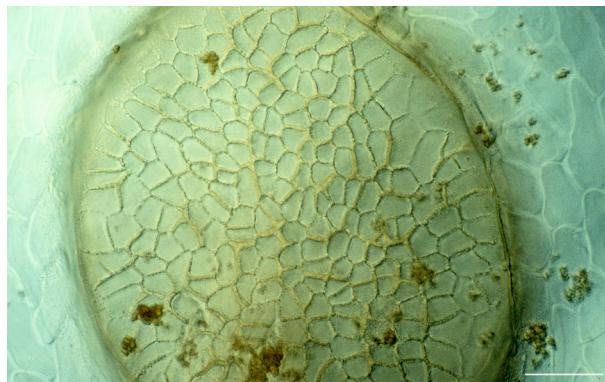
**Abbildung 96:** (a) Wachszone, (b) Übergangszone, (c) Verdauungszone  
Die Kannen von *Nepenthes × ventrata* sind aufgrund ihres Elternteils *Nepenthes ventricosa* oft stark rötlich gefärbt.



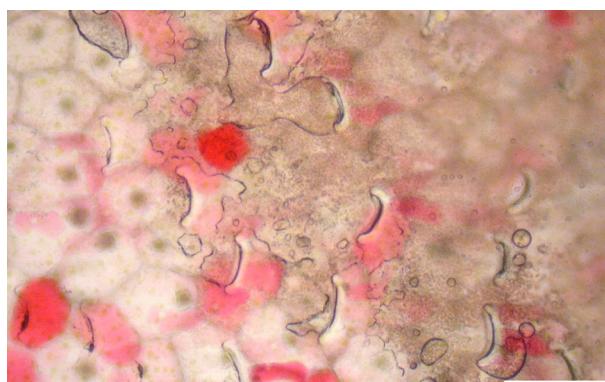
**Abbildung 97:** Ameise in der Verdauungszone. Die Beine der Ameise sind durch die Struktur in der Wachszone abgebrochen (siehe Pfeile).

### Hellfeldmikroskop

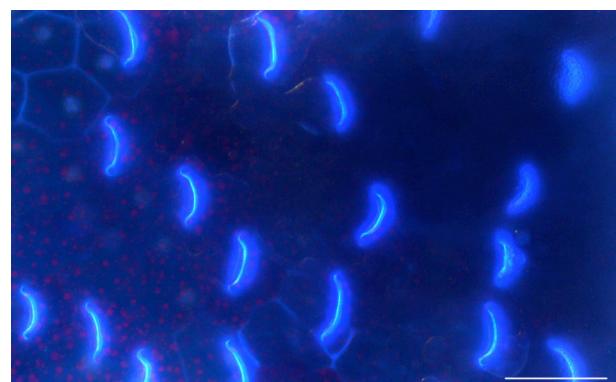
Im Folgenden sollen einige besondere Details aus dem Hellfeldmikroskop abgebildet werden.



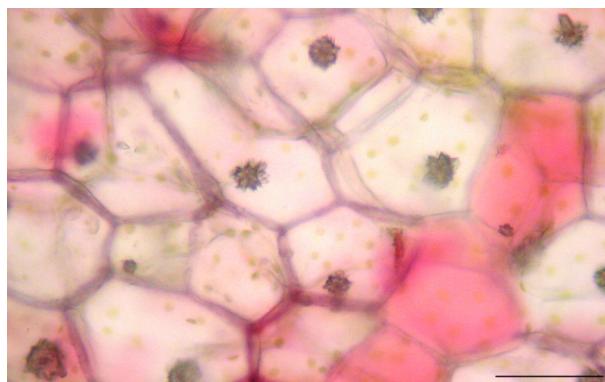
**Abbildung 98:** Nektardrüse des Deckels. Die Zellwände sind stark verdickt, was eventuell auf eine Verholzung hinweist. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



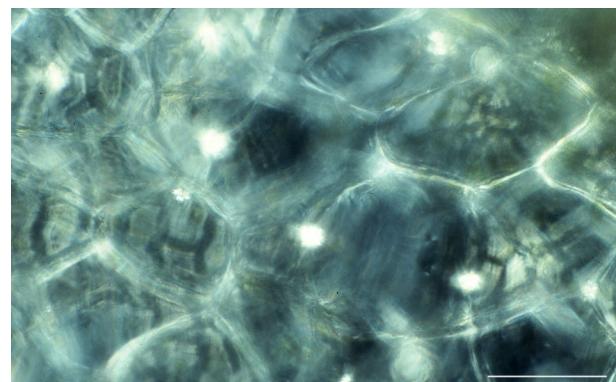
**Abbildung 99:** Wachszone im Bereich der Übergangszone im Hellfeld. Das Wachs ist als dunkle Struktur zu erkennen. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



**Abbildung 100:** Wachszone im Bereich der Übergangszone bei UV-Anregung. Die Wachshöcker fluoreszieren stark blau. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



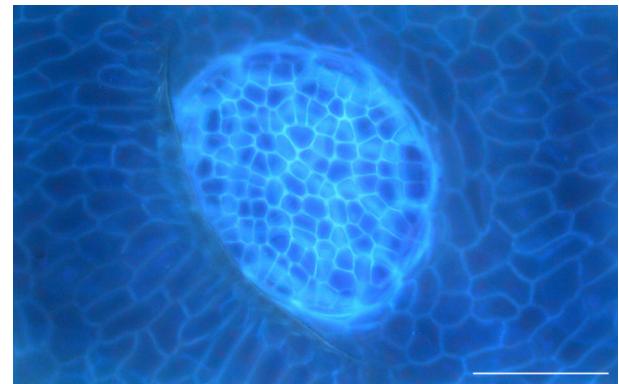
**Abbildung 101:** Übergangszone (Zone 3). Hier sind in den Zellen vermehrt Kristalle eingelagert. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



**Abbildung 102:** Kristalle der Übergangszone (Zone 3) in polarisiertem Licht. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



**Abbildung 103:** Verdauungsdrüse im Helffeld. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$

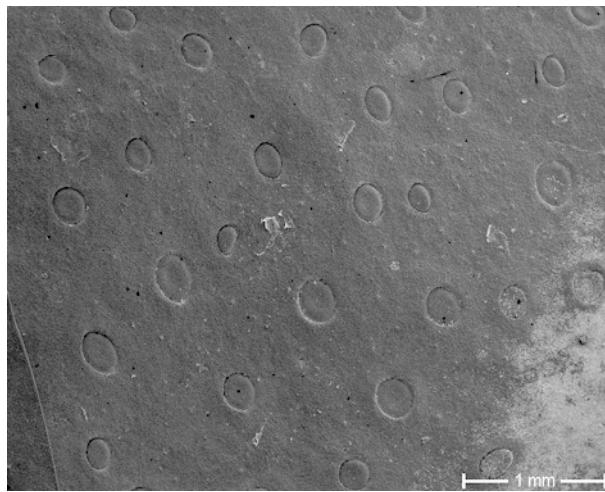


**Abbildung 104:** Verdauungsdrüse bei UV-Anregung. Die Zellwände der Drüse fluoreszieren stark blau, die der Epidermiszellen nicht so stark. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$

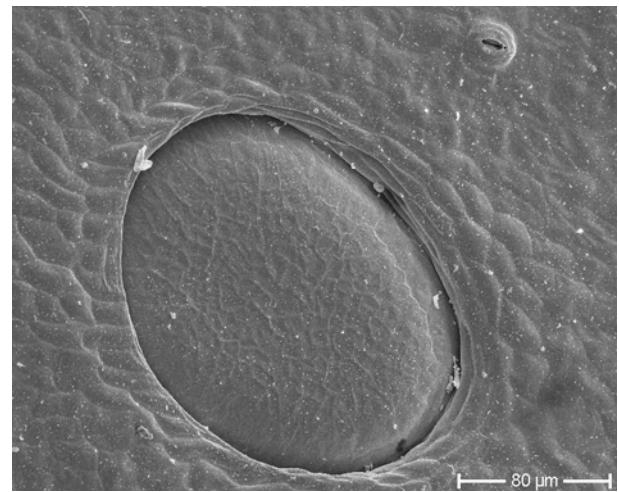
### Rasterelektronenmikroskop

Im Folgenden sollen die Strukturen der einzelnen Zonen der *Nepenthes*-Falle mithilfe rasterelektronischer Photos besser veranschaulicht werden.

#### Zone 1a: Anlockzone (Deckel)

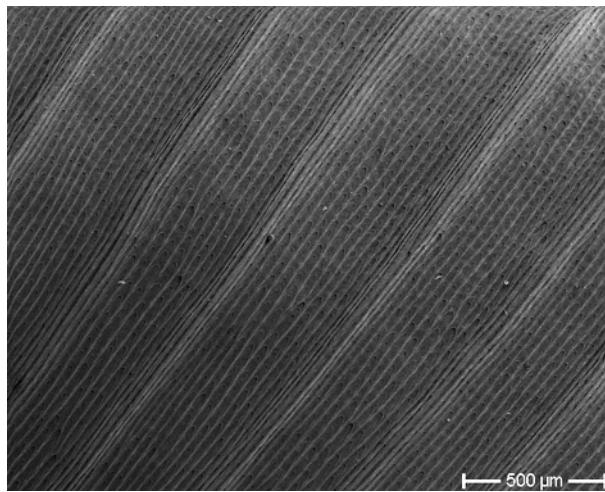


**Abbildung 105:** Die Unterseite des Deckels zeigt viele willkürlich verstreute Nektardrüsen.

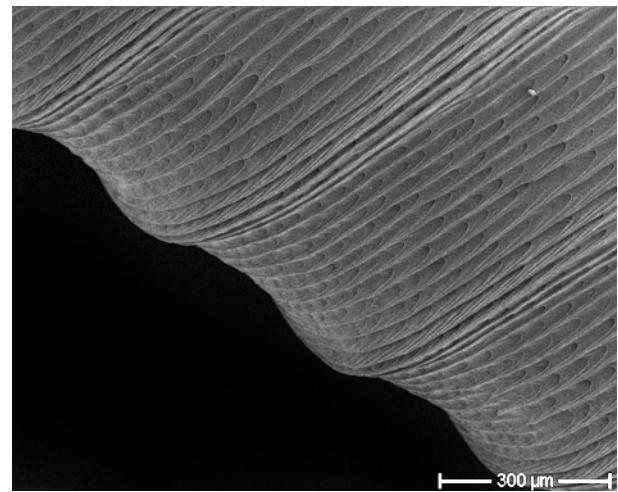


**Abbildung 106:** Nektardrüse auf der Unterseite des Deckels im Detail. Die Drüse ist in der Epidermis eingesenkt. In der rechten oberen Ecke befindet sich eine Spaltöffnung.

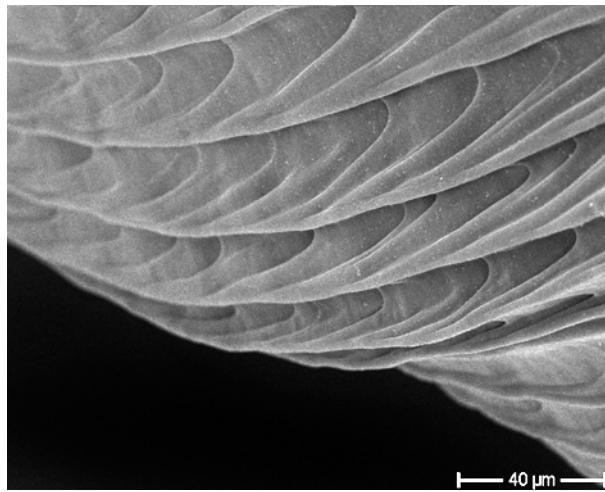
### Zone 1b: Anlockzone (Rand)



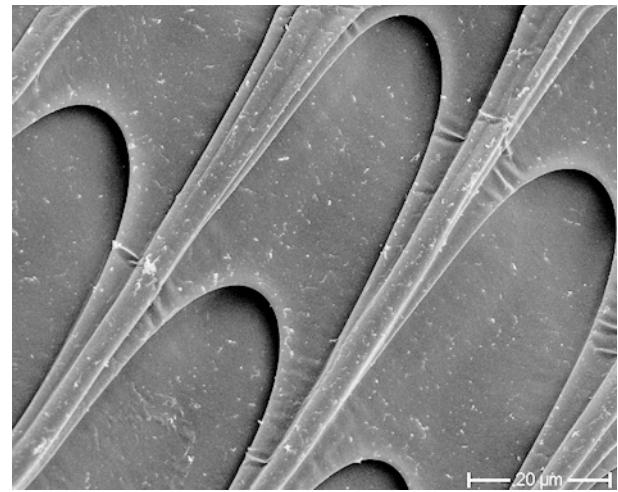
**Abbildung 107:** Der Kannenrand der Falle ist durch eine besondere Mikrostruktur mit feinen Rippen charakterisiert.



**Abbildung 108:** Die Mikrostruktur des Kannenrandes im Detail.

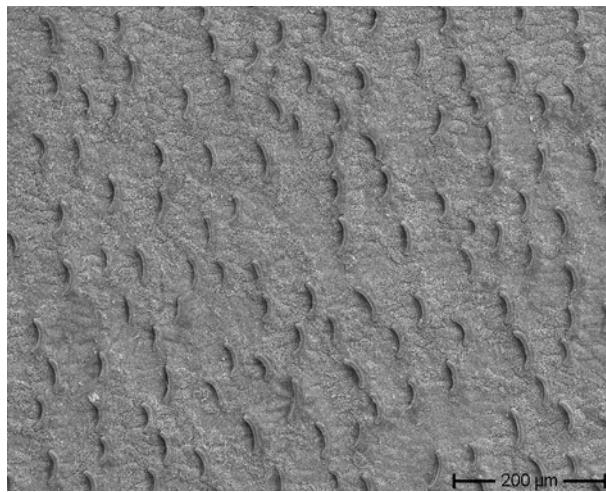


**Abbildung 109:** Die Mikrostruktur des Kannenrandes bildet eine Art Treppensystem hin zur Kannenmündung.

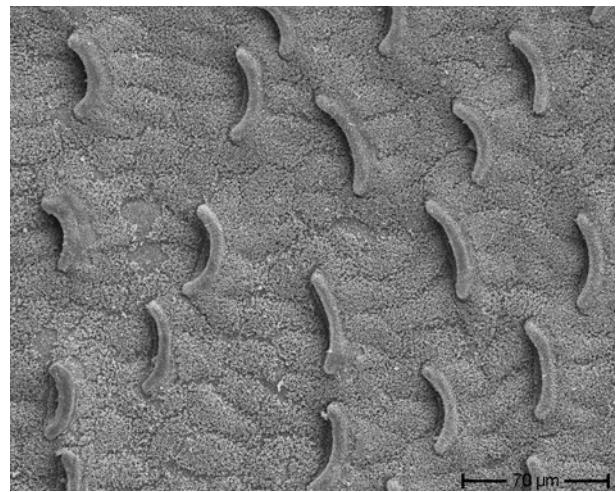


**Abbildung 110:** Eine starke Vergrößerung der Mikrostruktur des Kannenrandes zeigt radiale Leisten von übereinander liegenden, ziegeldachartigen Epidermiszellen, welche eine Serie von Treppen hin zur Fallenöffnung bilden.

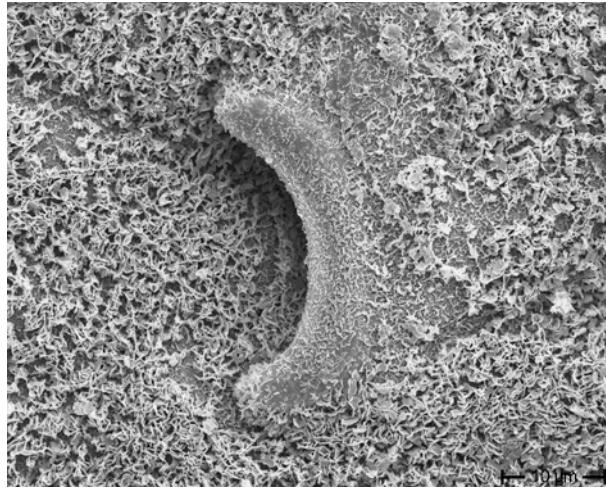
### Zone 2: Wachszone



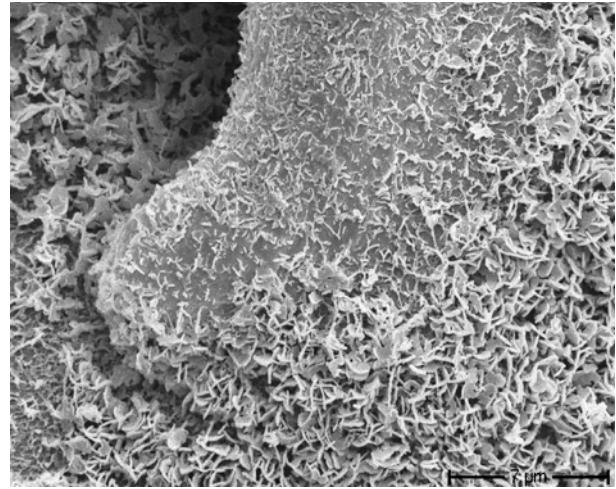
**Abbildung 111:** Die Oberfläche der Zone 2 ist durch eine Wachsschicht und viele Wachshöcker charakterisiert.



**Abbildung 112:** Die Wachshöcker der Gleitzone sind mit ihrer Konkavseite nach unten ins Falleninnere hin orientiert.

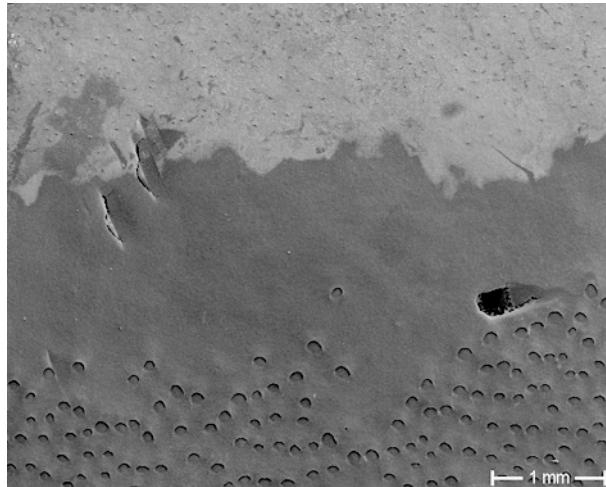


**Abbildung 113:** Wachshöcker der Gleitzone im Detail. Es ist gut erkennbar, dass dies eine umgewandelte Stomata-Schließzelle ist.

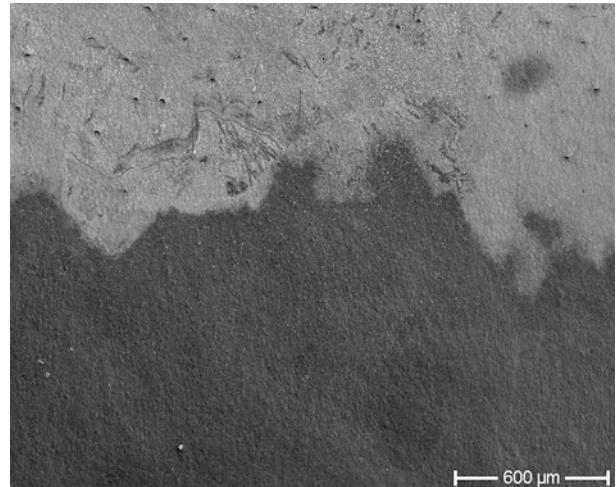


**Abbildung 114:** Wachsschicht der Gleitzone im Detail. Die einzelnen Wachsflöcken sind gut zu erkennen.

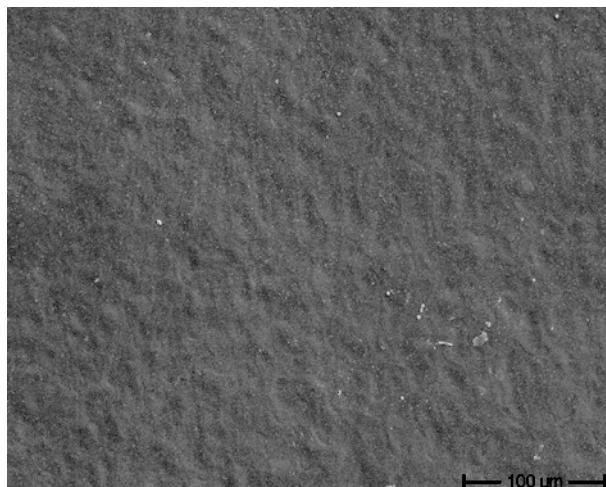
### Zone 3: Übergangszone



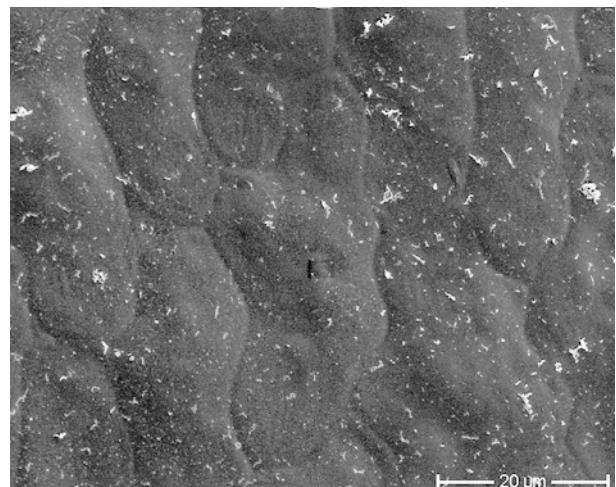
**Abbildung 115:** Die Übergangszone (Zone 3) befindet sich zwischen der Wachszone und der Verdauungszone.



**Abbildung 116:** Ein stärkere Vergrößerung der Wachszone hin zur Übergangszone zeigt, dass sich hier schon weniger Wachshöcker befinden.

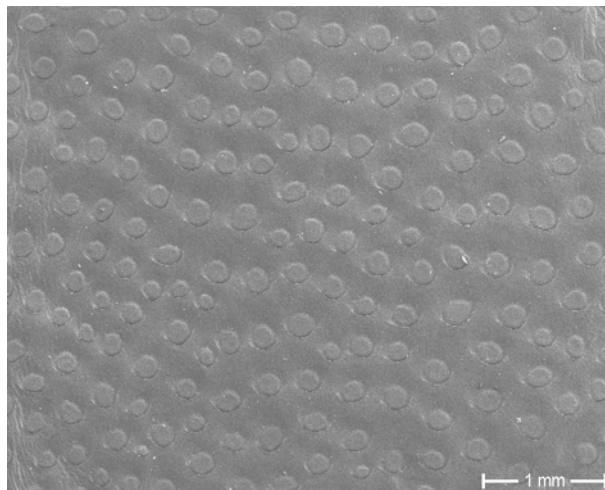


**Abbildung 117:** Die Epidermis der Übergangszone weist keine besonderen Strukturen auf.

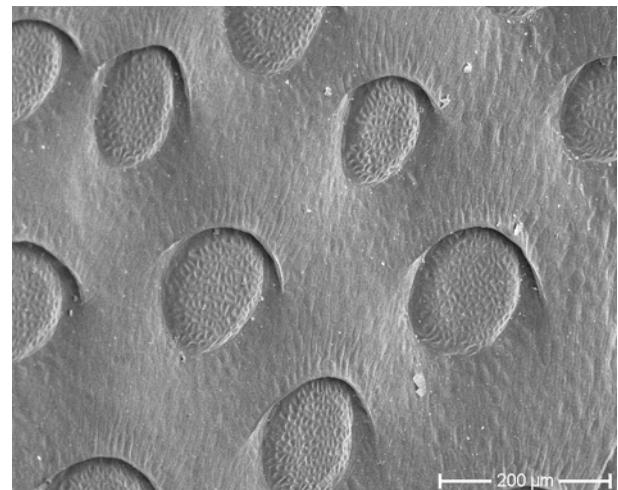


**Abbildung 118:** Auch im näheren Detail sind auf der Epidermis der Übergangszone keine besonderen Strukturen zu sehen. Die weißen Flecken sind Verunreinigungen.

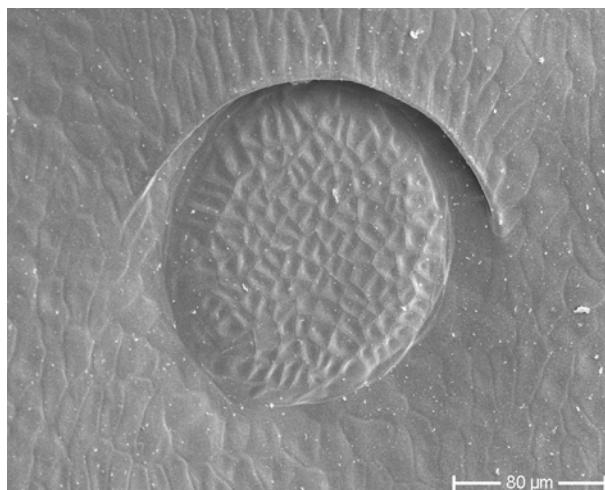
### Zone 4: Verdauungszone



**Abbildung 119:** In der Verdauungszone (Zone 4) befinden sich auf  $1 \text{ mm}^2$  ungefähr 8 bis 10 Verdauungsdrüsen.



**Abbildung 120:** In der Verdauungszone (Zone 4) befinden sich auf  $1 \text{ mm}^2$  Fläche ungefähr 8 bis 10 Verdauungsdrüsen. Die Epidermis wölbt sich schützend über die Drüsen.



**Abbildung 121:** Verdauungsdrüse im Detail.

### 5.2.1.2 Cytochemie

#### 5.2.1.2.1 Stärkenachweis

Der Nachweis von Stärke mittels Lugol'scher Lösung zeigte Stärke lediglich in den Stomata-Schließzellen des Deckels (Abbildung 122, Abbildung 123). In allen anderen Zonen war keine Stärke nachweisbar.



**Abbildung 122:** Deckelinnenseite der *Nepenthes*-Kanne. Nachweis von Stärke in zwei Stomata-Schließzellen (Roter Pfeil). Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



**Abbildung 123:** Deckelinnenseite der *Nepenthes*-Kanne im Detail. Die Stärke in den Stomata-Schließzellen ist gut zu sehen. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$

### 5.2.1.2.2 Proteinoplastennachweis

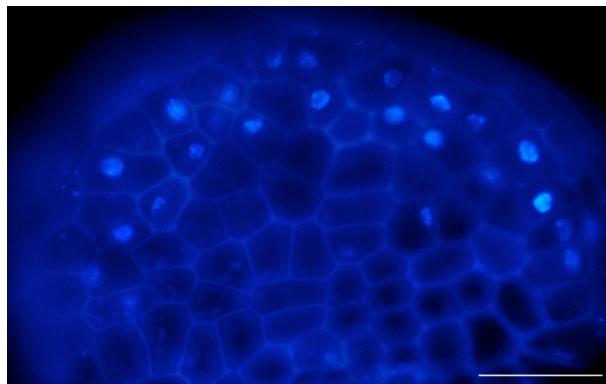
Nach einer Carnoy C-Fixierung mit anschließender Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) konnten weder in den Drüsen, noch in den Epidermiszellen der einzelnen Zonen Proteinoplasten nachgewiesen werden.

### 5.2.1.2.3 Kernfärbung

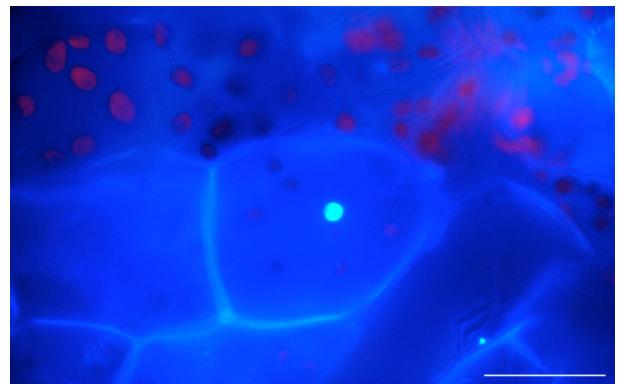
Die Kernfärbung mit dem Fluoreszenzfarbstoff DAPI ergab folgende Resultate:

Am Deckel (Zone 1) konnten viele kleine Kerne sichtbar gemacht werden, so wie auch in der Wachszone (Zone 2). Dort waren die Kerne aufgrund der großen Vakuole abgeflacht.

Die Kerne der Verdauungsdrüsen (Zone 4) dagegen waren im Verhältnis zur Zelle sehr groß. (Abbildung 124). Hier sind die Kerne auch viel unregelmäßiger, nicht so rund wie in den Epidermiszellen zwischen den Verdauungsdrüsen (Abbildung 125).



**Abbildung 124:** Die Kerne in den Verdauungsdrüsen sind im Verhältnis zur gesamten Zelle sehr groß. Markierung  $\sim 40 \mu\text{m}$



**Abbildung 125:** Die Kerne der Epidermiszellen sind im Verhältnis zur gesamten Zelle sehr klein, ihre Form ist kugelrund. Markierung:  $\sim 20 \mu\text{m}$

#### **5.2.1.2.4 Nachweis saurer Kompartimente**

Bei *Nepenthes × ventrata* konnten in den Verdauungsdrüsenzellen der Zone 4 durch Färbung mit Acridinorange sehr große Vakuolen sichtbar gemacht werden. Saure Vesikel sind direkt an den Vakuolen angelagert.

### **5.2.2 *Sarracenia purpurea***

#### **5.2.2.1 Struktur der Fallen**

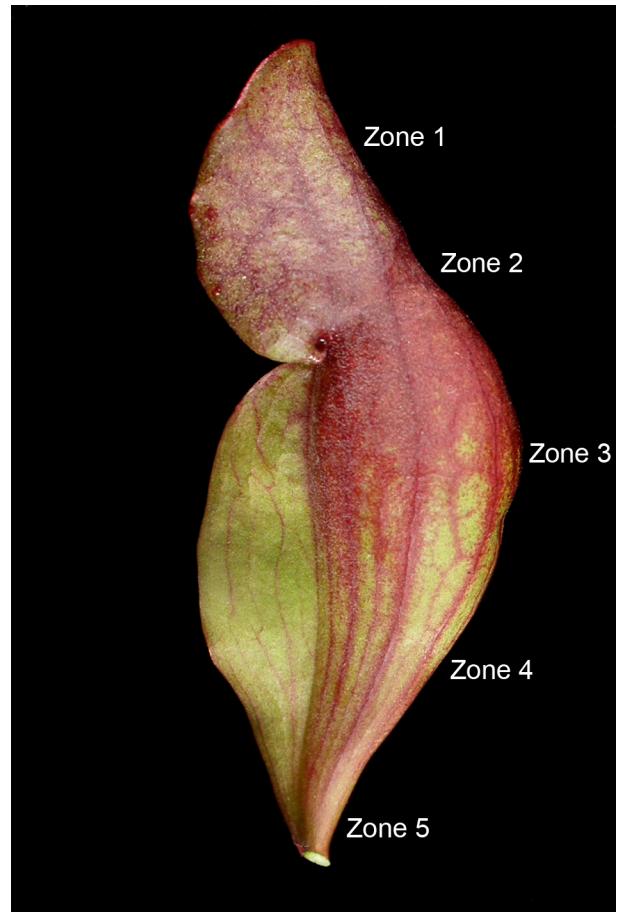
Die Falle von *Sarracenia purpurea* ist im Gegensatz zu anderen *Sarracenia*-Arten kurz, gestaucht und sehr breit (Abbildung 126, Abbildung 127, Abbildung 28). Außen ist sie von unzähligen Nektardrüsen besetzt (Tabelle 4) und durch kurze Haare (Abbildung 129, Abbildung 130, Abbildung 131) fühlt sich ihre Oberfläche rau an.

Das Innere der Falle hat eine deutliche Zonierung (Abbildung 127, für eine schematische Zonierung siehe Abbildung 30), die aufgrund der Struktur sowie Funktionen der Zellen zustande kommt.

- Zone 1: Anlockzone (Deckel)
- Zone 2: Anlockzone (Nektarkragen und Hals)
- Zone 3: Gleit- und Zurückhaltezone
- Zone 4: Aufnahmezone
- Zone 5: Aufnahmezone



**Abbildung 126:** *Sarracenia purpurea*-Falle in Vorderansicht. Die Falle ist sehr gestaucht und breit. Der stark behaarte „Deckel“ bedeckt die große Kannenmündung nicht.



**Abbildung 127:** Zonierung der *Sarracenia purpurea*-Falle in Seitenansicht.

Ein besonderes Charakteristikum der *Sarracenia purpurea*-Falle ist, dass der Deckel (**Zone 1**) die Kannenmündung nicht überdacht, sondern lediglich als Erweiterung der Falle angesehen werden kann. Er stellt eine Anlockzone dar, da hier viele Nektardrüsen (Tabelle 4) zu finden sind. Außerdem ist er mit einigen Millimeter langen, gebogenen Haaren besetzt, die zur Kannenöffnung hin zeigen und so die Insekten auf der Suche nach Nektar in diese Richtung lenken.

Die **Zone 2** (Nektarkragen und Hals) ist sowohl als Anlock- als auch als Gleitzone zu betrachten. Die kurzen Haare (Abbildung 132), die auf der Epidermis sitzen, fördern das Hineingleiten der Insekten in die Kanne. Die Drüsen in dieser Zone (Abbildung 133) sezernieren Nektar, der manchmal durch Tröpfchenbildung sichtbar wird.

In der **Zone 3** finden sich auch unzählige Drüsen (Abbildung 138, Tabelle 4). Die Zellwände der Epidermis sind sehr dickwandig und wellig (Abbildung 134, Abbildung 136, Abbildung 137). Die Zellschicht unter der Epidermis weist viele Interzellularen auf (Abbildung 135).

Wie auch bei den anderen Zonen ist der Übergang zwischen Zone 3 und Zone 4 relativ abrupt (Abbildung 139, Abbildung 140).

In **Zone 4** konnten keine Drüsen beobachtet werden. Das Charakteristikum dieser Zone sind sehr lange, dünne Haare und eine poröse Cuticula (Abbildung 141, Abbildung 142). Die Zellwände der Epidermis sind sehr dick, was als Schutzmechanismus gegen wehrhafte Insekten gesehen werden kann.

Die **Zone 5** ist ein sehr kleiner Bereich unter der Zone 4, wo sich weder Haare noch Drüsen befinden. Auch hier sind die Zellwände der Epidermiszellen sehr dick.

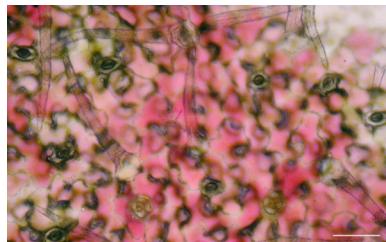


**Abbildung 128:** Zone 5 (rotes Rechteck) einer *Sarracenia purpurea*-Falle im Stereomikroskop ( $\times 0,75$ ). Hier sind weder Drüsen noch Haare zu finden.

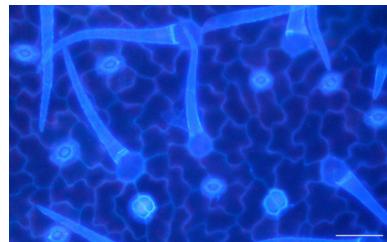
### Hellfeldmikroskop

Da das Innere der *Sarracenia purpurea*-Falle im Stereomikroskop keine besonderen Unterschiede zwischen den Zonen feststellen lässt, sollen im Folgenden nur Bilder aus dem Hellfeldmikroskop abgebildet werden.

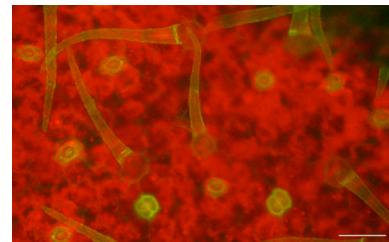
Im Anschluss daran soll in Tabelle 4 eine Gegenüberstellung der verschiedenen Drüsen gegeben werden.



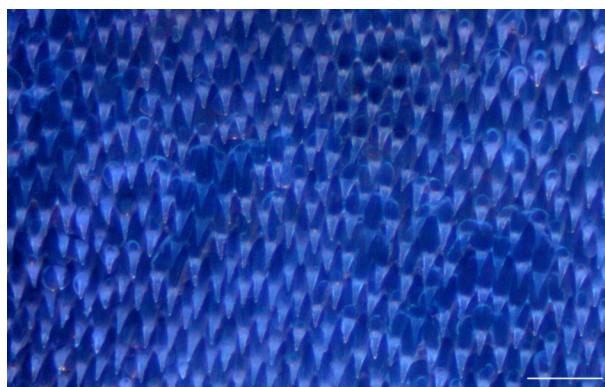
**Abbildung 129:** Außenseite der Kanne im Hellfeld. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



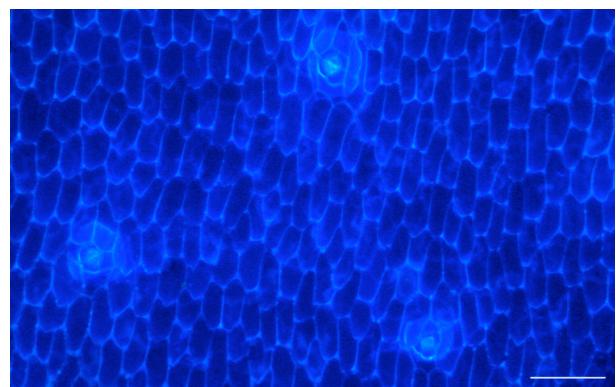
**Abbildung 130:** Außenseite der Kanne bei UV-Anregung. Die Epidermiszellwände, sowie die Haare, Drüsen und Stomata fluoreszieren stark blau. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



**Abbildung 131:** Außenseite der Kanne bei Blau-Anregung. Die Haare, Drüsen und Stomata fluoreszieren grün, die Chloroplasten in den Zellen (Epidermiszellen und darunter liegende Zellschichten) rot. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



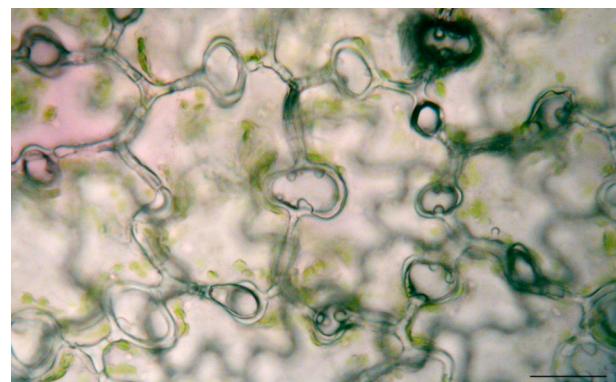
**Abbildung 132:** Haare in Zone 2 bei UV-Anregung. Die Epidermis der Zone 2 ist mit unzähligen kurzen Haaren überdeckt, die das Hineingleiten der Insekten in die Falle fördern. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



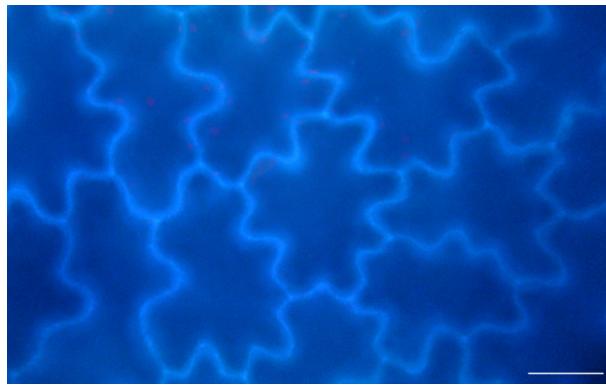
**Abbildung 133:** Epidermiszellen und drei Nektardrüsen in Zone 2 bei UV-Anregung. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



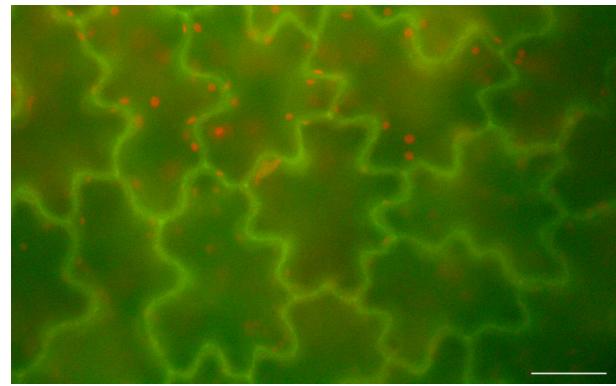
**Abbildung 134:** Epidermiszellen der Zone 3 (Drüsenzone) im Hellfeld. Die Zellwände sind stark verdickt und besitzen zahllose Tüpfel. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



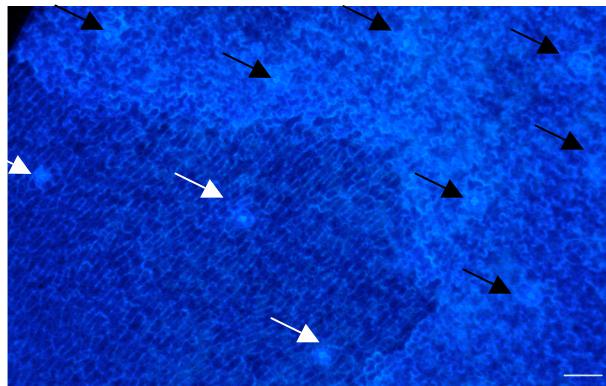
**Abbildung 135:** Zellschicht unter der Epidermis der Zone 3 (Drüsenzone) im Hellfeld. Zwischen den Zellen gibt es eine Menge Interzellularen. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



**Abbildung 136:** Epidermiszellen der Zone 3 (Drüsenzone) bei UV-Anregung. Die Zellwände fluoreszieren blau. Die Chloroplasten fluoreszieren rot. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



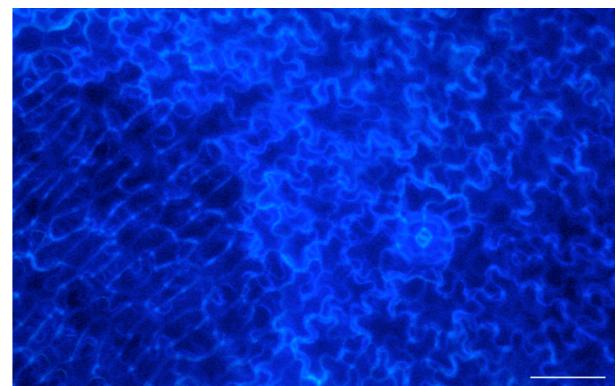
**Abbildung 137:** Epidermiszellen der Zone 3 (Drüsenzone) bei Blau-Anregung. Die Zellwände fluoreszieren grün, die Chloroplasten rot. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



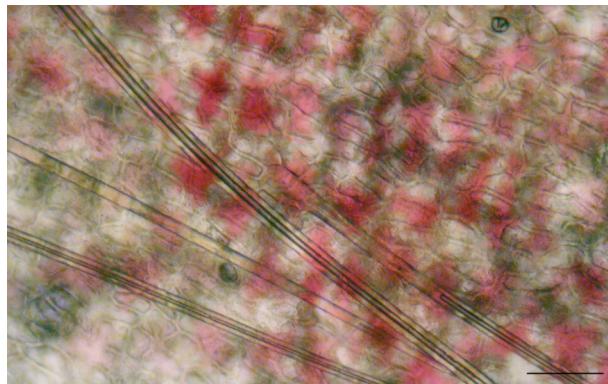
**Abbildung 138:** Übergang von Zone 3 (Drüsenzone) zu Zone 4 (Aufnahmezone). In Zone 3 sind viele Drüsen zu finden (schwarze Pfeile) wogegen in Zone 4 nur am Übergang Drüsen zu sehen sind (weiße Pfeile). Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



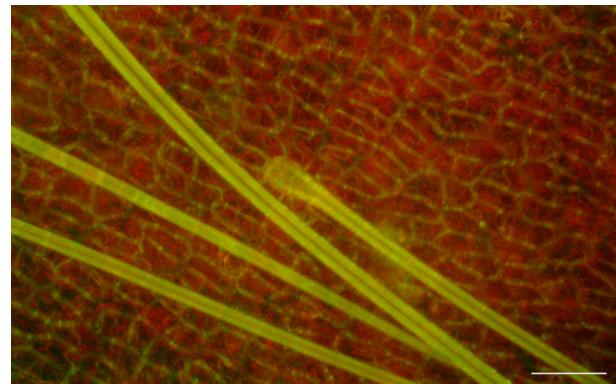
**Abbildung 139:** Übergang von Zone 3 (Drüsenzone) zu Zone 4 (Aufnahmezone) in stärkerer Vergrößerung, Hellfeld. Die Zellen von Zone 3 muten wie Puzzleteile an, die Zellen von Zone 4 sind mehr oder weniger rechteckig. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



**Abbildung 140:** Übergang von Zone 3 (Drüsenzone) zu Zone 4 (Aufnahmezone) in stärkerer Vergrößerung, UV-Anregung. Die Zellen von Zone 3 muten wie Puzzleteile an, die Zellen von Zone 4 sind mehr oder weniger rechteckig. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



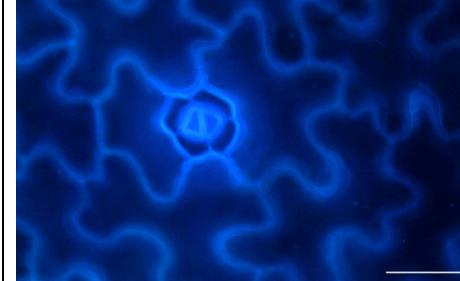
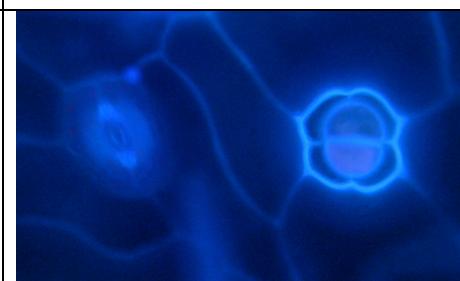
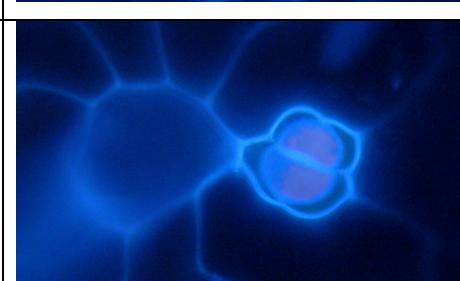
**Abbildung 141:** Zone 4 (Aufnahmezone) im Hellfeld. Die Epidermiszellen haben eine stark verdickte, poröse Zellwand. In dieser Zone finden sich sehr lange Haare. Das Protoplasma der Haare ist abgestorben. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$



**Abbildung 142:** Zone 4 (Aufnahmezone) bei Blau-Anregung. Die Epidermiszellen sowie die Haare fluoreszieren grün, die Chloroplasten rot. Markierung  $\sim 90 \mu\text{m}$

**Tabelle 4:** Gegenüberstellung der Drüsen von *Sarracenia purpurea*. Die Markierung ist in jedem Bild  $\sim 40 \mu\text{m}$  lang.

Zone	Hellfeld	UV-Anregung
Zone 1 (Deckel außen)		
Zone 1 (Deckel innen)		
Zone 2 (Nektarkragen und Hals)	Ein Hellfeldbild der Drüsen ist aufgrund der dicht stehenden Haare sehr unscharf.	

Zone 3 (Drüsenzone)		
Flügelleiste		
Kanne außen		

### 5.2.2.2 Cytochemie

#### 5.2.2.2.1 Stärkenachweis

Amyloplasten konnten durch Färbung mit Lugol'scher Lösung in allen Zonen der *Sarracenia purpurea*-Falle nachgewiesen werden.

In der Zone 1 (Deckel innen und Deckel außen) konnte Stärke einerseits in den Schließzellen der Spaltöffnungen nachgewiesen werden und andererseits auch in der Epidermis sowie vor allem in großer Menge in der 1. Zellschicht unter der Epidermis.

In der Zone 2 (Hals) war Stärke in der 1. Zellschicht unter der Epidermis. Die Amyloplasten befanden sich meist in der Nähe des Zellkernes.

Die Zone 3 beherbergte in der Epidermis keine Amyloplasten. In der 1. Zellschicht darunter konnten wenige, das heißt, in manchen Zellen höchstens zwei Amyloplasten festgestellt werden. Dafür enthielten die Zellen der 2. Zellschicht unter der Epidermis reichlich Stärke.

Die meiste Stärke konnte in der Zone 4, der so genannten Aufnahmezone festgestellt werden. Hier gab es im Vergleich zu den Zellen in den anderen Zonen viel größere Amyloplasten

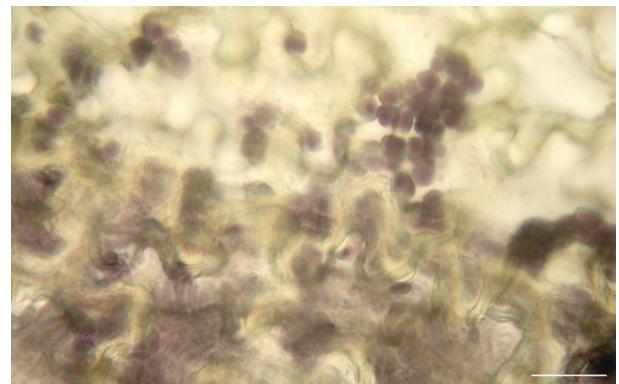
(Abbildung 144) wiederum in der 2. Zellschicht unter der Epidermis, die sogar durch die Epidermis durchleuchteten (Abbildung 143).

Auch in der Zone 5 waren dieselben „Riesen-Amyloplasten“ wie in Zone 4, auch in der 2. Zellschicht unter der Epidermis zu sehen.

In den Drüsen der verschiedenen Zonen konnte keine Stärke nachgewiesen werden.



**Abbildung 143:** Epidermiszellen der Zone 4 im Hellfeld in Lugol'scher Lösung nach Carnoy C-Fixierung. Die Amyloplasten aus der Zellschicht unter der Epidermis leuchten violett durch. Durch die Carnoy C-Fixierung sind die Kerne der Epidermiszellen sichtbar gemacht worden. In der Epidermis selbst fehlen Amyloplasten. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



**Abbildung 144:** In der 2. Zellschicht unter der Epidermis sind nach Carnoy C-Fixierung in Lugol'scher Lösung die „Riesen-Amyloplasten“ violett gefärbt. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

### 5.2.2.2 Proteinoplastennachweis

Bei *Sarracenia purpurea* konnten mittels Carnoy C-Fixierung und anschließender Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) Proteinoplasten in allen Zonen festgestellt werden. Die Zone 3 enthielt verhältnismäßig mehr Proteinoplasten als die Zonen 1 und 2. Die Zellen von Zone 4 waren vollkommen braun gefärbt.

### 5.2.2.3 Kernfärbung

Mittels DAPI-Färbung bzw. Carnoy C-Fixierung konnten die Kerne der Zellen aus den verschiedenen Zonen sichtbar gemacht werden.

In der Zone 1 wie auch in der Zone 2 waren relativ kleine Zellkerne, die sich meist in der Peripherie befanden.

Die Kerne in den Zellen der Zone 3 dagegen waren vierfach so groß (Abbildung 145).

Einen noch größeren Zellkern, vor allem verglichen mit der Gesamtzellgröße, besaßen jedoch die Zellen in den Zonen 4 und 5 (Abbildung 146).



Abbildung 145: Kerne der Zone 3 nach Carnoy C-Fixierung, Hellfeld. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

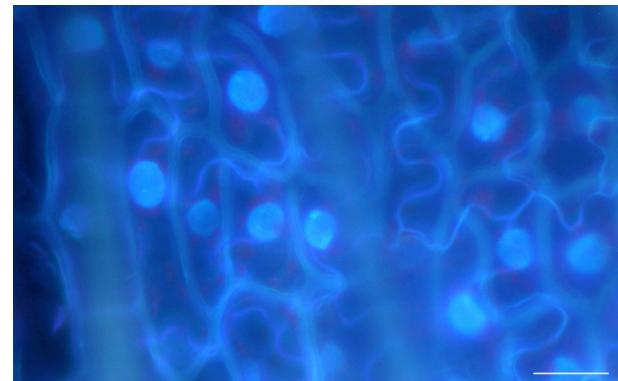


Abbildung 146: Kerne der Zone 4 nach DAPI-Färbung bei UV-Anregung. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

## 5.2.3 *Sarracenia flava*

### 5.2.3.1 Struktur der Fallen

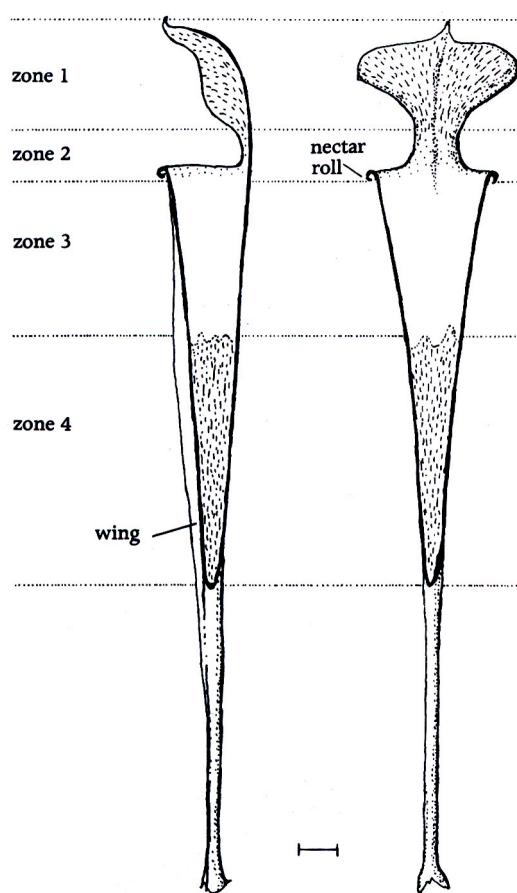


Abbildung 147: Schematische Gliederung einer *Sarracenia flava*-Falle. Aus Slack, 2000.

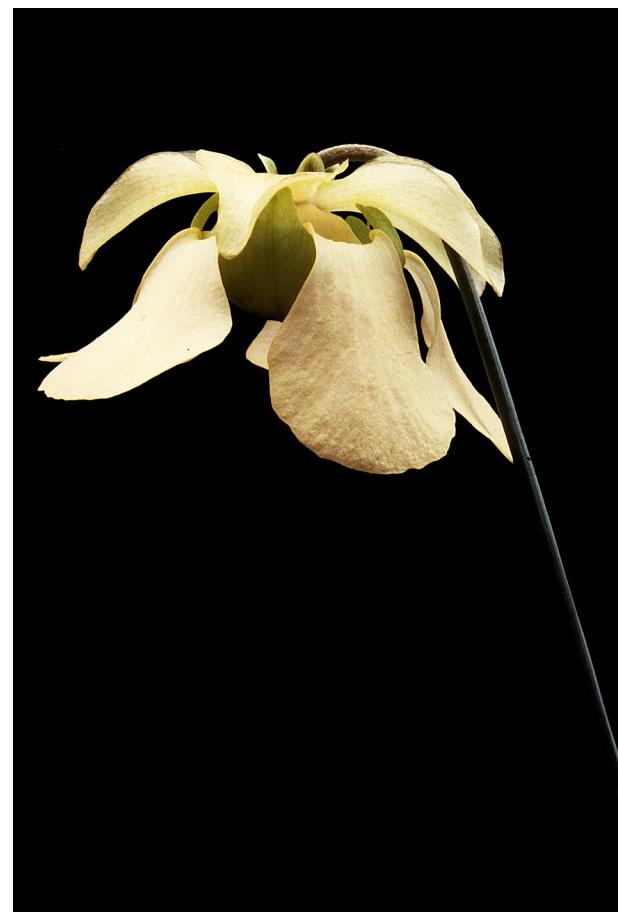


Abbildung 148: Blüte von *Sarracenia flava*.

Obwohl eine *Sarracenia flava*-Falle vom Äußeren her sehr unterschiedlich zu einer *Sarracenia purpurea*-Falle zu sein scheint, sind sowohl ihre innere Struktur als auch die Zellen- und

Drüsentypen dieselben. Deshalb soll in diesem Kapitel lediglich auf den Habitus von *Sarracenia flava* eingegangen werden. Für nähere mikroskopische Abbildungen von Zellen und Drüsen siehe Kapitel 5.2.2.1.

Die *Sarracenia flava*-Falle ist ein lang gezogener Schlauch, dessen Deckel im Gegensatz zu *Sarracenia purpurea* die Kannenmündung bedeckt. Dies ist der einzige gravierende Unterschied, den es zwischen diesen beiden Arten gibt.

Die Zonierung in *Sarracenia flava* deckt sich mit der von *Sarracenia purpurea*, obwohl natürlich aufgrund der viel größeren Kannenlänge von *Sarracenia flava* die Zonen auch länger gezogen sind. Die Strukturen, zum Beispiel Haare, Epidermiszellen und Drüsen, sind jedoch dieselben.

### 5.2.3.2 Cytochemie

#### 5.2.3.2.1 Stärkenachweis

Der Stärkenachweis mittels Lugol'scher Lösung ergab Amyloplasten sowohl in den Stomata-Schließzellen des Deckels (innen und außen) als auch in den Stomata-Schließzellen der Fallenaußewand und hier auch in der Zellschicht unter der Epidermis.

In den restlichen Zonen konnte, wie bei *Sarracenia purpurea*, reichlich Stärke nachgewiesen werden.

#### 5.2.3.2.2 Proteinoplastennachweis

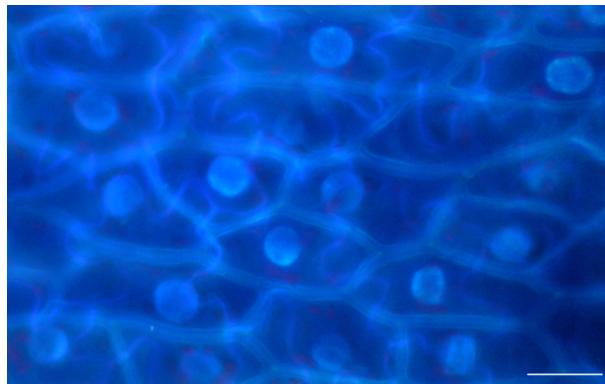
Bei *Sarracenia flava* konnten mittels Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) in keiner Zone Proteinoplasten nachgewiesen werden.

Die Zellen von *Sarracenia flava* enthalten also generell weniger Speicherstoffe.

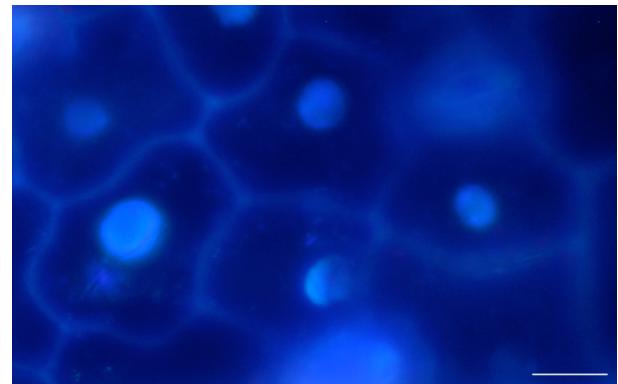
#### 5.2.3.2.3 Kernfärbung

Die Kernfärbung mittels DAPI führte zu denselben Resultaten wie bei *Sarracenia purpurea*. Die Kerne am Deckel sind im Gegensatz zu den Kernen aus den anderen Zonen um ein Vielfaches kleiner. Die Kerne der Zone 4 und 5 sind die größten, auch im Verhältnis zur Größe der Zelle (Abbildung 149).

Die Kerne der Zellen der Außenwand sind auch so groß wie die der Zone 4 und 5 (Abbildung 150), jedoch ist das Verhältnis zur Gesamtzelle anders, diese Zellen sind größer.



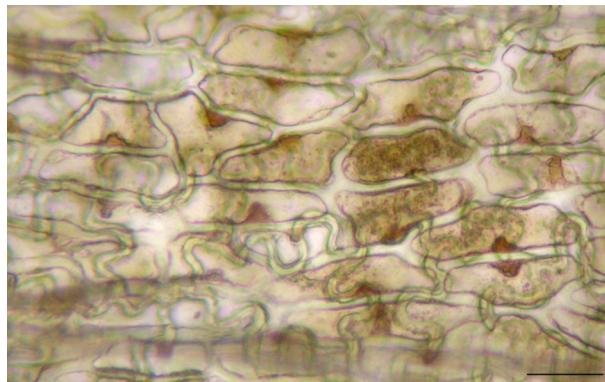
**Abbildung 149:** Kerne der Zone 4 bei UV-Anregung  
Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



**Abbildung 150:** Die Kerne der Zellen von der  
Außenseite der Kanne bei UV-Anregung. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

#### 5.2.3.2.4 Gerbstoffnachweis

Gerbstoffe konnten mittels 10 %  $\text{Fe}(\text{NO}_3)_3$  nach vorheriger Carnoy C-Fixierung nur in den Epidermiszellen der Zone 4 nachgewiesen werden (Abbildung 151).



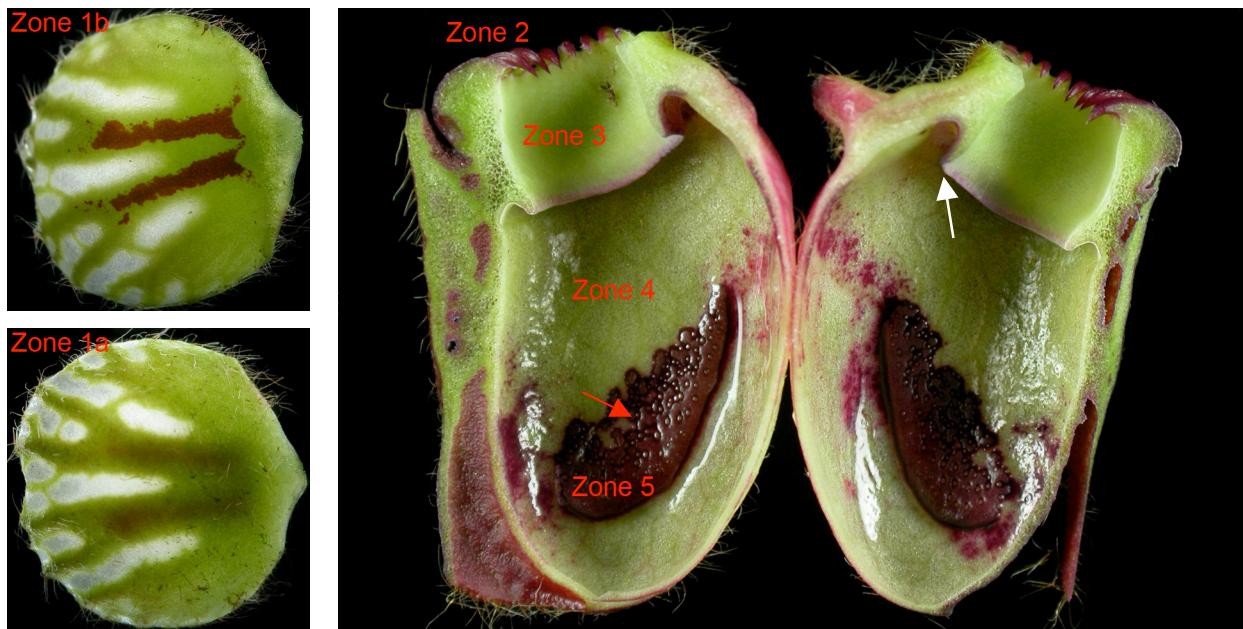
**Abbildung 151:** Positiver Nachweis von Gerbstoffen in  
der Zone 4 mittels  $\text{Fe}(\text{NO}_3)_3$ -Färbung, Hellfeld.  
Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

### 5.2.4 *Cephalotus follicularis*

#### 5.2.4.1 Struktur der Fallen

Aufgrund der Struktur und Funktion der verschiedenen Zellen kann eine *Cephalotus*-Falle folgendermaßen eingeteilt werden (Abbildung 152, für eine schematische Übersicht siehe Abbildung 39):

- Zone 1: Anlockzone (Deckel)
- Zone 2: Anlockzone (Peristom)
- Zone 3: Gleitzone (Kragen)
- Zone 4: Drüsenzone
- Zone 5: Verdauungszone (“gland patch“)



**Abbildung 152:** *Cephalotus*-Falle im Querschnitt:

Zone 1: Deckeloberseite (a), Deckelunterseite (b). Die weißen Bereiche sollen den Insekten Fenster vertäuschen.

Zone 2: Peristom

Zone 3: Kragen

Zone 4: Glatte Drüsenzone

Zone 5: Die nierenförmige Verdauungszone (“gland patch“) mit Verdauungsdrüsen (siehe Pfeil) ist dunkelrot gefärbt.

Die Fallen von *Cephalotus* sind zwischen 3 und 5 cm lang. Die Mündung der Falle ist im Gegensatz zu den anderen Kesselfallenpflanzen oval. Deshalb wurde die Falle von Lloyd (1942) als „slipper with the heel turned over to form a lid“, also als einen Pantoffel mit dem Absatz zu einem Deckel umgebogen, beschrieben.

Die **Zone 1** wird lediglich vom Deckel gebildet, der im Gegensatz zu den anderen Kesselfallenpflanzen sehr groß ist und das Kanneninnere sehr effizient schützt, da er nur wenige Millimeter von der Kannenmündung absteht (Abbildung 155). Das Besondere am Deckel sind die weißen Bereiche, die den Insekten Fluchtmöglichkeiten vortäuschen (Abbildung 153, Abbildung 154). In den roten Bereichen sind die Vakuolen der Epidermiszellen durch Anthocyane gefärbt (Abbildung 159).

## Ergebnisse

Die Außenseite des Deckels ist mit vielen langen Haaren versehen (Abbildung 155). Hier sind auch viele Spaltöffnungen zu finden, die an der Innenseite des Deckels fehlen.

Nektardrüsen finden sich sowohl auf der Außen- als auch Innenseite des Deckels.

Sehr auffällig auf der Deckelinnenseite ist der Bereich mit den rot gefärbten Zellen. Hier befinden sich besonders viele Drüsen, die schon im Stereomikroskop sichtbar werden (Abbildung 154). Auch in den grünen und weißen Bereichen des Deckels finden sich Nektardrüsen, jedoch in nicht so reichlicher Zahl (Abbildung 159, Abbildung 160, Abbildung 161).

Die gesamte Deckelinnenseite ist mit dachziegelartigen Haaren überzogen (Abbildung 161).

Die Kannenmündung ist von einem stark gerippten Rand, dem Peristom (**Zone 2**) umgeben (Abbildung 155, Abbildung 156). Die Rippen sind viel stärker und größer ausgebildet als bei *Nepenthes* – sie muten wie große Zähne oder Klauen an. Die treppenartige Feinstruktur von *Nepenthes* fehlt hier. Wie bei *Nepenthes* ist auch der Kannenrand von *Cephalotus* mit Nektardrüsen besetzt.

In der Falle schließt sich an den Kannenrand eine Gleitzone (**Zone 3**), der so genannte Kragen, an (Weißer Pfeil in Abbildung 152). Seine Oberfläche ist mit vielen sehr feinen, kurzen, ins Kanneninnere zeigenden Haaren bedeckt (Abbildung 163, Abbildung 164).

Das Kanneninnere wird zum Großteil von der **Zone 4** gebildet. Hier befinden sich auf einer sehr glatten Epidermis zur Zone 5 hin immer mehr Drüsen, die vom Aussehen her eine Zwischenstellung zwischen den großen Drüsen in Zone 5 und den kleinen Drüsen in den anderen Zonen darstellen. Für eine Gegenüberstellung siehe Tabelle 5.

Die **Zone 5** ist die eigentliche Verdauungszone. Sie wird in der Literatur häufig als “gland patch“ bezeichnet, da sich hier auf engstem Raum Unmengen an Drüsen befinden. Die Epidermis ist in dieser Zone durch anthocyanhaltige Vakuolen intensiv rot gefärbt (Abbildung 165, Abbildung 167).

Einerseits sind dies die großen Verdauungsdrüsen, die auch mit freiem Auge als weiße Punkte in purpurrotem Hintergrund erkennbar sind (Roter Pfeil in Abbildung 152). Im Stereomikroskop sind sie als dicke weiße Erhebungen erkennbar (Abbildung 157). Die Drüsen sind ähnlich wie bei *Nepenthes* in die Epidermis eingesenkt. Die Zellwände sind in der Art eines Armpalisadenparenchyms extrem unregelmäßig verdickt und ragen sogar stellenweise weit ins

Zellinnere (Abbildung 158). Im Protoplasma sind zahlreiche runde Vesikel zu erfassen, die sich stets in lebhafter Bewegung befinden.

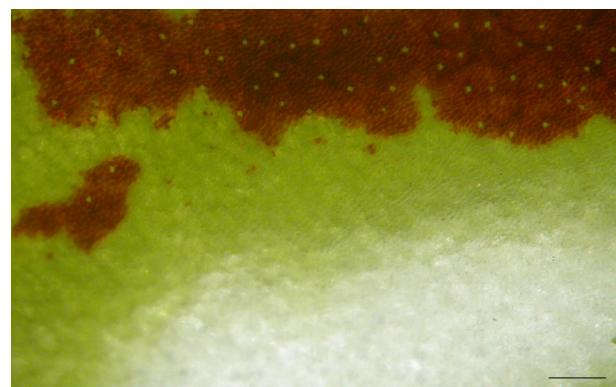
Die zweite Drüsensart wird erst im Stereomikroskop sichtbar (Abbildung 157). Im Hellfeldmikroskop sehen diese Drüsen auf den ersten Blick aus wie große Spaltöffnungen (Abbildung 165, Abbildung 166, Abbildung 167), jedoch sind in den Zellen keine Chloroplasten vorhanden. Die Literatur bestätigt die Annahme, dass es sich um Drüsen handelt (Juniper *et al.*, 1989).

### Stereomikroskop

Im Stereomikroskop sind bereits einige Zellstrukturen der *Cephalotus*-Falle sehr gut erkennbar.



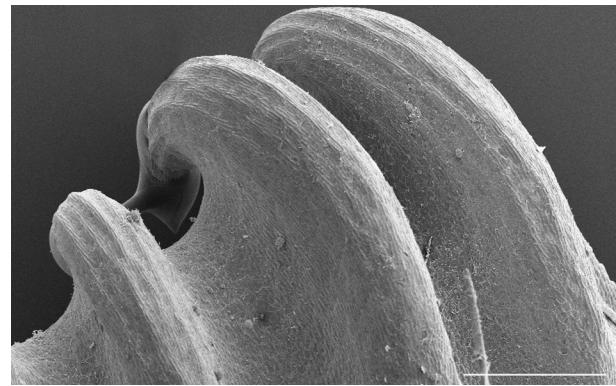
**Abbildung 153:** Aussicht eines gefangenen Inseks von unten auf die Kannenöffnung blickend. Die weißen Bereiche am Deckel täuschen offene Stellen vor. Die klauenartigen Zähne des Kannenrandes zeigen bedrohlich in das Kanneninnere.



**Abbildung 154:** Innenseite des Deckels einer *Cephalotus*-Kanne. Im roten Bereich befinden sich viele Drüsen, die im grünen Bereich weniger werden und im weißen Bereich („Fenster“) nur mehr vereinzelt vorkommen. Markierung  $\sim 500 \mu\text{m}$



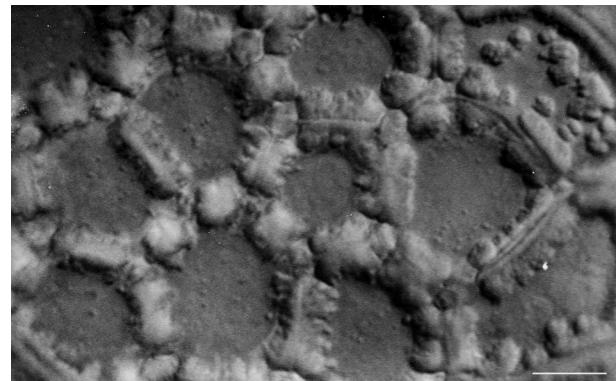
**Abbildung 155:** Seitenansicht einer *Cephalotus*-Kanne. Der Deckel hebt sich nur wenige mm vom stark gerippten Peristom ab.



**Abbildung 156:** Peristom im Rasterelektronenmikroskop. Markierung  $\sim 500 \mu\text{m}$



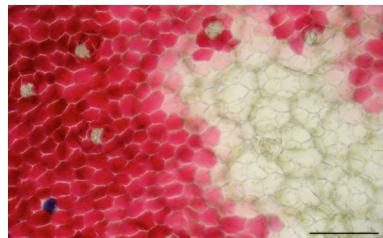
**Abbildung 157:** Verdauungszone „gland patch“ im Stereomikroskop. Die großen multizellulären Verdauungsdrüsen sind von vielen kleineren Drüsen umgeben (weiße Punkte im hellroten Bereich).



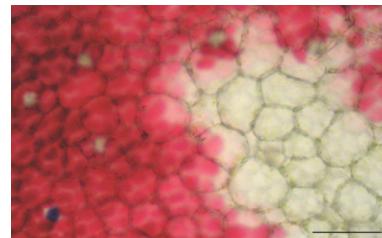
**Abbildung 158:** Zellen der Verdauungsdrüsen. Auffällig sind die stark verdickten Zellwände. Markierung  $\sim 10 \mu\text{m}$

### Hellfeldmikroskop

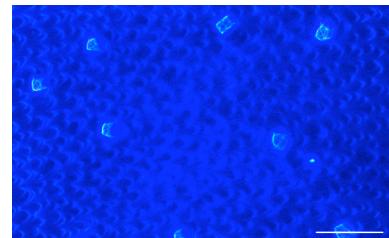
Im Folgenden sollen einige besondere Strukturen der verschiedenen Zonen im Hellfeldmikroskop dargestellt werden. Danach soll eine Auflistung der Drüsen von *Cephalotus* einen Überblick über deren unterschiedliches Aussehen geben.



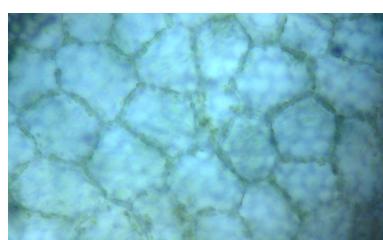
**Abbildung 159:** Zone 1, Deckelinnenseite: Im roten Bereich sind Drüsen zu sehen, der weiße Bereich ist Teil eines „Fensters“. Markierung  $\sim 440 \mu\text{m}$



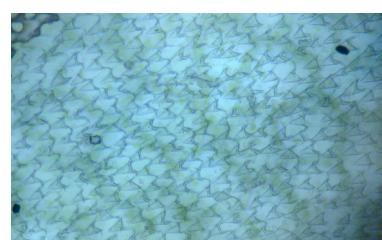
**Abbildung 160:** Zone 1, Deckelinnenseite. Auf diesem Photo wurde in die 2. Zellschicht fokussiert. Im weißen Bereich werden sehr große Zellen sichtbar.



**Abbildung 161:** Zone 1, Deckelinnenseite: Bei UV-Anregung sind lediglich die Drüsen sowie die Haare, die auf der Epidermis sitzen, sichtbar.



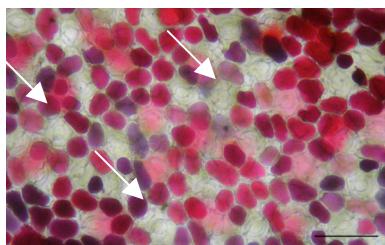
**Abbildung 162:** Zone 3, Kragen: Die Epidermiszellen sind im Vergleich zu den Epidermiszellen in anderen Zonen riesig. Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$



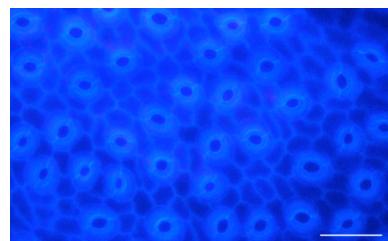
**Abbildung 163:** Zone 3, Kragen: Fokussierung in die darüberliegende Ebene. Die dichten ziegelartigen Haare werden sichtbar. Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$



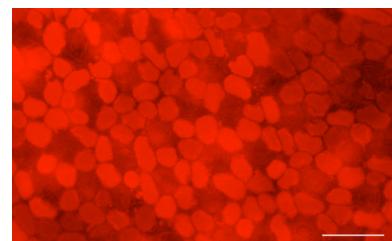
**Abbildung 164:** Zone 3, Kragen: Bei UV-Anregung fluoreszieren lediglich die dachziegelartigen Haare. Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$



**Abbildung 165:** Zone 5, “gland patch“: Stomata-ähnliche Drüsen im Hellfeld (Weiße Pfeile). Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$

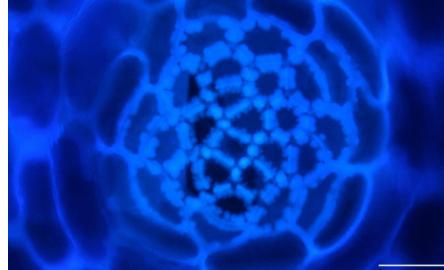
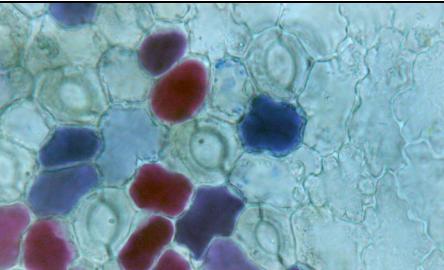
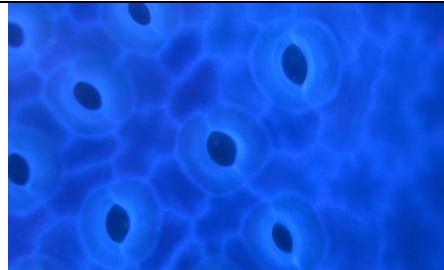
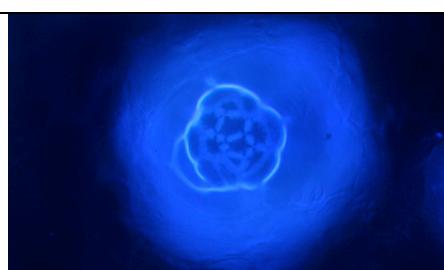


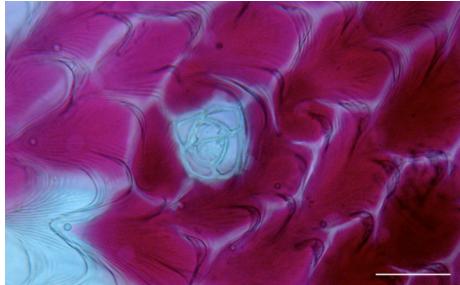
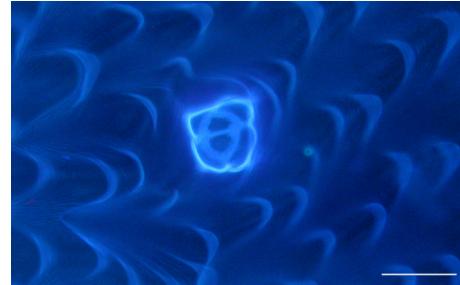
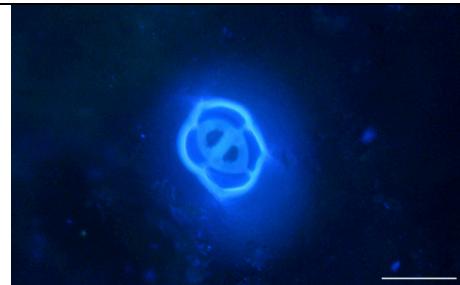
**Abbildung 166:** Zone 5, “gland patch“: Stomata-ähnliche Drüsen bei UV-Anregung. Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$



**Abbildung 167:** Zone 5, “gland patch“: Stomata-ähnliche Drüsen bei Grün-Anregung. Die Drüsen fluoreszieren nicht so stark, dafür aber die Vakuolen in den Nachbarzellen, die im Hellfeld rosa bis violett gefärbt sind. Markierung  $\sim 75 \mu\text{m}$

**Tabelle 5:** Gegenüberstellung der Drüsen von *Cephalotus follicularis*. Die Markierung ist in jedem Bild  $\sim 40 \mu\text{m}$  lang.

Zone	Hellfeld	UV-Anregung
Zone 5 “gland patch“		
Zone 5 “gland patch“		
Zone 4		

Zone 1 (Deckel innen)		
Zone 1 (Deckel außen)		
Kanne außen		

## 5.2.4.2 Cytochemie

### 5.2.4.2.1 Stärkenachweis

In Zone 1 (Deckel) wurde nur auf der Außenseite Stärke gefunden. Hier waren Amyloplasten in den Schließzellen der Stomata zu sehen.

In den Zellen des Kragens (Zone 3) konnte keine Stärke nachgewiesen werden.

Die Zone 4 (Drüsenzone) beherbergte kleine Amyloplasten in der Zellschicht unter der Epidermis. Zum Kannenrand hin, wo weniger Drüsen sind, war keine Stärke nachzuweisen.

Die meiste Stärke konnte in der Zone 5, der Verdauungszone, untersucht werden. Hier waren Stärkekörper zahlreich in der Epidermis lokalisiert. In den Verdauungsdrüsenzellen konnten nur vereinzelt Stärkkörper beobachtet werden.

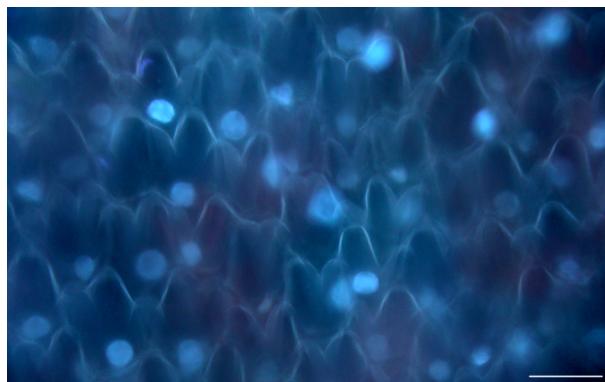
### 5.2.4.2.2 Proteinoplastennachweis

In keiner Zone von *Cephalotus follicularis* konnten nach einer Carnoy C-Fixierung mit anschließender Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) Proteinoplasten nachgewiesen werden.

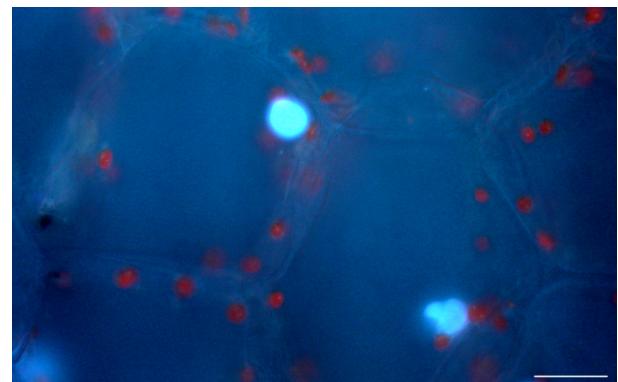
### 5.2.4.2.3 Kernfärbung

Die Kernfärbung mittels DAPI erwies sich bei *Cephalotus follicularis* als nicht leicht, da der Großteil der Zellen eine ausgeprägte Zellwand besitzt. So konnten, zum Beispiel, in den Verdauungsdrüsenzellen (Zone 5), die eine stark verdickte Zellwand besitzen (Tabelle 5), auch nach sehr langer Einwirkzeit keine Kerne gesehen werden.

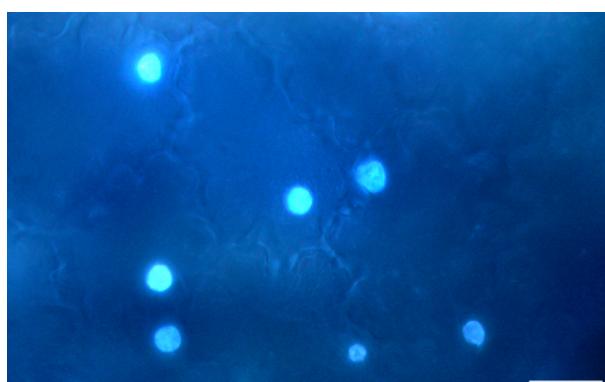
In allen anderen Zellen der verschiedenen Zonen wiesen die Kerne eine mittlere Größe auf und befanden sich immer in der Peripherie der Zellen (Abbildung 170). Lediglich die Kerne der Epidermis in Zone 3 sind im Verhältnis zur Zelle viel größer (Abbildung 168, Abbildung 169).



**Abbildung 168:** Zone 3 (Kragen): In den Epidermiszellen sind die Kerne im Verhältnis zur gesamten Zelle sehr groß. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



**Abbildung 169:** Zone 3 (Kragen). In der Zellschicht unter der Epidermis sind die Kerne genauso groß wie in der Epidermis, jedoch sind sie hier verhältnismäßig zur Zelle viel kleiner. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$



**Abbildung 170:** Zone 4 (Drüsenzone). In der Epidermis der Drüsenzone sind die Kerne genauso groß wie in den anderen Zellen. Markierung  $\sim 30 \mu\text{m}$

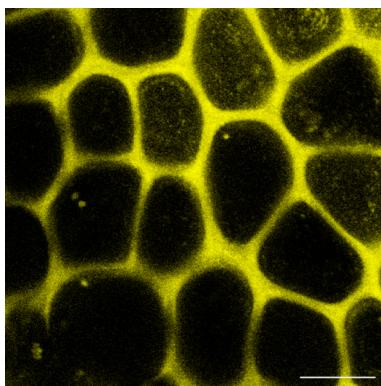
## 5.3 Aufnahmeversuche

### 5.3.1 *Nepenthes × ventrata*

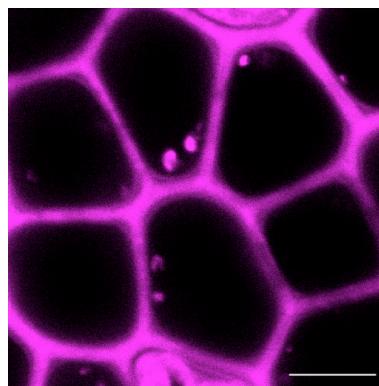
Bei *Nepenthes × ventrata* konnte nach 6<sup>h</sup> eine Aufnahme von FITC-BSA in die Drüsenzellen in der Zone 4 beobachtet werden (Abbildung 171).

Auch FM-4 wurde, wenn es gemeinsam mit 0,1% Pepton angeboten wurde, nach 4<sup>h</sup> in die Drüsenzellen mittels Endozytose aufgenommen (Abbildung 172).

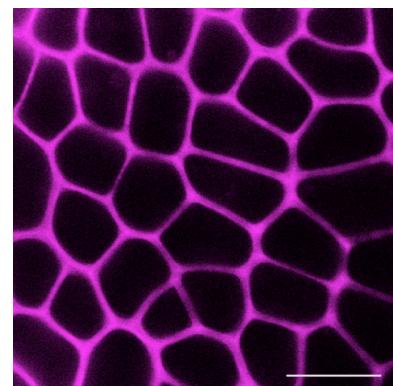
Bei den FM-4-Kontrollen ohne Pepton färbte sich lediglich die Zellwand (Abbildung 173).



**Abbildung 171:** Aufnahme von FITC-BSA in die Drüsenzellen von *Nepenthes* in Zone 4. Markierung  $\sim 12 \mu\text{m}$



**Abbildung 172:** Aufnahme von FM-4 + Pepton in die Drüsenzellen von *Nepenthes* in Zone 4. Markierung  $\sim 8 \mu\text{m}$



**Abbildung 173:** FM-4-Kontrollen (ohne Pepton): Bei den Drüsenzellen von *Nepenthes* fluoresziert lediglich die Zellwand. Markierung  $\sim 15 \mu\text{m}$

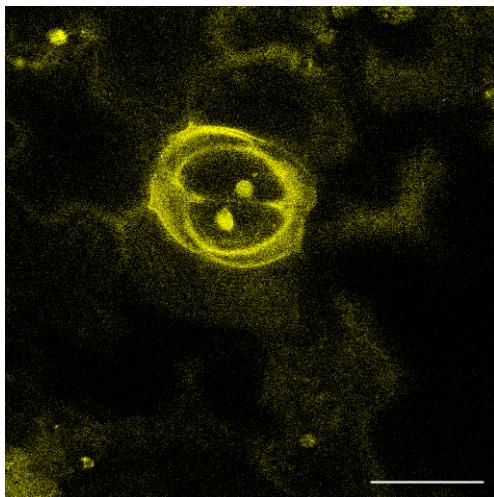
### 5.3.2 *Sarracenia purpurea*

Eine Beobachtung von fluoreszierenden Endozytosevesikeln in *Sarracenia purpurea* erwies sich als unmöglich, da viele Vesikel bei Anregung von selbst fluoreszieren. Vor allem in den Epidermiszellen in Zone 4 (laut Literatur Aufnahmezone) gibt es eine starke Autofluoreszenz von so vielen Vesikeln, so dass eine Unterscheidung zwischen aufgenommenen und schon vorher da gewesenen Vesikeln unmöglich ist.

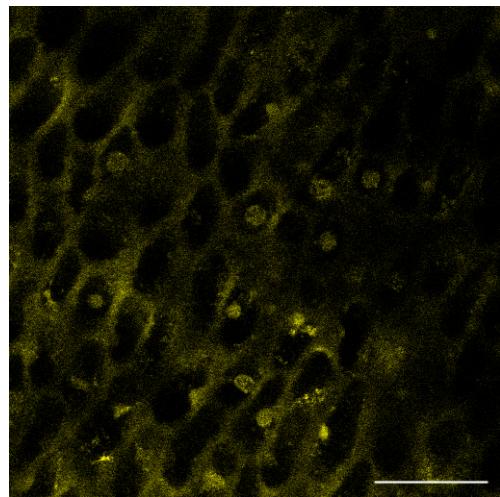
### 5.3.3 *Sarracenia flava*

In *Sarracenia flava* zeigte sich dasselbe Bild wie in *Sarracenia purpurea* – sowohl die Drüsenzellen (Abbildung 174), als auch die Epidermiszellen in Zone 4 (laut Literatur Aufnahmezone)

(Abbildung 175) besitzen eine Menge autofluoreszierender Vesikel, die von aufgenommenen Endocytosevesikeln nicht unterscheidbar wären.



**Abbildung 174:** Drüse in Zone 3 ohne Fluoreszenzfarbstoffzugabe bei einer Anregung von 488 nm (FITC-Anregung). Markierung  $\sim$  50  $\mu$ m



**Abbildung 175:** Epidermiszellen der Zone 4 ohne Fluoreszenzfarbstoffzugabe bei einer Anregung von 488 nm (FITC-Anregung). Markierung  $\sim$  50  $\mu$ m

### 5.3.4 *Cephalotus follicularis*

Bei *Cephalotus follicularis* konnte trotz vielfacher Variation der Versuchsbedingungen keine Proteinaufnahme durch Endocytose nachgewiesen werden. Es wurde sowohl 0,1%, 0,2% als auch 10% FITC-BSA angeboten, aber in keinem Fall konnten Vesikel festgestellt werden. Ebenso wurde die Zeit, in der die Schnitte in die Fluoreszenzfarbstoffe gelegt wurden, auf 24<sup>h</sup> bzw. 36<sup>h</sup> verlängert, aber leider ohne positives Ergebnis.

## 5.4 Mikrobiologische Untersuchungen

### 5.4.1 Algen und Protozoen

Die mikroskopische Untersuchung der Kannenflüssigkeiten der einzelnen Testpflanzen<sup>5</sup> ergab folgende Zusammensetzung hinsichtlich Prokaryoten, Pilzen, Algen und Protozoen:

<sup>5</sup> Da die *Sarracenia flava*-Pflanzen aus dem Glashaus keine Kannenflüssigkeit besaßen, konnte diese nicht mikroskopisch untersucht werden.

**Tabelle 6:** Zusammenstellung der Organismen, die in der Fallenflüssigkeit von *Nepenthes × ventrata*, *Sarracenia purpurea* und *Cephalotus follicularis* vorkommen.

	<i>Nepenthes × ventrata</i>	<i>Sarracenia purpurea</i>	<i>Ceph. follicularis</i>
<b>Prokaryota</b>	Bakterien (Abbildung 176) Spirillen	Bakterien —	Bakterien —
<b>Pilze</b>	Hefe (Abbildung 177) Filamentöse Pilze (Abbildung 176) —	Hefe Filamentöse Pilze (selten) Pilzsporen	Filamentöse Pilze —
<b>Algen</b>	—	—	<i>Ankistrodesmus sp.</i> (Abbildung 180) <i>Chlorella sp.</i>
<b>Protozoen</b>	—	<b>Ciliaten</b> (Abbildung 178) <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ <i>Vorticella sp.</i></li> <li>▪ <i>Euplates sp.</i></li> <li>▪ <i>Litonotus sp.</i></li> <li>▪ <i>Bryophyllum sp.</i></li> <li>▪ <i>Plagiopyla sp.</i></li> <li>▪ <i>Styloynchia sp.</i></li> <li>▪ <i>Frontonia sp.</i></li> <li>▪ <i>Glaucoma sp.</i></li> <li>▪ <i>Saprophilus sp.</i></li> <li>▪ <i>Heliazoa sp.</i></li> <li>▪ <i>Halteria sp.</i></li> <li>▪ <i>Pleuronema sp.</i></li> </ul> <b>Flagellaten</b> <ul style="list-style-type: none"> <li>▪ <i>Bodo sp.</i></li> <li>▪ <i>Peranema sp.</i></li> <li>▪ <i>Cercomonas sp.</i></li> <li>▪ <i>Oikomonas sp.</i></li> <li>▪ <i>Phylloimitus undulans</i></li> </ul> <b>Amöben</b>	Flagellaten (selten)

		<ul style="list-style-type: none"> <li>■ <i>Mayorella sp.</i> (Abbildung 179)</li> <li>■ <i>Astramoeba sp.</i></li> <li>■ <i>Pelomyxa sp.</i></li> <li>■ <i>Dactylosphaerium sp.</i></li> <li>■ <i>Metachaos sp.</i></li> </ul>	
<b>Mehrzellige Organismen</b>		Acaria Rotatoria	Acaria Moos-Protonema (Abbildung 181)

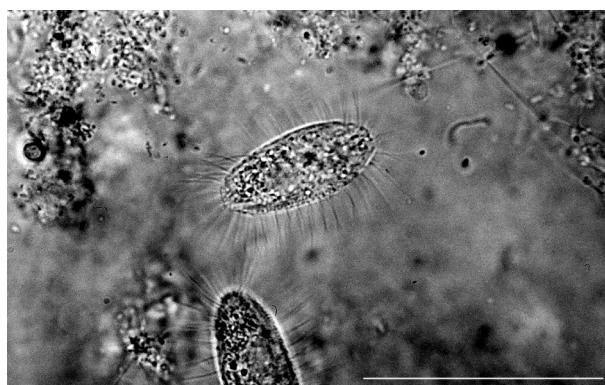
Im Folgenden werden einige Organismen der Kannenflüssigkeiten von *Nepenthes ×ventrata*, *Sarracenia purpurea* und *Cephalotus follicularis* anhand mikroskopischer Photos dargestellt.



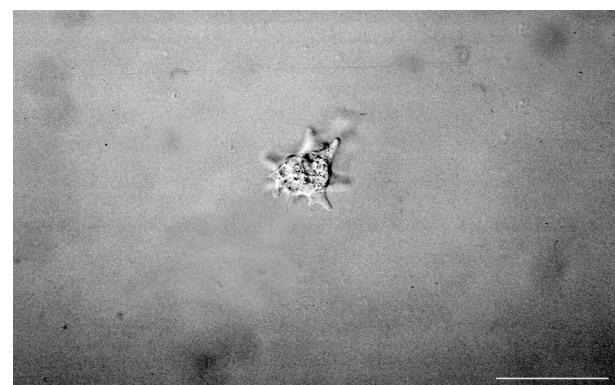
**Abbildung 176:** Typische Mikroflora von *Nepenthes ×ventrata*, bestehend aus Pilzhyphen und daran heftenden Bakterien. Photo von W. Adlassnig Markierung  $\sim 25 \mu\text{m}$



**Abbildung 177:** Hefezeilen in der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes ×ventrata*. Photo von W. Adlassnig Markierung  $\sim 25 \mu\text{m}$



**Abbildung 178:** Unbestimmter, sehr häufiger Ciliat in *Sarracenia purpurea*, Hellfeld. Markierung  $\sim 25 \mu\text{m}$



**Abbildung 179:** *Mayorella sp.* aus *Sarracenia purpurea* im Hellfeld. Markierung  $\sim 50 \mu\text{m}$



**Abbildung 180:** *Ankistrodesmus* sp. in der Kannenflüssigkeit von *Cephalotus follicularis*. Photo von W. Adlassnig. Markierung ~ 30 µm

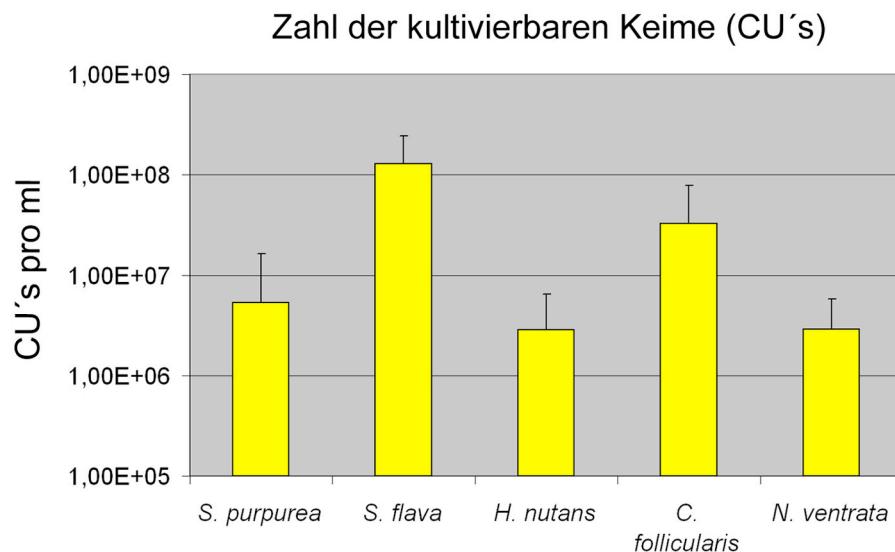


**Abbildung 181:** Aquatische Milbe zwischen Filamenten von Moos-Protonephata in *Cephalotus follicularis*. Photo von W. Adlassnig. Markierung ~ 100 µm

## 5.4.2 Keimzahlbestimmung

Die Zahl der kultivierbaren Keime (CU's) kann in den einzelnen Fällen innerhalb einer Art sehr variieren.

Trotzdem kann im Allgemeinen gesagt werden, dass in *Sarracenia flava* die größte Zahl an Bakterien gefunden werden konnte, gefolgt von *Cephalotus follicularis* und *Sarracenia purpurea* (Abbildung 182).



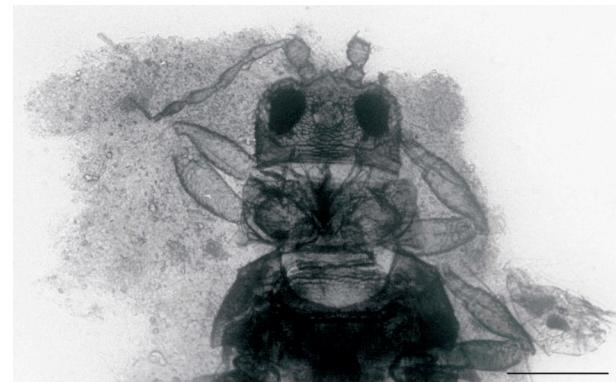
**Abbildung 182:** Vergleich der kultivierbaren Keime pro ml Kannenflüssigkeit der einzelnen Versuchs-Kesselfallenpflanzen.

Hefe wurde in *Nepenthes × ventrata*, *Sarracenia flava* und selten auch in *Sarracenia purpurea* und *Heliamphora nutans* gefunden. Manchmal konnten Ascii beobachtet werden.

Filamentöse Pilze konnten in großer Zahl in *Nepenthes × ventrata* nachgewiesen werden (Abbildung 183). In *Heliamphora nutans* und *Cephalotus follicularis* wurden nur wenige frei schwimmende Pilzhyphen gefunden, meist hüllten sie die Beutetiere ein (Abbildung 184). In *Sarracenia purpurea* konnten ebenfalls nur selten Pilzhyphen gesehen werden, jedoch waren oft nicht-ausgekeimte Pilzsporen in der Kannenflüssigkeit vorhanden.



**Abbildung 183:** Ameisen von Pilzhyphen umgeben in *Nepenthes × ventrata*. Markierung ~ 500 µm



**Abbildung 184:** Beute umgeben von Pilzhyphen und Bakterien in *Cephalotus follicularis*. Photo von W. Adlassnig. Markierung ~ 100 µm

In allen Pflanzen wuchsen die Pilze in der Kannenflüssigkeit untergetaucht. Ein Hochklettern der Pilze entlang der Fallenwand konnte nicht beobachtet werden. In keinem Fall bildeten die Pilze Sporangien.

### 5.4.3 Mikrobielle Sukzession in Kesselfallenpflanzen

Im Rahmen der Sukzessionsversuche sollte untersucht werden, welchen Einfluss Beute auf

1. die Bakterienzahl
2. die O<sub>2</sub>-Konzentration,
3. die Kannenflora und -fauna,
4. den pH-Wert,

der Kannenflüssigkeit in *Sarracenia purpurea* hat und außerdem wie sich diese Parameter zueinander verhalten.

#### Entwicklung der kultivierbaren Keime

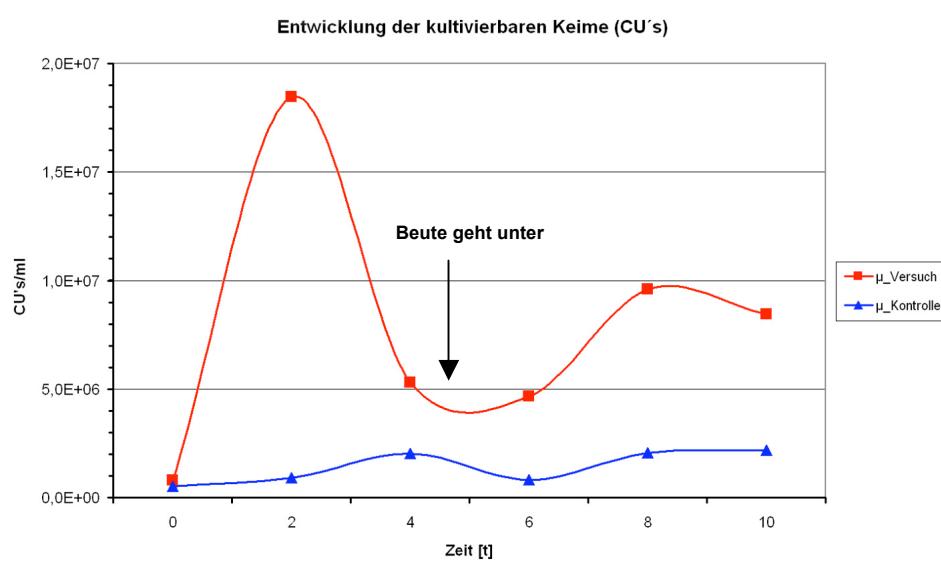
Nachdem am Tag Null die Beute (sterile *Musca domestica*) in die einzelnen Versuchsfallen eingebracht wird (die Kontrollfallen erhielten keine Fliege), erhöht sich die Anzahl der

## Ergebnisse

kultivierbaren Keime (CU's) in den Versuchsfallen innerhalb der ersten zwei Tage um das zwanzigfache, auf bis zu knapp  $4 \cdot 10^7$  CU's pro ml.

In den meisten Versuchsfallen sinkt die Beute im Laufe der ersten Tage zu Boden. Dies korreliert mit einer Verringerung der Zahl der kultivierbaren Keime, welche sich einige Tage später wieder auf einem höheren Level stabilisiert.

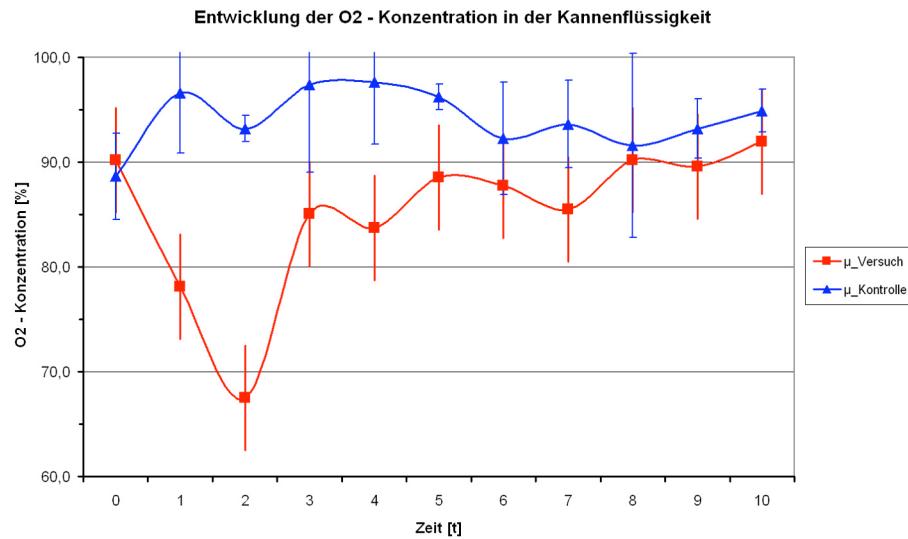
Bei der Keimzahlbestimmung werden auch versportete Bakterien erfasst, sodass die Zahl der aktiven Keime am Ende etwas geringer ist als in der Graphik (Abbildung 185) ersichtlich ist.



**Abbildung 185:** Die Zahl der kultivierbaren Keime steigt bei den Versuchsfallen in den ersten 2 Tagen rasant an, fällt in Folge wieder stark ab und stabilisiert sich nach einigen Tagen auf einem etwas höheren Niveau als zu Beginn.  
Die Zahl der kultivierbaren Keime der Kontrollfallen ohne Fliege ändert sich während der gesamten Versuchsreihe nicht signifikant.

### Entwicklung der O<sub>2</sub>-Konzentration

Die O<sub>2</sub>-Konzentration der Kannenflüssigkeit verringert sich bis zu Tag 2 und erreichte ihr Anfangsniveau nach acht weiteren Tagen. Somit korreliert das Minimum an O<sub>2</sub>-Konzentration mit einem Maximum an kultivierbaren Keimen.



**Abbildung 186:** Die O<sub>2</sub>-Konzentration der Kannenflüssigkeit fällt in den ersten beiden Tagen und erreicht ihr vorheriges Level nach weiteren acht Tagen.

### Entwicklung der Kannenflora und -fauna

In *Sarracenia purpurea* gibt es eine Vielzahl von Protozoen, die in der Kannenflüssigkeit überleben können. In den Kontrollfallen finden sich zum Großteil dieselben Protozoen wie in den Versuchsfallen, jedoch in viel geringerer Zahl. *Vorticellen*, das sind bakterienfressende Ciliaten, konnten in den Kontrollfallen nicht nachgewiesen werden. Räderiere kommen in den Kontrollfallen ebenfalls nur sehr selten vor. Wenn die Beute nach einigen Tagen zerfällt, sammeln sich die Protozoen um ihre Bestandteile herum.

Zwei Tage nach Beginn der Versuchsreihe kann ein Massensterben von Protozoen und Rotatorien in den Versuchsfallen festgestellt werden. Dies steht offensichtlich mit der signifikanten Verringerung der O<sub>2</sub>-Konzentration in der Fallenflüssigkeit in Zusammenhang.

Eine Woche nach der Fütterung reproduziert sich *Vorticella* massenhaft.

Am Ende des Experiments versporen viele Bakterien. Dies kann jedoch nur in den Versuchsfallen beobachtet werden. Offensichtlich sind die Nährstoffe der Fliege jetzt aufgebraucht und die Kannenflüssigkeit mit Stoffwechselprodukten belastet.

In der folgenden Tabelle sind die in den Versuchs-, sowie Kontrollfallen bestimmten Organismen in systematischer Reihenfolge aufgelistet (Tabelle 7). Für eine detaillierte Auflistung der Protozoen und sonstigen Organismen im Verlauf der Versuchsreihe siehe Anhang III.

**Tabelle 7:** Systematische Auflistung der Kannenflora und –fauna des Sukzessionsversuches bei *Sarracenia purpurea*

<b>Stamm: BAKTERIOPHYTA</b> Bakterien (Abbildung 194), Spirillen
<b>Stamm: CHRYSOPHYTA</b> <i>Oikomonas</i> sp.
<b>Stamm: EUGLENOPHYTA</b> <i>Peranema</i> sp. (Abbildung 193)
<b>Stamm: MYCOPHYTA</b> unbestimmte Pilzsporen, Pilzhypfen, Hefe, <i>Alternaria alternata</i>
<b>Stamm: PROTOZOA</b>
<b>Klasse: ZOOMASTIGIA</b> <i>Phylloimitus undulans</i> , <i>Bodo</i> sp., <i>Cercomonas</i> sp.
<b>Klasse: RHIZOPODA</b>

*Pelomyxa sp.*, *Astramoeba sp.*, *Metachaos sp.* (Abbildung 192), *Mayorella sp.*,  
*Dactylospherium sp.*

### Klasse: ACTINOPODA

unbestimmte Heliazoa

### Klasse: CILIATA

*Vorticella sp.* (Abbildung 189, Abbildung 190), *Euplates sp.* (Abbildung 191),  
*Litonotus sp.*, *Bryophyllum sp.*, *Plagiopyla sp.*, *Stylonychia sp.*,  
*Frontonia sp.*, *Glaucoma sp.*, *Saprophilus sp.*, *Halteria sp.*, *Pleuronema sp.*,  
mehrere unbestimmte Arten (Abbildung 187)

### Stamm: NEMATHELMINTHES

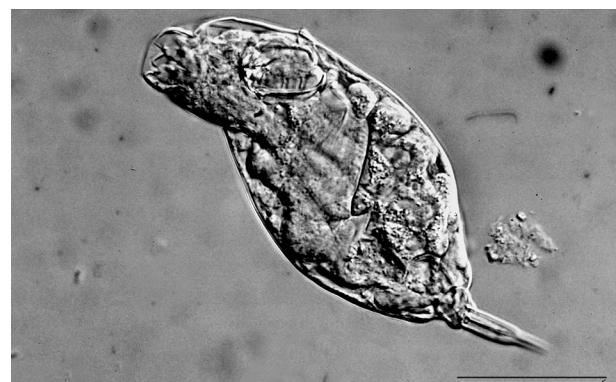
#### Klasse ROTATORIA

unbestimmte Arten (Abbildung 187, Abbildung 188)

Nachfolgend soll durch einige Photos ein kleiner Einblick in das Leben in einer *Sarracenia purpurea*-Kannenflüssigkeit gegeben werden.



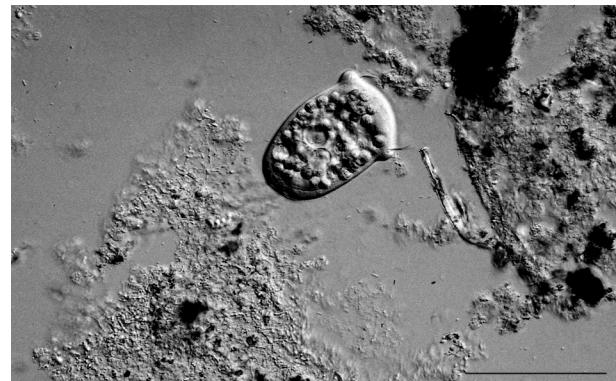
**Abbildung 187:** Typisches Bild der Fauna einer Kannenflüssigkeit von *Sarracenia purpurea* im Hellfeld. Um Detritus sammeln sich vor allem Rädertierchen und Ciliaten. Markierung ~ 200 µm



**Abbildung 188:** Rädertierchen im Interferenzkontrast. Markierung ~ 25 µm



**Abbildung 189:** Glockentierchen *Vorticella* sp. mit Stiel im Detritus festgesetzt, Hellfeld. Markierung  $\sim 50 \mu\text{m}$



**Abbildung 190:** Vorticellaschwärmer im Detritus schwimmend, Interferenzkontrast. Markierung  $\sim 100 \mu\text{m}$



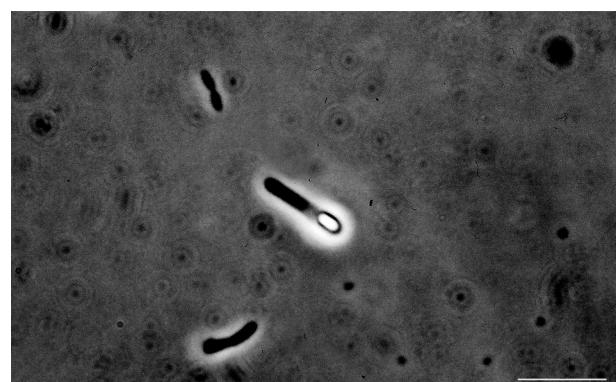
**Abbildung 191:** Ciliat *Euplotes* sp., Hellfeld. Markierung  $\sim 50 \mu\text{m}$



**Abbildung 192:** Amöbe *Metachaos* sp., Interferenzkontrast. Markierung  $\sim 25 \mu\text{m}$



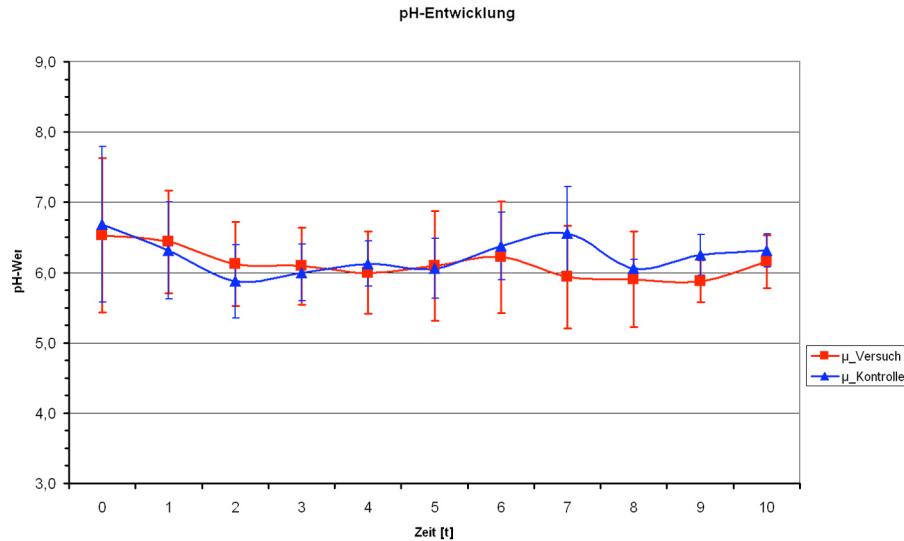
**Abbildung 193:** Flagellat *Peranema* sp. und unbekannter Ciliat, Hellfeld. Markierung  $\sim 50 \mu\text{m}$



**Abbildung 194:** Bakterium mit terminaler Spore, Phasenkontrast. Markierung  $\sim 10 \mu\text{m}$

### Entwicklung des pH

Die Entwicklung des pH zeigt im Verlauf des Experimentes weder eine signifikante Änderung, noch einen Unterschied zwischen Versuchs- und Kontrollfallen.



**Abbildung 195:** Der pH-Wert der Kannenflüssigkeit der Versuchsfallen ändert sich während der gesamten Versuchsreihe nicht signifikant. Der Unterschied zu dem der Kontrollfallen ist zu vernachlässigen.

#### 5.4.4 Isolierte Bakterienstämme

Die auf den Nähragarplatten entstandenen Bakterienkolonien haben ein charakteristisches Aussehen (Kolonienmorphologie), wodurch sie sich mit freiem Auge voneinander unterscheiden lassen.

Unter den verschiedenen Bakterienstämmen wurden alle Zell- und Kolonieformen gefunden. Die Beurteilung und Beschreibung der Bakterienkolonien erfolgte nach einer Einteilung von Schröder (1977) und ist im Anhang I zu finden. Photos der einzelnen Bakterienstämme sind im Anhang II dargestellt.

#### 5.4.5 Physiologische Versuche

Die Ergebnisse der physiologischen Versuche, die mit den isolierten Bakterienstämmen durchgeführt wurden, sind in den beiden nachfolgenden Tabellen (Tabelle 8, Tabelle 9) dargestellt. Die Buchstaben

**Tabelle 8:** Physiologische Versuche I. Die Großbuchstaben neben dem Artnamen benennen verschiedene Bakterienstämme. Die mit „g“ gekennzeichneten Stämme wurden aus geschlossenen Fällen isoliert, mit GA und SM gekennzeichnete stammen aus Freilandstandorten.

Bakterienstamm	Amylasenachweis	Proteasenachweis	Säurebildung
<i>Nepenthes ×ventrata</i> C	–	–	+
<i>Nepenthes ×ventrata</i> D	–	–	+
<i>Nepenthes ×ventrata</i> E	–	–	–
<i>Nepenthes ×ventrata</i> F	–	–	–
<i>Nepenthes ×coccinea</i> Ag	–	–	–
<i>Nepenthes ×coccinea</i> Cg	–	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> A	–	–	+
<i>Sarracenia purpurea</i> B	–	+	–
<i>Sarracenia purpurea</i> C	–	+	–
<i>Sarracenia purpurea</i> D	–	–	+
<i>Sarracenia purpurea</i> E	–	–	+
<i>Sarracenia purpurea</i> F (SM)	–	+	+
<i>Sarracenia purpurea</i> G (SM)	+	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> H (SM)	+	+	+
<i>Sarracenia purpurea</i> I (SM)	–	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> K (GA)	–	+	–
<i>Sarracenia flava</i> B	–	–	–
<i>Sarracenia flava</i> C	+	+	–
<i>Cephalotus follicularis</i> B	+	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> C	+	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Dg	+	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Fg	+	+	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Gg	–	–	–
<i>Heliamphora nutans</i> A	–	–	–
<i>Heliamphora nutans</i> C	–	–	–

**Tabelle 9:** Physiologische Versuche II. Die Großbuchstaben neben dem Artnamen benennen verschiedene Bakterienstämme. Die mit „g“ gekennzeichneten Stämme wurden aus geschlossenen Fällen isoliert, mit GA und SM gekennzeichnete stammen aus Freilandstandorten.

Bakterienstamm	Sulfidabspaltung	Harnstoffspaltung
<i>Nepenthes ×ventrata</i> C	–	+
<i>Nepenthes ×ventrata</i> D	–	+
<i>Nepenthes ×ventrata</i> E	–	–
<i>Nepenthes ×ventrata</i> F	–	–
<i>Nepenthes ×coccinea</i> Ag	–	–
<i>Nepenthes ×coccinea</i> Cg	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> A	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> B	–	+
<i>Sarracenia purpurea</i> C	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> D	–	+
<i>Sarracenia purpurea</i> E	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> F (SM)	–	–
<i>Sarracenia purpurea</i> G (SM)	+	–
<i>Sarracenia purpurea</i> H (SM)	+	–
<i>Sarracenia purpurea</i> I (SM)	+	–
<i>Sarracenia purpurea</i> K (GA)	–	+
<i>Sarracenia flava</i> B	+	–
<i>Sarracenia flava</i> C	–	+
<i>Cephalotus follicularis</i> B	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> C	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Dg	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Fg	–	–
<i>Cephalotus follicularis</i> Gg	–	–
<i>Heliamphora nutans</i> A	–	–
<i>Heliamphora nutans</i> C	–	+

Es wurden keine Bakterien gefunden, die Chitinase produzieren sowie auch keine, die Methionin spalten können.

## Ergebnisse

Wenn man Bakterien, die Sulfid abspalten können, sowie Urease, Protease oder Säure bilden, als Symbionten der Kesselfallenpflanzen betrachtet, ergibt sich folgendes Bild symbiotischer bzw. nicht-symbiotischer Bakterien der einzelnen Kesselfallenpflanzen:

**Tabelle 10:** Zusammenstellung symbiotischer Bakterien der einzelnen Kesselfallenpflanzen.

	Abbau von Proteinen	Abbau von Cystin	Abbau von Harnstoff	Produktion von Säure	Symbionten insgesamt
<i>Nepenthes × ventrata</i>	0 / 4	0 / 4	2 / 4	2 / 4	<b>2 / 4</b>
<i>Nepenthes × coccinea</i> (geschlossen)	0 / 2	0 / 2	0 / 2	0 / 2	<b>0 / 2</b>
<i>Sarracenia purpurea</i>	5 / 10	3 / 10	3 / 10	5 / 10	<b>10 / 10</b>
<i>Sarracenia flava</i>	1 / 2	1 / 2	1 / 2	0 / 2	<b>2 / 2</b>
<i>Cephalotus follicularis</i>	1 / 5	0 / 5	0 / 5	0 / 5	<b>1 / 5</b>
<i>Heliamphora nutans</i>	0 / 2	0 / 2	1 / 2	0 / 2	<b>1 / 2</b>

# 6 Diskussion

Im Rahmen dieser Diplomarbeit wurden Untersuchungen zur Cytomorphologie, Cytochemie, Physiologie und Mikrobiologie von Kesselfallenpflanzen durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen, dass die verschiedenen Kesselfallenpflanzen zwar den gleichen Fangmechanismus nutzen, sich aber sonst in vielen Bereichen deutlich unterscheiden.

## 6.1 *Sarracenia* im Freiland

*Sarracenia*-Arten sind im Gegensatz zu anderen karnivoren Kesselfallenpflanzen leicht zu kultivieren (Baffray *et al.*, 1989; Carow und Fürst, 1990; Slack, 2000; Braem, 2002).

Es kommt nicht selten vor, dass Pflanzen, die dem Menschen gefallen, auch im Freiland ausgesetzt werden. Aus diesem Grund ist *Sarracenia* in vielen europäischen Ländern bereits als Neophyt zu finden (Kertland, 1968; Almborn, 1983). Die Gattung gedeiht in Mitteleuropa gut; invasive Tendenzen zeigt sie nur in Irland (Kertland, 1968) oder der Schweiz (Jeanmonod, 2001).

In Österreich sind durch persönliche Kontakte Standorte im Ibner Moos (Salzburg), Grünen See (Steiermark) und Kleckermoos (Niederösterreich) bekannt. Die Pflanzen sind jedoch so klein und unscheinbar, dass sie bei Besuch dieser Moore nicht aufgefunden werden konnten.

Im Rahmen dieser Diplomarbeit sollte einerseits untersucht werden, wie gut *Sarracenia* in einem relativ kontinentalen Moor im Waldviertel gedeiht. Andererseits sollten durch den Freilandstandort Vergleiche mit den Glashauskulturen hinsichtlich Mikrobiologie und Fallenflora ermöglicht werden. Obwohl eine umfangreiche Literatur über die Fallenflora bei *Sarracenia purpurea* am Naturstandort in Nordamerika existiert (Hegner, 1926; Addicott, 1974; Dudley, 1984; Rojo-Herguedas und Olmo, 1999; Butler *et al.*, 2005) und viele mehr), gibt es noch keine Untersuchungen zur Fallenflora und –fauna der Pflanzen in europäischen Mooren (Juniper *et al.*, 1989).

*Sarracenia flava*, wie auch *Sarracenia purpurea* überlebten den Winter im Freien mehr oder weniger gut. Dies ist nicht besonders erstaunlich, da zumindest *Sarracenia purpurea* in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet bis in den hohen Norden von Amerika vorkommt bzw. in vielen Mooren Europas schon eingebürgert ist und in Deutschland auf einer Seehöhe von über 1000 m wächst (Kertland 1968; Almborn 1983; persönliche Kontakte).

Während sie in Irland zu einem ökologischen Problem wird – hier bildet *Sarracenia* bereits oft 50% bis 100% der Vegetation – ist sie in anderen Ländern, wie zum Beispiel Österreich oder der Tschechischen Republik nur äußerst selten anzutreffen. Deshalb sind hier auch noch keine invasiven Tendenzen bemerkbar. Auch im Waldviertel war keine Vermehrung zu beobachten.

Interessanterweise wird meist *Sarracenia purpurea* ausgewildert, obwohl unsere Ergebnisse zeigten, dass *Sarracenia flava* nicht minder gut in europäischem Klima gedeiht, im Waldviertel offenbar sogar besser. Die Pflanzen von *Sarracenia flava* waren vitaler, sie bildeten mehr Fallen aus als die von *Sarracenia purpurea*. Ein Exemplar von *Sarracenia flava* brachte sogar schon nach einem Jahr im Freiland eine Infloreszenz hervor, *Sarracenia purpurea* dagegen nicht. Trotzdem sind europäische Populationen von *S. flava* bis jetzt nur aus Frankreich bekannt (pers. Mitteilung Flišek).

Bei beiden *Sarracenia*-Arten konnte keine Produktion von Kannenflüssigkeit nachgewiesen werden. Bei *Sarracenia flava* gibt es flüssigkeitsgefüllte Fallen nur bei starken Niederschlägen, da bei schwachen Regenfällen der Deckel das Kanneninnere gut schützt.

Die Fallen von *Sarracenia purpurea* waren in trockenen Zeiten ebenfalls nicht mit Wasser gefüllt. Kingsolver (1981) gibt an, dass ein Großteil der *Sarracenia purpurea*-Kannen nur ein bis drei Mal pro Saison austrocknet, kleinere Fallen jedoch bis zu acht Mal trocken fallen können. Verglichen mit Glashauskulturen oder Freilandpflanzen in Nordamerika können die *Sarracenia purpurea*-Fallen aus dem Waldviertel als „kleine Fallen“ bezeichnet werden. Sie enthielten an den Untersuchungstagen meist keine Kannenflüssigkeit. Bei Regenfällen sammelte sich natürlich sehr viel Flüssigkeit, da der „Deckel“ von *Sarracenia purpurea* die Fallenöffnung nicht bedeckt.

Beide *Sarracenia*-Pflanzen waren im Beutefang, der sich lediglich aus Insekten zusammensetzte, erfolgreich, jedoch in unterschiedlichem Ausmaß. Während *Sarracenia flava* oft so viele Insekten fing, dass ein Teil der Fallen aufgrund des Nährstoffüberschusses abfaulte, konnte in *Sarracenia purpurea* meist nur wenig Beute gefunden werden. Insgesamt konnten in *Sarracenia flava* 32, in *Sarracenia purpurea* 7 Insektenarten als Beute nachgewiesen werden.

Das Beutespektrum unterscheidet sich zu dem an Naturstandorten in Amerika deutlich:

*Sarracenia purpurea* ernährt sich an Naturstandorten in Nordamerika von Ameisen, Käfern, Spinnen und Nacktschnecken, wobei artspezifische Unterschiede in verschiedenen Mooren auftreten können (Heard, 1998; Newell und Nastase, 1998). Butler (2005) stellte in einem Moor in Massachusetts Molchlarven (*Notophthalmus viridescens viridescens*) als häufige Beute fest.

Im Waldviertel wurden zumeist nur Ameisen und Culiciden gefangen, was mit der geringen Menge an Kannenflüssigkeit in den Fallen zusammenhängt.

Slack (2000) schreibt, dass der Fangerfolg bei *Sarracenia purpurea* mit der Menge der Kannenflüssigkeit korreliert. Da die Fallen sehr breit und kurz sind, können die Tiere, wenn sie nicht in der Kannenflüssigkeit ertrinken, mehr oder weniger gut wieder hinausklettern. Ein geringer Fangerfolg bei *Sarracenia purpurea* kann auch daran liegen, dass nur kleine Fallen gebildet werden, da der Fangerfolg mit der Fallengröße korreliert (Cresswell, 1992).

Der geringe Fangerfolg, den wir bei *Sarracenia purpurea* beobachteten, bestätigt diese Hypothesen.

*Sarracenia flava* fing sowohl fliegende Insekten, darunter hauptsächlich Käfer, Wanzen und Dipteren, wie auch massenhaft Ameisen. Einige Fallen von *Sarracenia flava* enthielten Löcher, meist auf halber Höhe der Kanne, was auf ein Entkommen der Beute hinweist. Von Wespen ist bekannt, dass sie aus *Sarracenia flava*-Fallen entkommen (<http://www.drosophyllum.com>), da sie sich durch die Kannenwand mit ihren scharfen Mundwerkzeugen durchbeißen können. Weil jedoch auch viele Käfer in den Fallen gefunden wurden, ist denkbar, dass sich vielleicht auch diese aus den Kannen durch Hinausbeißen befreien können. Mehrfach wurden Aasfresser gefunden. Der Geruch der verwesenden Beute wirkt offenbar als zusätzlicher Anlockmechanismus.

Der Fangerfolg bei *Sarracenia flava* ist somit nicht vom Vorhandensein einer Kannenflüssigkeit abhängig. Der Grund dafür ist die Schmalheit der Falle, gekoppelt mit Haaren, die im Gegensatz zu *Sarracenia purpurea* auch als Reusenfalle wirken.

Eine interessante Tatsache ist, dass weder in *Sarracenia flava* noch in *Sarracenia purpurea* Spinnen gefunden wurden, obwohl es in beiden Mooren massenhaft *Dolomedes fimbriatus* sowie diverse Wolfs- und KrabbenSpinnen, Zebraspinnen und Kreuzspinnen gibt. Offenbar entkommen sie mit Hilfe eines Sicherungsfadens.

An eingebürgerten Populationen in der Schweiz konnten Spinnen beobachtet werden, die angelockte Insekten vom Kannenrand sozusagen „abfischen“ (Hartmeyer, 1996). Im Waldviertel wurden keine solchen Spinnen gefunden, dafür aber andere Kommensale, wie etwa lebende Maden in vielen Fallen von *Sarracenia flava*. Es konnten jedoch keine Anzeichen von Schädigungen der Falle beobachtet werden. Die Maden, die sich meist im untersten Bereich der Fallen befanden, fraßen die tote Beute, den Detritus. Somit kann gesagt werden, dass sie keine Parasiten für *Sarracenia flava* darstellen, sondern eher als Symbionten angesehen werden müssen,

die beim Zersetzen der Beute helfen. Der Stickstoff aus den Proteinen der Beute wird von den Larven als Harnstoff ausgeschieden, der von ureasebildenden Bakterien zu resorbierbarem Ammonium abgebaut wird. Anders als im Glashaus kommen solche Bakterien im Freiland in *Sarracenia flava* sehr wohl vor (Adlassnig, unveröffentlichte Daten). Unklar ist noch, ob die Milben, die in der Kannenflüssigkeit von *Sarracenia purpurea* gefunden wurden, dieselbe Funktion erfüllen. In Laborversuchen konnten in *Cephalotus follicularis*-Fallen ebenfalls Milben, die sich von zersetzender Beute ernähren, beobachtet werden (Adlassnig, unveröffentlichte Daten).

Die Zusammensetzung der Mikroflora in Kesselfallenpflanzen hängt teilweise von der Umwelt ab (Mayer *et al.*, 2005). Die Bakterien sammeln sich jedoch nicht nur passiv an, sondern vermehrten sich in den Fallen sehr stark, was ein Vergleich mit den Luftkeimzahlen zeigt. Bei einer Fallenöffnung von  $5 \text{ cm}^2$  müsste die Falle 138 Tage exponiert sein, um eine vergleichbare Menge an Keimen aufzufangen (Berechnung nach (Mandrolli, 1998). Auch im Moorwasser ist der Keimgehalt um das hundert- bis zehntausendfache fache geringer. Es konnten jedoch keine Pilze nachgewiesen werden, obwohl sich viele Pilzsporen in der Luft befinden. Auch aus Laberversuchen ist ersichtlich, dass Pilze nur in alten, oft schon halb abgestorbenen Fallen wachsen. Möglicherweise ist die Pflanze in der Lage, das Wachstum von Pilzen in der Kannenflüssigkeit aktiv zu unterdrücken.

Die Bakterienstämme aus den Kannenflüssigkeiten, die isoliert und weiterkultiviert wurden, zeigten eine Beteiligung am Verdauungsprozess der Beute. Obwohl wahrscheinlich nicht dieselben Bakterien wie in Nordamerika zu finden sind<sup>6</sup>, konnte doch gezeigt werden, dass sie Proteasen, Ureasen und Säure bilden sowie Cystin spalten.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass durch die Untersuchungen im Waldviertel gezeigt werden konnte, dass

1. *Sarracenia* in österreichschem Klima gut gedeiht.
2. sich *Sarracenia flava* vegetativ vermehrt und Blüten produziert.
3. *Sarracenia* im Insektenfang sehr erfolgreich ist.
4. *Sarracenia* eine Vielzahl von Symbionten in ihren Fallen beherbergt, die die Zersetzung und Verdauung der Beute unterstützen.

---

<sup>6</sup> Die geographische Verbreitung pflanzenassoziiierter Bakterien ist noch völlig unbekannt. Erste Untersuchungen an Torfmoosen (Berg, unveröffentlichte Daten) weisen darauf hin, dass Populationen der gleichen Pflanzenarten auch dann mit denselben Bakterien assoziiert sind, wenn sie mehrere tausend Kilometer voneinander entfernt wachsen.

Besonders bemerkenswert ist, dass sich in einem Zeitraum von wenigen Monaten eine Pflanze, Fliegenmaden und Bakterien, die aus völlig unterschiedlichen Lebensräumen stammen, zu symbiotischen Beziehungen zusammenfinden.

## **6.2 Morphologie der verschiedenen Kesselfallen**

Kesselfallenpflanzen sind weltweit verbreitet und haben sich fünf Mal unabhängig voneinander entwickelt (Lloyd, 1942; Pietropaolo und Pietropaolo, 1986). Dass trotzdem phylogenetisch verschiedene Familien sehr ähnliche Strukturen des Anlockens, Fangens, Festhaltens und Verdauens ausbilden, ist auf eine konvergente Evolution zurückzuführen (Adams und Smith, 1977).

Die drei in dieser Arbeit untersuchten karnivoren Kesselfallenpflanzenfamilien Nepenthaceae, Sarraceniaceae und Cephalotaceae gehören drei verschiedenen Ordnungen an: den Nepenthales, Sarraceniales und Saxifragales (Mabberley, 2000). Es ist daher auszuschließen, dass bereits der gemeinsame Vorfahr karnivor war. Trotzdem sind deren grundlegende morphologische Strukturen (makro- als auch mikroskopisch) für die Funktionen des Anlockens, Fangens und Verdauens sehr ähnlich (Tabelle 11).

**Tabelle 11:** Gegenüberstellung funktioneller Charakteristika der drei Kesselfallengattungen *Nepenthes*, *Sarracenia* und *Cephalotus*.

Gattung	Funktionelle Strukturen			
	Anlocken	Fangen & Festhalten	Verdauen & Aufnehmen	Überlaufschutz
<i>Nepenthes</i>	Drüsen	Wachs	Drüsen	Deckel oder fehlend
<i>Sarracenia</i>	Drüsen UV-Male	Haare Glatte Oberfläche	Poröse Cuticula	Deckel oder fehlend
<i>Cephalotus</i>	Drüsen	Kragen Glatte Oberfläche Fenster	Drüsen	Deckel

Die in dieser Arbeit untersuchten Kesselfallenpflanzen besitzen somit alle einen oder mehrere morphologisch unterschiedlich gekennzeichnete Bereiche in der Falle, die

1. der Anlockung
2. dem Hineingleiten (Fangen und Festhalten)
3. der Verdauung und der Aufnahme

dienen.

Strukturell, funktionell und morphologisch kann man vier Charakteristika feststellen, die allen Kesselfallenpflanzen gemeinsam sind:

1. Nektarien am Deckel und auf der Kannenaußenwand sollen Beute anlocken.
2. Unmittelbar nach der Kannenmündung befindet sich ein glatter Bereich, der ein Entkommen verhindert.
3. Die Verdauung und Nährstoffaufnahme findet im untersten Teil der Kanne statt.
4. Ein mehr oder weniger ausgeprägter Deckel.

## Deckel

Der Deckel ist bei den in dieser Arbeit untersuchten Pflanzen sehr unterschiedlich ausgeprägt. Während er bei *Nepenthes × ventrata* nicht ganz die Größe der Kannenöffnung erreicht, ist, im Gegensatz, der Deckel von *Cephalotus follicularis* sehr groß – er bedeckt die gesamte Kannenöffnung.

Unter Laien gibt es die weit verbreitete Annahme, dass der Deckel von *Nepenthes* dem Verschließen der Kanne dient. Doch er stellt lediglich eine Art „Regenschirm“ dar, der die Kanne vor dem Überlaufen und Ausschwemmen der Nährstoffe schützen soll. Denn wenn der Deckel nach einem Fang immer geschlossen werden würde, würde sich die Fangkapazität erheblich verringern. Viel mehr besitzt der Deckel Schaufunktion und Lockeigenschaften, da sich hier viele Nektardrüsen befinden (Juniper *et al.*, 1989). Bei einigen Arten wie *Nepenthes ampullaria* oder *Nepenthes dubia* kann der Deckel auch reduziert sein (Clarke *et al.*, 2001).

Juniper (1989) vermutet bei *Cephalotus follicularis*, dass sich der Deckel in Abhängigkeit der Luftfeuchtigkeit bewegen kann. Diese Annahme konnte durch eigene Beobachtungen nicht bestätigt werden.

Der Deckel der zwei *Sarracenia*-Arten könnte nicht verschiedener ausgebildet sein: *Sarracenia flava* besitzt, wie *Nepenthes*, einen mittelgroßen Deckel, der die Kanne vor großen Regenmengen schützt. *Sarracenia purpurea* dagegen besitzt einen großen Deckel, der sich jedoch nicht schützend über die Kannenmündung wölbt, sondern von dieser absteht – er dient lediglich dem Anlocken von Insekten. Bei *Sarracenia purpurea* ist es wichtig, dass der Deckel nicht vor Regenzufuhr schützt, da die Kanne an sich dafür gebaut ist, Regen zu sammeln (Kingsolver, 1981). Ohne Flüssigkeit in der Falle könnte ein Großteil der Beute rasch wieder entkommen, da die Trichter von *Sarracenia purpurea* kurz und breit sind. Andere *Sarracenia*-Arten, die überhaupt kein Regenwasser auffangen können (Slack, 2000: *Sarracenia psittacina* und *Sarracenia minor*) zeigen daher deutliche Übergänge zum Reusenfallentyp.

Bei *Heliamphora* ist der Deckel beinahe völlig reduziert. An der Kannenmündung befindet sich, je nach Art, lediglich ein mehr oder weniger kleines Anhängsel. Um ein Ausschwemmen der Nährstoffe zu verhindern, besitzen diese Fallen ein Überlaufventil, ein kleines Loch in der Nähe der Kannenöffnung.

Aus diesem Grund wurde häufig angenommen, dass *Heliamphora* eine Stammform der Sarraceniaceen sei. Das Gegenteil ist jedoch der Fall: Neueste paläontologische Forschungen (Li *et al.*, 2004) belegen, dass die ursprünglichsten Sarraceniaceen eher *Sarracenia purpurea* ähnelten. Eigene Beobachtungen zeigten, dass junge Fallen von *Heliamphora nutans* noch einen Deckel bilden, der bei alten Pflanzen fehlt. Die Fallen wurden somit erst sekundär vereinfacht.

Bei *Brocchinia*, *Catopsis* und *Paepalanthus* fehlt ein Deckel ganz. Das Vorhandensein eines Deckels ist somit für die Funktion einer Kesselfallenpflanze nicht essentiell.

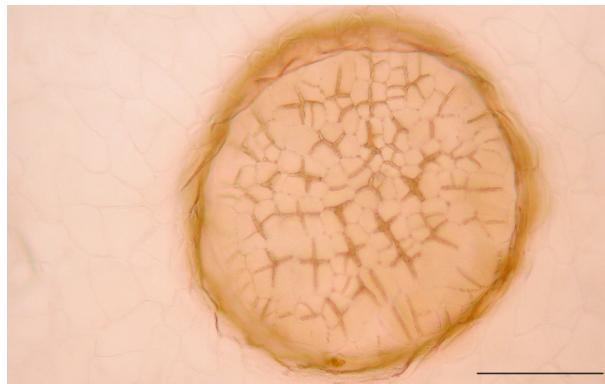
### Nektarien

Bei den Deckeln der Kesselfallenpflanzen liegt die grundlegende Funktion also nicht im Schutz der Falle an sich, sondern vielmehr im Anlocken. Deshalb befinden sich hier bei den Kesselfallenpflanzen der verschiedenen Gattungen Saftmale und Nektarien.

Bei *Sarracenia flava* wird oft so viel Nektar ausgeschieden, dass es zu einer Tröpfchenbildung am Deckel und Nektarkragen kommt. Am Kannenrand und auf der Kannenaußenseite sitzen ebenfalls Nektardrüsen. Die Gattung *Sarracenia* ist die einzige, bei der Nektarien auch innerhalb der Falle vorkommen. Diese befinden sich dann knapp unterhalb der Kannenmündung in der Zone 3.

*Nepenthes* besitzt sehr große Nektarien mit vielen dickwandigen Zellen (Abbildung 196). Sie befinden sich am Deckel sowie auf der Kannenaußenseite. Die beiden *Sarracenia*-Arten und *Cephalotus* haben dagegen kleinere Nektarien, die einander sehr ähneln (Abbildung 198, Abbildung 199).

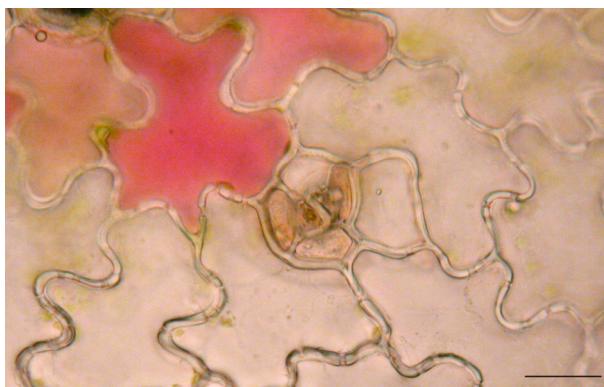
*Cephalotus* besitzt, wie *Nepenthes*, Nektarien am Deckel und auf der Außenseite der Kanne, hier besonders auf den so genannten drei Stegen, die zur Kannenmündung führen. Diese Strukturen sollen Insekten wie olfaktorisches Trottoire hin zur Kannenöffnung lenken (Abbildung 197).



**Abbildung 196:** Multizelluläre Nektardrüse von *Nepenthes x ventrata*. Markierung 80 µm



**Abbildung 197:** Hauptsteg der *Cephalotus*-Falle, der die Insekten auch olfaktorisch zur Kannenmündung leitet.



**Abbildung 198:** Nektardrüse von *Sarracenia purpurea*.  
Markierung ~ 40 µm



**Abbildung 199:** Nektardrüse von *Cephalotus follicularis*.  
Markierung ~ 40 µm

Bei *Heliamphora* befinden sich Nektarien hauptsächlich am Deckel, aber auch auf der Kannenwandaußenseite.

### Kannenrand

Der Kannenrand ist bei allen drei untersuchten Arten prinzipiell ähnlich, bei *Nepenthes* jedoch mit Abstand am kompliziertesten gebaut – er hat bei dieser Gattung sowohl Anlock-, Gleit- als auch Stolperfunktion. Bohn (2004) gibt an, dass der Kannenrand von *Nepenthes* für Insekten, im Besonderen Ameisen, erst rutschig wird, wenn er durch hohe Luftfeuchtigkeit nass wird. Die Feinstruktur der Oberfläche des Peristoms führt nämlich lediglich zu einer gegengleichen Reibung der Klauen, ein zusätzlicher Wasserfilm dagegen macht auch ein Anheften der Adhäsivpolster unmöglich und somit stürzen Ameisen schnell ins Kanneninnere. Dies ist ein möglicher Grund dafür, dass *Nepenthes* hauptsächlich in nebelverhangenen Gebieten vorkommt.

### Gleit- und Zurückhaltemechanismen

Bei den verschiedenen Kesselfallenpflanzen finden sich unterschiedliche Strukturen zum Hineingleiten in den unteren Teil der Kanne sowie besondere Zurückhaltemechanismen, die ein Entkommen der Beute verhindern sollen.

Wachs findet sich nur bei *Nepenthes*. Doch diese Struktur alleine ist für manche Insekten noch kein Hindernis zu entfliehen. Erst wenn die spitzen Wachsflöckchen abbröckeln, ist dieser Zurückhaltemechanismus vollkommen (Riedel *et al.*, 2003; Gaume *et al.*, 2004). Von anderen Kesselfallenpflanzen ist ein solcher Rückhaltemechanismus nur von *Brocchinia* bekannt (Adlassnig, unveröffentlichte Daten).

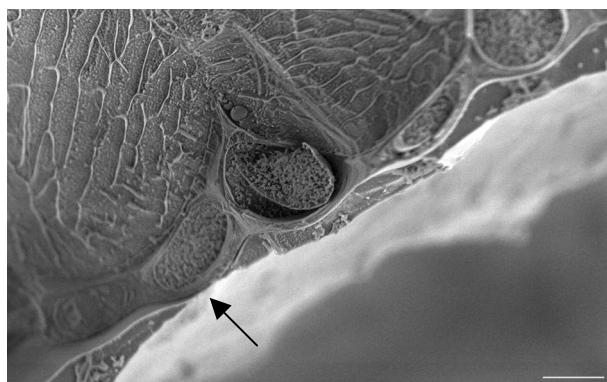
Bei *Sarracenia* wird ein Entkommen durch mehr oder weniger lange Haare verhindert sowie durch eine spiegelglatte Oberfläche, den so genannten „Hals“. Dasselbe gilt für *Heliamphora* und

*Darlingtonia* (Slack, 2000); Adlassnig unveröffentlichte Daten). In der ganzen Familie *Sarraceniaceae* ist somit ein Übergang zum Reusenfallentyp festzustellen.

*Cephalotus* besitzt eine Einbuchtung unter der Kannenmündung, die wie ein Kragen aussieht, weil sie über die Epidermis des Inneren der Kanne gewölbt ist. Dieser Kragen ist ebenfalls mit sehr spitzen, kurzen Haaren besetzt.

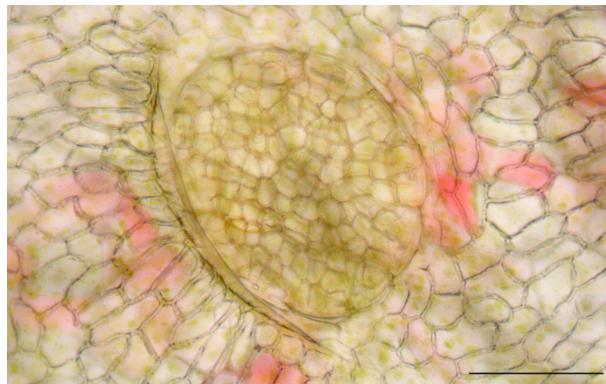
### Drüsen zur Verdauung und Nährstoffaufnahme

Drüsen zur Verdauung und Nährstoffaufnahme besitzen *Nepenthes* (Abbildung 201) und *Cephalotus* (Abbildung 202) – keine Drüsen zur Nährstoffaufnahme dagegen *Sarracenia*. Bei *Sarracenia* und *Heliamphora* werden die Nährstoffe über die Epidermis aufgenommen, welche im unteren Bereich der Kanne eine poröse Cuticula haben (Abbildung 200). Farbstoffe, wie zum Beispiel Methylenblau, können die Zellen ungehindert passieren (Lloyd, 1942; Juniper *et al.*, 1989).

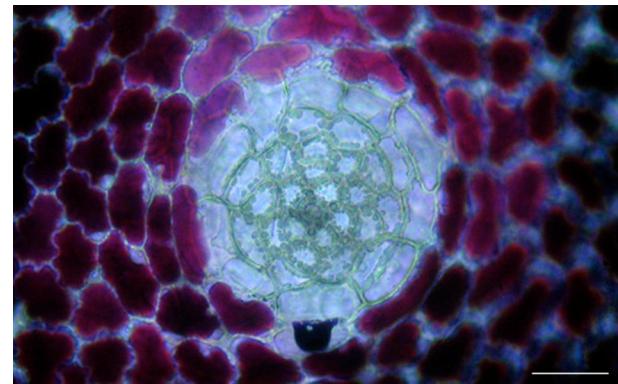


**Abbildung 200:** Cuticularpore (siehe Pfeil) bei *Heliamphora nutans* (*Sarraceniaceae*). Foto W. Adlassnig und M. Peroutka. Markierung  $\sim 1 \mu\text{m}$

Bei *Nepenthes* haben die Drüsen eine solche poröse Cuticula (Lüttge, 1966; Owen *et al.*, 1999). Owen (1999) sagt, dass die *Nepenthes*-Drüsen aus einer einzigen Meristemoid-Zelle in der Epidermis entstehen.



**Abbildung 201:** Verdauungsdrüse von *Nepenthes x ventrata*. Markierung  $\sim 80 \mu\text{m}$



**Abbildung 202:** Verdauungsdrüse von *Cephalotus follicularis*. Markierung  $\sim 55 \mu\text{m}$

Die Verdauungsdrüsen von *Nepenthes* und *Cephalotus* sind sich sehr ähnlich:

1. Sie sind kurz gestielt, vielzellig und pilzförmig.
2. Sie sind mehr oder weniger in die Epidermis eingesenkt. Dies ist vielmehr als Schutz gegen Beschädigung denn als Kletterhilfe für Beute zu sehen.
3. Die Zellwände sind stark verdickt, aber nicht verholzt. Ähnliche Wandstrukturen finden sich bei *Genlisea* (Plachno und Jankun, 2004).

Doch trotz der gleichen Strukturen haben diese Drüsen offenbar unterschiedliche Funktion: Im Fall von *Nepenthes* gibt es Endocytose, wogegen bei *Cephalotus follicularis* keine Endocytose festgestellt werden kann.

### Cytochemie

Die einzelnen Zonen der Kesselfallenpflanzen wurden hinsichtlich Stärke- und Proteinoplastenvorkommen in den Zellen cytochemisch untersucht. Weiters wurde mittels DAPI der Kern der Zellen gefärbt und verglichen.

### Stärke

Bei *Nepenthes* konnte Stärke nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen am Deckel außen festgestellt werden.

Bei *Cephalotus follicularis* konnte Stärke in den Schließzellen der Spaltöffnungen, als auch in der Drüsenzone und Verdauungszone festgestellt werden. Während die Drüsenzone nur wenig Stärke enthielt, waren in der Verdauungszone Amyloplasten sogar in den Verdauungsdrüsen zu erkennen.

Sehr viel Stärke dagegen konnte bei *Sarracenia* gefunden werden. Hier befanden sich Amyloplasten in jeder Zone – besonders reichlich in den Zonen 4 und 5, wo laut Hepburn (1927) und Plummer (1964) die Nährstoffaufnahme stattfindet.

Kesselfallenpflanzen weichen somit häufig von der typischen Situation der Gefäßpflanzen ab (Denffer *et al.*, 1983), wo Stärke in der Epidermis auf die Stomata beschränkt ist.

### Proteinoplasten

Proteinoplasten, die mittels Biuretproteinreaktion nach Molisch (1916) untersucht wurden, konnten lediglich in *Sarracenia* festgestellt werden. Bei *Nepenthes × ventrata* und *Cephalotus follicularis* konnten keine Proteinoplasten sichtbar gemacht werden, obwohl Küster (1935) bei *Nepenthes* spindelförmige Proteinoplasten beobachten konnte. Selbst bei gut gefütterten Pflanzen wird der Stickstoff hier offenbar nicht gleich in Proteinoplasten im Fallenbereich gespeichert.

### Gerbstoffe

Gerbstoffe in den Zellen konnten nur bei *Sarracenia flava* nachgewiesen werden. Dies ist auch die einzige Pflanze, die sich gegen Parasiten schützen muss, da bei Überfütterung häufig Pilzbefall festgestellt werden konnte. Die Gerbstoffe waren nur im unteren Teil der Falle zu finden, also in der unmittelbaren Nachbarschaft der verwesenden Beute.

### Kerne

Die DAPI-Färbung der Kerne der verschiedenen Zonen der Kesselfallenpflanzen ergab ein interessantes Ergebnis:

Die Kerne in den Verdauungsdrüsenzellen bei *Nepenthes* sind im Vergleich zur Zelle sehr groß, wie auch die Kerne in der Epidermis der Aufnahmeezone bei *Sarracenia purpurea* und *Sarracenia flava*. Dies weist auf eine starke Aktivität der Zellen hin. Die Kerne in den Verdauungsdrüsen von *Cephalotus follicularis* konnten nicht nachgewiesen werden, da die Zellwände sehr dick sind und der Fluoreszenzfarbstoff die Zelle nicht passieren konnte. Doch in Zone 4, wo sich bei *Cephalotus follicularis* kleinere Verdauungsdrüsen befinden als im „gland patch“, sind die Kerne ebenfalls größer als in den restlichen Zonen.

Am Deckel waren die Kerne der Zellen bei allen Pflanzen sehr klein.

Die Kerne sind somit in jenen Zonen besonders groß, deren Zellen sehr aktiv sind.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die untersuchten Kesselfallenpflanzen ähnliche Strukturen zum Anlocken, Festhalten und Verdauen von Insekten besitzen, obwohl sie unterschiedlichen Ordnungen angehören und sich unabhängig voneinander entwickelt haben.

Während die einen eine Wachsschicht besitzen, die das Entkommen von Insekten unmöglich machen soll (*Nepenthes*, *Brocchinia*, *Catopsis*), sind bei den anderen (*Sarracenia*, *Cephalotus*, *Heliamphora*) abwärtsgerichtete Haare eine raffinierte Lösung, die Flucht der Beute zu verhindern. Die Aufnahme der in der Kannenflüssigkeit gelösten Nährstoffe wird entweder durch Drüsen (*Nepenthes*, *Cephalotus*, *Heliamphora*, *Brocchinia*, *Catopsis*) oder von der Epidermis selbst, der eine poröse Cuticula aufgelagert ist, gewährleistet (*Sarracenia*).

### 6.3 Nährstoffaufnahme in Kesselfallen?

Bauer (1998), Adlassnig & Peroutka (unveröffentlichte Daten) zeigten in einer Reihe von Versuchen, dass Endocytose, anders als bislang vermutet (Juniper *et al.*, 1989), eine Schlüsselrolle in der Nährstoffaufnahme karnivorer Pflanzen spielt. Endocytose tritt nicht nur in verschiedenen, nicht miteinander verwandten Gruppen mit unterschiedlichen Fallentypen auf, sondern ist auch bei einigen primitiven protokarnivoren Arten zu finden (z.B. *Potentilla* *sp.*).

Die Versuche zur Nährstoffaufnahme bei Kesselfallenpflanzen, die im Rahmen dieser Arbeit mittels Fluoreszenzfarbstoffen (teils gekoppelt mit Proteinen) am konfokalen Laser-Scan-Mikroskop durchgeführt wurden, zeigen, dass auch *Nepenthes* zu der Gruppe gehört, die Nährstoffe über Endocytose aufnehmen. Die Aufnahme findet nicht ständig statt, sondern nur, wenn BSA oder Pepton im Medium vorhanden sind. Die Endocytose dient also tatsächlich primär der Nährstoffaufnahme und ist nicht Nebeneffekt zellulärer Ausscheidungsprozesse, wie etwa in Wurzelhaaren (Volgger, 2004).

Die Aufnahme von FITC-BSA und Pepton zeigt, dass ganze Proteine oder große Proteinbruchstücke aufgenommen werden. Ein Abbau der Beute bis zu einzelnen Aminosäuren ist also überflüssig und kann durch die Enzyme von *Nepenthes* auch gar nicht bewerkstelligt werden (Frazier, 2000). Verdauungs- und Aufnahmemechanismen sind also hochgradig aufeinander abgestimmt.

Durch Endocytose werden nicht nur Proteine, sondern auch Kannenflüssigkeit in die Zelle aufgenommen. Somit können über Endocytose auch anorganische Ionen wie Nitrat, Kalium etc. absorbiert werden, obwohl sie wahrscheinlich die Endocytose selbst nicht auslösen (Adlassnig & Peroutka, unveröffentlichte Daten). Ebenso könnte es aber für Ionen eigene Aufnahmekanäle im

Plasmalemma geben. Panessa (1976) wies in *Nepenthes* die Aufnahme von Uransalzen nach. Dies sind zwar auch Ionen, die Pflanze kommt aber normalerweise damit nie in Kontakt.

Auf jeden Fall kann es sich bei der Endocytose nicht um den einzigen Aufnahmemechanismus handeln, da bei *Sarracenia flava*, *Sarracenia purpurea* und *Cephalotus follicularis* im Rahmen dieser Arbeit keine Endocytose mittels Fluoreszenzfarbstoffen festgestellt werden konnte.

Vor allem *Cephalotus follicularis* nimmt unter verschiedener Variation der Versuchsbedingungen keine Proteine auf. Es stellen sich deshalb folgende Fragen:

1. Findet nur unter Kulturbedingungen keine Aufnahme statt?
2. Werden Proteine schon vor der Aufnahme, also extrazellulär, vollständig verdaut?
3. Werden andere Nährstoffe als Stickstoff aus der Beute aufgenommen? Schulze et al. (1997) zeigten, dass lediglich 30% des aufgenommenen Stickstoffes in *Cephalotus* aus der Beute stammen.
4. War die Temperatur der Versuchsbedingungen zu niedrig? Riedl (1980) weist darauf hin, dass bei *Cephalotus* am Naturstandort die Verdauungsrate bei Temperaturen zwischen 25°C und 35°C am besten ist, darunter wird sie langsamer und erreicht einen Stillstand bei 15°C. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, warum im australischen Winter keine Fallen, sondern nur Laubblätter gebildet werden.

Steinhauser et al. (2005) konnten durch radioaktives  $^{42}\text{KNO}_3$  zeigen, dass bei *Cephalotus follicularis* sehr wohl eine Aufnahme stattfindet. Die maximale Kaliumaufnahme konnte bei der niedrigsten Kaliumdosierung (70 µg K<sup>+</sup>, dies entspricht einer kleinen Fliege) nach 70<sup>h</sup> mit rund 92% des zugefügten K<sup>+</sup> nachgewiesen werden. Höhere Kaliumgaben können nur bis zu einer gewissen Sättigung aufgenommen werden. Danach werden die Drüsenzellen der Pflanze irreversibel geschädigt. Ebenso werden Eisen und Mangan aus der Kannenflüssigkeit aufgenommen (Steinhauser et al., in press).

Dies führt zu dem Schluss, dass *Cephalotus follicularis* auf jeden Fall Nährstoffe durch Ionenkanäle aufnehmen kann. Da in Mooren alle metallischen Nährstoffe in geringer und daher limitierender Konzentration vorkommen (Naucke, 1990; Adamec, 2000), könnte dies eine sehr nützliche Taktik sein. Auch Stickstoffverbindungen könnten in Form von anorganischen Ionen aufgenommen werden.

Auch bei *Sarracenia purpurea* und *Heliamphora nutans* konnte von Steinhauser et al. (Steinhauser *et al.*, in press) eine Aufnahme von K<sup>+</sup> festgestellt werden.

Die eigenen Aufnahmeversuche mittels Fluoreszenzfarbstoffen (teils gekoppelt mit Proteinen) konnten nicht ausgewertet werden, da in *Sarracenia purpurea*- und *Sarracenia flava*-Zellen sehr viele Vesikel eine starke Autofluoreszenz aufweisen. Aus diesem Grund war es unmöglich zu entscheiden, welche Vesikel endocytotisch aufgenommen und welche bereits vorhanden waren.

Bei *Sarracenia* konnte jedoch in den mikrobiologischen Versuchen eine große Zahl symbiotischer Bakterien nachgewiesen werden. Durch die Tätigkeit der Fallenorganismen würde jede Beute früher oder später zu anorganischen Ionen abgebaut werden, die später über Kanäle aufgenommen werden könnten. Die Aufnahme von ganzen Proteinen mittels Endocytose erübrigt sich damit.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass bei allen Kesselfallenpflanzen Nährstoffe aufgenommen werden. Der Weg der Aufnahme ist jedoch nicht bei allen gleich: *Nepenthes* nimmt Nährstoffe über Endocytose auf und kann somit auch große Proteinbruchstücke in die Zellen transportieren. Die Aufnahme bei *Cephalotus* und *Sarracenia* erfolgt auf jeden Fall über Ionenkanäle, wogegen bei *Sarracenia* mittels Fluoreszenzfarbstoffen nicht gesagt werden kann, ob auch eine endocytotische Aufnahme stattfindet.

## 6.4 Biotop Kesselfalle

Die Blätter der karnivoren Kesselfallenpflanzen sind zu einer Kanne bzw. Grube umgebildet. Dadurch, dass diese Pflanzen hauptsächlich in niederschlagsreichen Gebieten verbreitet sind und teilweise auch selbst Flüssigkeit sezernieren (Juniper *et al.*, 1989), bildet sich innerhalb kürzester Zeit ein Phytotelm in den Fallen. Es handelt sich hierbei um aufgestaute Wasserreservoirs, wo sich nicht nur Mikroorganismen ansiedeln, sondern manchmal auch größere Tiere leben (Kitching, 2000). So spezialisieren sich etwa bestimmte Krabben (Carrow *et al.*, 1997) oder Frösche (Hua und Kuizheng, 2004) auf den Lebensraum „Kesselfallenpflanze“.

Ein Vergleich mit den wenigen Daten aus der Literatur (Oye, 1921; Hegner, 1926; Kingsolver, 1981; Bledzki und Ellison, 1998) zeigt, dass die Flora und Fauna von Kesselfallenpflanzen am natürlichen Standort sowie der Kulturen aus dem Glashaus, die in dieser Arbeit untersucht wurden, sehr ähnlich zusammengesetzt ist.

In *Nepenthes ×ventrata* konnte eine artenarme, aber sehr typische Mikrofauna beobachtet werden. Außer Bakterien, Spirillen, Hefen und wenigen Pilzen sind in dieser Kannenflüssigkeit keine anderen (höheren) Organismen zu finden. Dies ist vergleichbar mit den Daten von Oye (1921) und Pant et al. (1977), die in *Nepenthes*-Kannen am Naturstandort auch lediglich wenige Amöben, Algen und Ascomyceten nachweisen konnten. Pilze wuchsen in den Kannenflüssigkeiten zwar sehr gut, haben aber anscheinend nicht viel davon, weil sie untergetaucht Sporangien bilden.

In *Nepenthes ampullaria* konnte Adlassnig (unveröffentlichte Daten) eine große Zahl an filamentösen Pilzen, *Euglena* und viele Grünalgen nachweisen. Diese Pflanze, die nach Moran (2003) nicht karni-, sondern detritivor ist, sezerniert anscheinend eine nicht so aggressive Flüssigkeit wie *Nepenthes ×ventrata*. Somit kann angenommen werden, dass nicht alle *Nepenthes*-Arten eine gleich aggressive Kannenflüssigkeit produzieren.

Betreffend der Mikroflora von *Sarracenia purpurea*, gibt es bereits einige Daten aus der Literatur. Hegner (1926) konnte in *Sarracenia purpurea*-Fallen am Naturstandort in Maine viele Protozoen, darunter *Cercomonas* sp., *Bodo* sp. und viele Ciliaten nachweisen. Andere Protozoen, wie *Paramecium*, die in die Kannenflüssigkeit eingebracht wurden, pflanzten sich gut fort.

Unsere Untersuchungen an den *Sarracenia purpurea*-Fallen aus dem Glashaus bestätigen die Ergebnisse von Hegner (1926) und Plummer (1963), obwohl die Pflanzen in völlig anderer Umgebung wuchsen. Den Großteil der Kannenflüssigkeitsbewohner stellen Protozoen dar, darunter vor allem *Bodo* sp., *Pelomyxa* sp., *Metamoeba* sp., *Euplates* sp., *Peranema* sp., *Litonotus* sp. und *Vorticella* sp. Die Übereinstimmungen mit den Freilandbeobachtungen reichten bis zum Gattungsniveau. Die am häufigsten auftretende Gruppe unter den Protozoen sind Ciliaten. Wie am Naturstandort {B edzki, 1998 #380}, gibt es auch in den Fallen aus dem Glashaus mehrzellige Organismen, wie zum Beispiel Rotatoria.

Außerdem konnten in den Glashauskulturen noch eine Reihe von Bakterien, Hefen und selten Pilze gefunden werden. Auch im Freiland dominieren die Hefen weit über die hyphenbildenden Pilze (Lindquist, 1975). Algen fehlten in unseren Glashausversuchen wie auch in den Aufzählungen von Hegner (1926), konnten jedoch in eingebürgerten Populationen in Deutschland in großer Arten- und Individuenzahl gefunden werden (Gebühr et al., 2005).

Die Keimzahlen aus den Glashauspflanzen liegen ebenfalls mit  $10^5$  bis  $10^7$  CU's / ml in der gleichen Größenordnung wie im Freiland (Lindquist, 1975).

Die *Sarracenia flava*-Fallen aus dem Glashaus enthielten keine Kannenflüssigkeit. Es konnten jedoch Milben, die ohne Probleme durch das Gewirr von Haaren kletterten, beobachtet werden. Weiters waren Maden in vielen *Sarracenia flava*-Fallen am Freilandstandort im Waldviertel zu finden, die sich von der Beute der Pflanze ernährten. Wenn Kannenflüssigkeit vorhanden war, enthielt sie extrem viele Bakterien.

Von Organismen, die am Naturstandort in *Sarracenia flava* symbiotisch leben, gibt es in der Literatur bislang keine Daten.

Auch über die Mikroflora von *Cephalotus follicularis* an Naturstandorten gibt es außer von Lloyd (1942) keine Untersuchungen.

In den Fallen von Glashauskulturen konnten im Rahmen dieser Arbeit lediglich Bakterien, Pilze, selten Flagellaten (*Bodo sp.*) und vor allem Algen (*Chlorella sp.*, *Ankistrodesmus sp.*) nachgewiesen werden. Außerdem konnten auch lebende Milben und Moos-Protонемата gefunden werden. Bemerkenswert ist, dass im Glashaus wie am Naturstandort (Lloyd, 1942) amylasebildende Bakterien auftreten, und zwar wesentlich mehr als in allen anderen untersuchten Arten. Die Beute enthält keine Stärke, die Herkunft und Funktion dieser Bakterien bleibt also rätselhaft. In der Epidermis von *Cephalotus* wurde allerdings Stärke in großer Menge beobachtet. Eine Möglichkeit wäre, dass sie frei wird, wenn Zellen infolge Überfütterung absterben (Steinhauser *et al.*, in press), und dann von den Bakterien abgebaut wird.

Die Kannenfauna zeigt also gravierende Unterschiede zwischen den einzelnen Kesselfallenpflanzen, aber große Ähnlichkeit zwischen Pflanzen aus dem Glashaus und solchen vom Naturstandort.

Aufgrund der Ergebnisse kann festgestellt werden, dass die Pflanzen fähig sind, die Flora und Fauna ihrer Fallen durch ein bestimmtes chemisches Milieu der Kannenflüssigkeit zu bestimmen. Trotzdem ist zu bedenken, dass jede Falle ein individuelles Ökosystem von Mikroorganismen beherbergt. Es wurden bei einer Art zwar stets Mitglieder derselben Großgruppe (Algen, Ciliaten etc.) gefunden, aber trotzdem gibt es in jeder Falle eine andere Artenzusammensetzung. Auch die Zahl der kultivierbaren Keime variiert von Falle zu Falle abhängig von der Fütterung sehr stark.

Die Ergebnisse führen somit zur Annahme, dass zwei funktionelle Gruppen von Kesselfallenpflanzen existieren. Die erste Gruppe produziert mittels eigener Enzyme eine besonders aggressive Kannenflüssigkeit, in der nur wenige Organismen überleben können. Bakterien mit symbiotischer Funktion sind hier sehr selten.

Zu dieser Gruppe, in deren Kannenflüssigkeit vermutlich aufgrund der Verdauungsenzyme und des hohen Säuregehaltes nur Bakterien und Pilze überleben können, zählt *Nepenthes ×ventrata* und *Nepenthes ×coccinea*. Andere Untersuchungen (Adlassnig & Peroutka, unveröffentlichte Daten) ordnen dieser Gruppe auch *Nepenthes chelsonii* und *Brocchinia reducta* zu.

Die zweite Gruppe besitzt eine weniger aggressive Flüssigkeit, in der viele verschiedene Organismen, angefangen von Protozoen bis zu höheren Tieren, leben und sich vermehren können. Ein hoher Anteil der kannenbewohnenden Bakterien hat symbiotische Funktion. Indem sie sich in der Falle von der Beute ernähren, setzen sie anorganische Ionen frei, die von der Pflanze als Nährstoffe aufgenommen werden.

In diese zweite Gruppe fallen die in dieser Arbeit untersuchten Kesselfallenpflanzen *Sarracenia purpurea*, *Sarracenia flava*, *Heliamphora nutans* sowie möglicherweise *Cephalotus follicularis*. Die Produktion von Verdauungsenzymen ist im Gegensatz zur ersten Gruppe durchwegs zweifelhaft (Juniper *et al.*, 1989).

## 6.5 Symbionten oder Parasiten?

Im Rahmen dieser Arbeit konnten aus den Kannenflüssigkeiten der verschiedenen Arten eine mehr oder weniger große Zahl an Mikroorganismen (Protozoen und Bakterien) isoliert werden. Doch das Vorhandensein in der Falle allein sagt nichts über eine mögliche Bedeutung als symbiotische Partner bei der Verdauung der Beute aus. Deshalb wurden Versuche zum Einfluss von Beute auf verschiedene Parameter der Kannenflüssigkeit (Keimzahl, Kannenflora, pH und O<sub>2</sub>-Konzentration) bei *Sarracenia purpurea* gemacht. Weiters wurden die isolierten Bakterienstämme hinsichtlich physiologischer Eigenschaften getestet, um so mögliche Symbionten zu detektieren.

*Nepenthes* produziert proteolytische Enzyme (Amagase, 1972; Jentsch, 1972; Juniper *et al.*, 1989), wogegen eine Enzymproduktion bei *Sarracenia*, *Cephalotus* und *Heliamphora* nicht nachgewiesen ist. Wir testeten daher die Hypothese, dass *Nepenthes* weniger auf Symbionten angewiesen ist als die anderen Arten und sie daher auch in geringerer Zahl beherbergt.

In *Nepenthes* ist die Fallenflora aufgrund der stark sauren, aggressiven Fallenflüssigkeit sehr spärlich ausgebildet. Dies zeigten sowohl frühe mikroskopische Untersuchungen von Oye (1921) und Pant (1977) als auch eigene. Die Kannenbewohner verfügen kaum über physiologische Fähigkeiten, die ihrem Wirt nützlich sein könnten. Es ist allerdings nicht zu erkennen, dass der Pflanze durch ihre Bewohner Schaden entstünde. Es scheint sich somit um Kommensalen zu handeln, deren Vorhandensein für die Pflanze gleichgültig ist.

In den Fallen von *Sarracenia* kann eine Reihe von Organismen überleben. Die Spanne reicht von Bakterien über Protozoen bis hin zu mehrzelligen Organismen, wie Rädertierchen.

Indem all diese Mikroorganismen selbst von der Beute leben, produzieren sie anorganische Ionen, welche von der Fallenepidermis absorbiert werden (Hepburn *et al.*, 1920; Plummer und Jackson, 1963; Plummer und Kethley, 1964). In diesem Fall kann von Symbiose zwischen Pflanze und einzelnen Mikroorganismen gesprochen werden – die Pflanze stellt den Lebensraum und die Nahrung zur Verfügung und die Mikroorganismen im Gegenzug die aus der Nahrung (Beute) gewonnenen Nährstoffe.

So sollte im Rahmen von Sukzessionsversuchen bei *Sarracenia purpurea* untersucht werden, welchen Einfluss Beute auf die Keimzahl, die Kannenflora und –fauna sowie den pH und die O<sub>2</sub>-Konzentration in der Kannenflüssigkeit hat.

Fallen, die mit einer sterilen Fliege gefüttert wurden, wurden mit Kontrollfallen ohne Fliegen verglichen. Bezuglich Keimzahl und O<sub>2</sub>-Sättigung kann festgestellt werden, dass eine Korrelation dieser beiden Parameter nur in den ersten zwei Tagen nach der Fütterung existiert. In dieser Zeit sinkt die O<sub>2</sub>-Konzentration in der Kannenflüssigkeit rapide, im Gegensatz dazu steigt die Bakterienzahl um das zwanzigfache. Es stellten sich allerdings nie anaerobe Bedingungen ein. Dies unterstützt die Hypothese von Juniper (1989), der vermutet, dass die Pflanze fähig ist, die O<sub>2</sub>-Konzentration möglichst hoch zu halten. Die Erwartung anaerober Bedingungen nach dem Fangen einer Beute von Lindquist (1975) trifft also nur zum Teil zu.

Am Tiefpunkt der O<sub>2</sub>-Konzentration kann ein Massensterben von Protozoen und Rädertieren beobachtet werden. Dies schädigt deren Populationen aber nicht nachhaltig, nach einer Woche finden sich wieder nur mehr lebende Organismen in der Kannenflüssigkeit.

Am Ende des Experimentes nach zehn Tagen versporen viele Bakterien. Da dies nur in Versuchsfallen beobachtet werden kann, wird angenommen, dass die Nährstoffe der Fliege nun aufgebraucht und die Kannenflüssigkeit mit Stoffwechselprodukten belastet ist.

Die Große Zahl an Ciliaten und Rädertieren in den Fallen bekräftigt die Aussagen von Heard (1994) und Bedzki (1998) – aus ihren Versuchen ist bekannt, dass sich Rädertiere von Bakterien und teilweise organischem Material ernähren. Sie stehen am Ende der „Verarbeitungskette“, die die Beute von *Sarracenia purpurea* dekompostiert. Da sie signifikante Mengen an Stickstoff (mehr als 70% als  $\text{NH}_4\text{-N}$ ) und Phosphor ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) exkretieren (Bedzki, 1998), kann angenommen werden, dass sie in einem großen Maß zum Nährstoffbudget von *Sarracenia purpurea* beitragen.

Auch die Änderungen im pH während der Verdauung wurden bei einigen *Sarracenia*-Arten untersucht. Während die eigenen Untersuchungen keine signifikante Änderung der pH-Konzentration während einer Fütterung zeigten, fanden mikrobiologische Studien über *Sarracenia flava* von Plummer (1963), dass die Verdauung von Insekten (außer Ameisen) einen alkalischen pH nach sich zieht. Dies wird durch ureaseproduzierende Bakterien erreicht. Die Rückkehr zu niedrigerem pH wurde nie untersucht, jedoch zeigten Hepburn et al. (1927) anhand von verschiedenen Kesselfallenpflanzen, dass es nach Zugabe von sauren oder alkalischen Lösungen zur Kannenflüssigkeit nach einigen Tagen zu einer Verringerung bis zum ursprünglichen pH kommt. Es wird vermutet, dass die Pflanze den pH selbst reguliert. Diese pH-Wert-Änderung konnte durch unsere eigenen Untersuchungen bestätigt werden.

In der *Cephalotus*-Kannenflüssigkeit konnten nur wenige Flagellaten, Algen, Moos-Protonema und Milben gefunden werden. Eine Rolle als symbiotische Partner der Pflanze ist fraglich. Algen und Moose könnten sogar als Parasiten der Kannenflüssigkeit Nährstoffe entziehen.

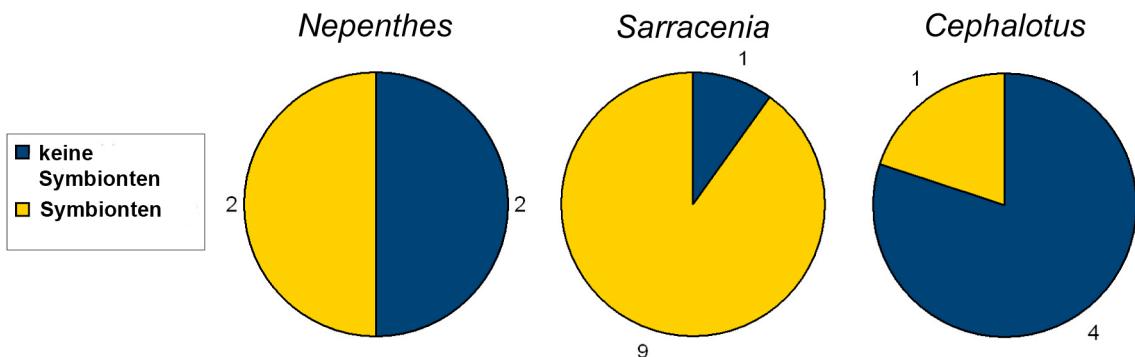
### Bakterielle Symbionten?

Hepburn (1927) isolierte bereits Anfang des 20. Jahrhunderts einige wenige Bakterienstämme mit proteolytischer Aktivität aus Kesselfallenpflanzen. Seine Methoden wurden später von Lindquist (1975), der eine Vielzahl von Selektivnährböden für seine Untersuchungen heranzog, hinterfragt. Lindquist konnte schließlich aus *Sarracenia purpurea* außer zahlreichen Proteasebildnern auch Bakterien detektieren, die Chitin spalten und Milchsäure produzieren. Außerdem fand er photosynthetische Purpurbakterien, denen aber keine Funktion im Verdauungsprozess zugeordnet werden kann.

Prankevicius (1991) wies bakterielle Denitrogenase in der Kannenflüssigkeit nach, was darauf hinweist, dass die Bakterien auch ohne Beute der Pflanze Stickstoff, in dem Fall aus der Luft, zur Verfügung stellen können. Die Fallen tragen also auch zur Ernährung der Pflanze bei, wenn sie nichts fangen, sondern nur Lebensraum zur Verfügung stellen.

Aufgrund der reichlichen Literatur zum Thema „Mikrobielle Symbionten in *Sarracenia purpurea*“ wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit Bakterienstämme aus den Kannenflüssigkeiten der verschiedenen Kesselfallenpflanzen isoliert und hinsichtlich folgender physiologischer Eigenschaften getestet: Protease- und Chitinaseaktivität, Säurebildung sowie Sulfidabspaltung. All jene Bakterien, die eine dieser Eigenschaften erfüllen, können als Symbionten der entsprechenden Kesselfallenpflanze angesehen werden.

Die Ergebnisse zeigen große Unterschiede zwischen den verschiedenen Kesselfallenpflanzengattungen. Die Anteile der Symbionten an allen isolierten Bakterienstämmen sind in Abbildung 203 dargestellt.



**Abbildung 203:** Anteile der Symbionten in *Nepenthes × ventrata*, *Sarracenia purpurea* und *Cephalotus follicularis*.

Jeder der zehn isolierten Bakterienstämme aus *Sarracenia purpurea* bzw. beide isolierten Stämme aus *Sarracenia flava* erfüllen mindestens eine physiologische Eigenschaft, die der Pflanze nutzen kann.

Bei *Cephalotus follicularis*, wo eine Enzymproduktion noch zweifelhaft ist (Juniper *et al.*, 1989), konnte lediglich ein Bakterienstamm Protease bilden. Vor einer näheren Untersuchung der Mikroflora von *Cephalotus* wäre es wohl vordringlich festzustellen, ob die Pflanze selbst Enzyme bildet.

Bei *Nepenthes*, die selbst Enzyme produziert (Amagase, 1972; Juniper *et al.*, 1989), konnten nicht so viele bakterielle symbiotische Partner detektiert werden. So konnten bei *Nepenthes × ventrata* nur zwei von vier Bakterienstämmen Harnstoff spalten bzw. Säure produzieren. Dies bekräftigt die Annahme von Frazier (2000), dass doch auch Bakterien am Zersetzungsprozess teilhaben, wenn auch nur in untergeordneter Rolle.

## Diskussion

Viele Proteasen und Phosphatasen arbeiten nur in einer sauren Umgebung. An (2001) fand heraus, dass die Fallenepidermis von *Nepenthes alata* H<sup>+</sup>-Ionen produziert. Damit war die Regulation des pH-Wertes in Kesselfallenpflanzen aber noch nicht zufriedenstellend geklärt. Die meisten Autoren, die über Verdauungsenzyme in Kesselfallenpflanzen arbeiteten (zusammengefasst von Frazier, 2000 und Lloyd, 1942) setzten der Kannenflüssigkeit Desinfektionsmittel zu, um jeden mikrobiellen Einfluss auszuschalten. Sie fanden zumeist eine schwach saure und schwach verdauungsaktive Kannenflüssigkeit, deren Verdauungsaktivität sich jedoch durch Ansäuern stark steigern ließ. Wenn man nicht annehmen will, dass die Verdauungsenzyme der Pflanze an unphysiologische Verhältnisse angepasst sind, kann man nur annehmen, dass die Säure, welche in diesen Experimenten fehlte, normalerweise von Bakterien gebildet wird. Solche Bakterien konnten nun von uns in den meisten Kesselfallen gefunden werden.

Aus *Nepenthes* konnte, zum Beispiel, eine saure Protease (Nepenthesin) extrahiert werden (Athauda 1998), die jedoch Aminosäuren nur innerhalb des Stranges in kleinere Stücke teilt, also eine Endopeptidase darstellt.

Lüttge (1964) konnte zeigen, dass eine Exopeptidase (Leucin-Amino-Peptidase) erst in offenen Fallen vorkommt und daher wohl von Mikroorganismen stammt.

Dies würde bedeuten, dass die Verdauung der Beute bei *Nepenthes* sowohl von endogenen Enzymen als auch von pflanzenfremden Peptidasen, die durch Kontamination eingebracht werden, gewährleistet wird.

Chitinspaltende Bakterien, wie sie Lindquist (1975) bereits bestimmte, konnten überhaupt nicht nachgewiesen werden, da das vorhandene Chitin vermutlich in einer zu groben Form angeboten wurde.

Somit kann zusammenfassend gesagt werden, dass in jeder der untersuchten Kesselfallenpflanzen mindestens ein Bakterienstamm vorkommt, der der Pflanze in irgendeiner Weise beim Verdauen der Beute hilft.

Bei Pflanzen, die eigene Enzyme zur Zersetzung der Beute bilden (*Nepenthes*), ist die Bakterienflora nicht so reich wie in den Kannenflüssigkeiten der anderen Pflanzen (*Sarracenia*, *Cephalotus*, *Heliamphora*). Die Zahl der symbiotischen Bakterien ist in *Sarracenia* am größten.

Da mit der Dilution-Frequency-Technik von Lindquist (1975) nur kultivierbare Bakterien aus den Kannenflüssigkeiten isoliert werden können, und auch nicht alle möglichen Stoffwechselwege

## **Diskussion**

untersucht wurden, kann angenommen werden, dass sich in den Flüssigkeiten noch mehr symbiotische Partner befinden, die die Verdauung der Beute in irgendeiner Weise unterstützen.

## 7 Ausblick

Die Morphologie, Nährstoffaufnahme und Mikrobiologie der Kesselfallenpflanzen konnte in der vorliegenden Arbeit nur in einigen Aspekten erfasst werden. Es ist jedoch bereits zu erkennen, dass es sich bei der Verdauung und Nährstoffaufnahme von Kesselfallenpflanzen um ein sehr komplexes System handelt, an dem nicht nur die Pflanze an sich beteiligt ist, sondern auch viele andere Komponenten mitspielen.

Besonders wäre von Interesse, die Nährstoffaufnahme mittels Endocytose auch bei den restlichen Gattungen der karnivoren Kesselfallenpflanzen (*Heliamphora*, *Brocchinia*, *Catopsis*, *Paepalanthus* und *Darlingtonia*) zu testen, um eine Überblick über die Aufnahmemechanismen bei dieser Fallengruppe zu gewinnen. Bei all jenen Arten, die keine Endocytose zeigen, sollten die nährstoffaufnehmenden Ionenkanäle identifiziert werden. Auch das weitere Schicksal der Nährstoffe aus der Beute und ihr Einfluss auf Wachstum, Blüten- und Samenbildung sind noch unbekannt.

Auch die Fallenflora und die Bakterien im Besonderen verdienen sicher eine weitere intensive Bearbeitung. Da in dieser Arbeit hauptsächlich nur mit Glashauskulturen gearbeitet wurde, sollte die Mikrofauna der verschiedenen Kesselfallenpflanzen vergleichend auch im Freiland untersucht werden. Außerdem könnten die Methoden der klassischen Mikrobiologie durch moderne *Fluorescence-In-Situ-Hybridisation*-Techniken ergänzt werden.

Vor allem eine Untersuchung der Fallenflora von *Sarracenia* an verschiedenen Standorten in Europa könnte einen interessanten Vergleich zwischen Invasoren und Pflanzen von natürlichen Standorten in Nordamerika ermöglichen.

*Heliamphora nutans* wurde in der vorliegenden Arbeit nur in geringem Zeitausmaß untersucht, trotzdem konnten schon Symbionten in der Kannenflüssigkeit gefunden werden. Es wäre daher von großem Interesse eine genauere Untersuchung am Naturstandort in Venezuela zu unternehmen, vor allem deshalb, weil von Studnicka (2003) bekannt ist, dass in den Fallen von *Heliamphora* sogar eine höhere Pflanze, nämlich *Utricularia*, ihren Lebensraum gefunden hat.

In dieser Arbeit konnten einige symbiotische Bakterien von Kesselfallenpflanzen detektiert werden. Eine Untersuchung auf weitere physiologische Eigenschaften der Bakterien, wie zum Beispiel Nitratbildner, Sulfatbildner oder Phosphatasebildner könnte zu einem besseren Verständnis der Stoffkreisläufe in Kesselfallenpflanzen beitragen.

Weiters ist die physiologische Rolle von Pilzen, Algen und Protozoen noch völlig ungeklärt. Zu ihrer Sukzession gibt es bereits erste Daten aus unseren Untersuchungen und von (Gebühr *et al.*, 2005), die aber recht widersprüchlich sind.

Eine nähere Untersuchung und ein umfangreiches Screening verschiedener Kesselfallenpflanzen auf Mikroorganismen könnten nicht nur dazu beitragen, mögliche Symbionten aufzuspüren, sondern auch die physiologische Rolle der eukaryoten Fallenbewohner aufzuklären.

Generell sind Kesselfallenpflanzen hervorragende Modellsysteme der Ökologie. Prozesse wie Einwanderung oder Sukzession, die in anderen Ökosystemen manchmal Jahrhunderte brauchen, spielen sich hier auf kleinstem Raum und innerhalb weniger Tage ab.

## 8 Anhang I

Tabelle 12: Kolonienmorphologie der isolierten Bakterienstämme

Name	Kolonieform	Koloniefarbe	Profil	Rand	Oberfläche	Konsistenz
<i>Nep.entr.C</i>	rund	dunkelbeige	erhaben	glatt	stumpf	bröckelig
<i>Nep.entr.D</i>	rund	hellbeige	erhaben	glatt	glänzend	butterartig
<i>Nep.entr.E</i>	rund	gelb	erhaben	glatt	glänzend	schleimig
<i>Nep.entr.F</i>	rund	mittelbeige	konvex	glatt	glänzend	butterartig
<i>Nep.cocc.Ag</i>	unregelmäßig	gelb	knopfförmig	glatt	glänzend	schleimig
<i>Nep.cocc.Cg</i>	rund	hellbeige	erhaben	glatt	glänzend	schleimig
<i>Sa.pu.A</i>	rund	hellbeige	konvex	glatt	glänzend	schleimig
<i>Sa.pu.B</i>	unregelmäßig	beige-gelb	knopfförmig	wellenförmig	glänzend	schleimig
<i>Sa.pu.C</i>	unregelmäßig	mittelbeige	knopfförmig	glatt	glänzend	butterartig
<i>Sa.pu.D</i>	unregelmäßig	gelb	erhaben	glatt	stumpf	knorpelig
<i>Sa.pu.E</i>	unregelmäßig	mittelbeige	erhaben	glatt	stumpf	knorpelig
<i>Sa.pu.F(SM)</i>	unregelmäßig	gelb	erhaben	glatt	stumpf	knorpelig
<i>Sa.pu.G(SM)</i>	unregelmäßig	hellbeige	erhaben	wellenförmig	glänzend	schleimig
<i>Sa.pu.H(SM)</i>	unregelmäßig	hellbeige	erhaben	glatt	glänzend	schleimig
<i>Sa.pu.I(SM)</i>	rund	hellbeige	konvex	wellenförmig	stumpf	knorpelig
<i>Sa.pu.K(GA)</i>	rund	rosa	erhaben	glatt	glänzend	knorpelig
<i>Sa.fl.B</i>	rund	hellbeige	erhaben	wimperförmig	glänzend	schleimig
<i>Sa.fl.C</i>	rund	hellbeige	erhaben	glatt	glänzend	butterartig
<i>Ce.fl.B</i>	rund	beige	nabelförmig	glatt	stumpf	schleimig
<i>Ce.fl.C</i>	unregelmäßig	hellbeige	halbkugelig	glatt	glänzend	butterartig
<i>Ce.fl.Dg</i>	wurzelförmig	rot	knopfförmig	wellenförmig	stumpf	bröckelig
<i>Ce.fl.Fg</i>	rund	hellbeige	knopfförmig	glatt	krümelig	butterartig
<i>Ce.fl.Gg</i>	rund	hellbeige	erhaben	glatt	glänzend	schleimig
<i>He.nu.A</i>	rund	hellbeige	halbkugelig	glatt	glänzend	schleimig
<i>He.nu.C</i>	unregelmäßig	weiß-gelb	knopfförmig	glatt	glänzend	schleimig

## 9 Anhang II

Die nachfolgenden Photos der Bakterienstämme der einzelnen Kesselfallenpflanzen entstanden im Nikon Univar-Mikroskop mit einem 100x (Öl) Plan-Apo Objektiv.

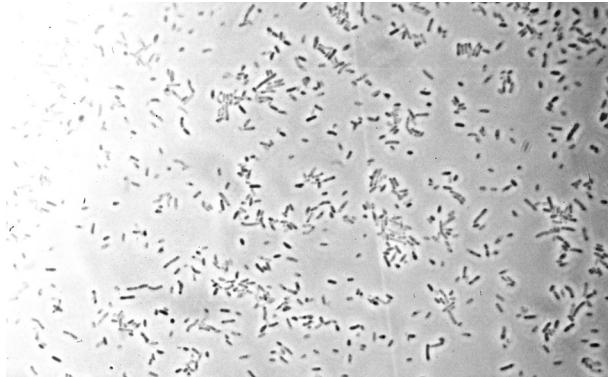


Abbildung 204: *Nepenthes x ventrata* C im Phasenkontrast

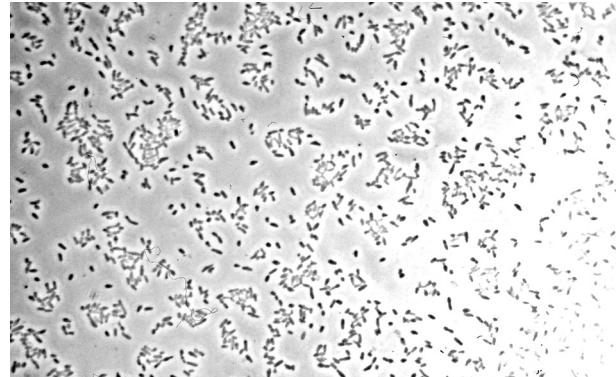


Abbildung 205: *Nepenthes x ventrata* D im Phasenkontrast

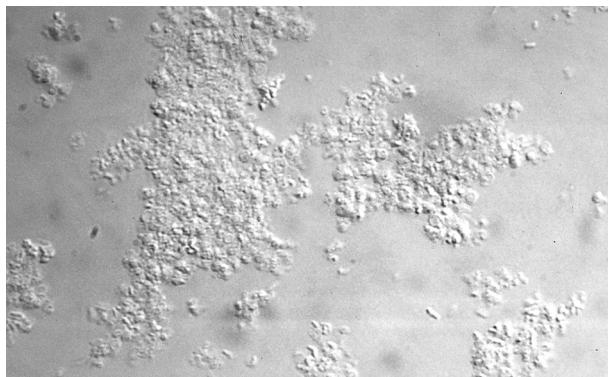


Abbildung 206: *Nepenthes x ventrata* E im Interferenzkontrast

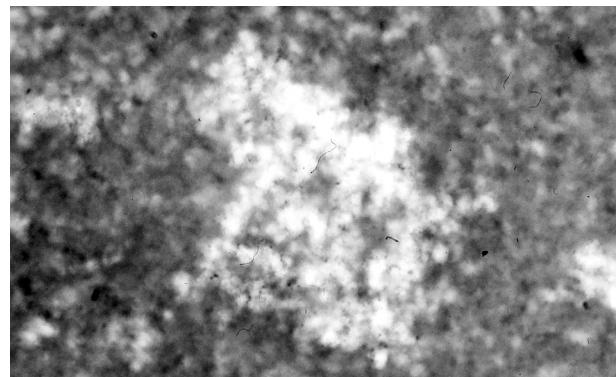


Abbildung 207: *Nepenthes x ventrata* E im Phasenkontrast nach Tuschefärbung. Die Gallerthülle der Bakterien wird durch dieses Verfahren sichtbar gemacht.

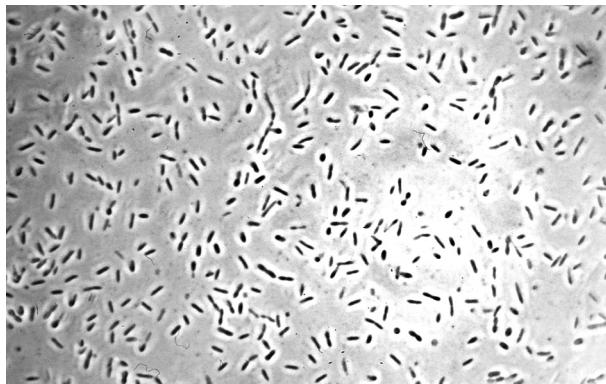


Abbildung 208: *Nepenthes x ventrata* F im Phasenkontrast

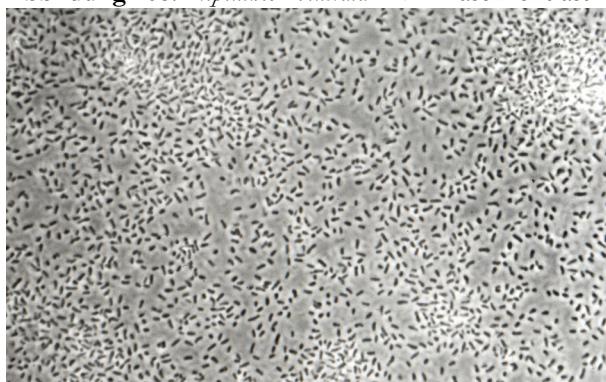


Abbildung 209: *Nepenthes x coccinea* Ag im Phasenkontrast

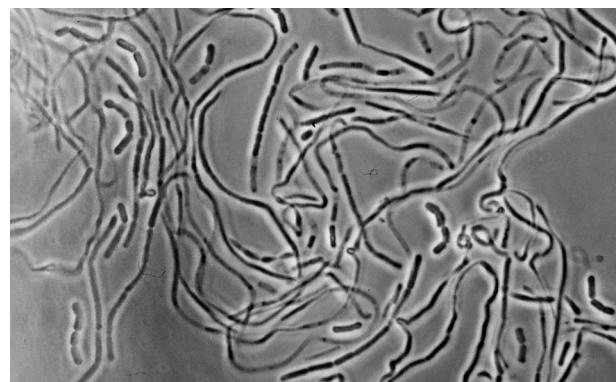


Abbildung 210: *Nepenthes x coccinea* Cg im Phasenkontrast

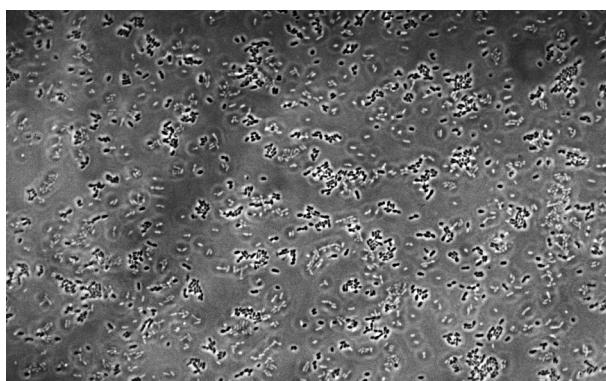


Abbildung 211: *Sarracenia purpurea* A im Phasenkontrast



Abbildung 212: *Sarracenia purpurea* B im Phasenkontrast

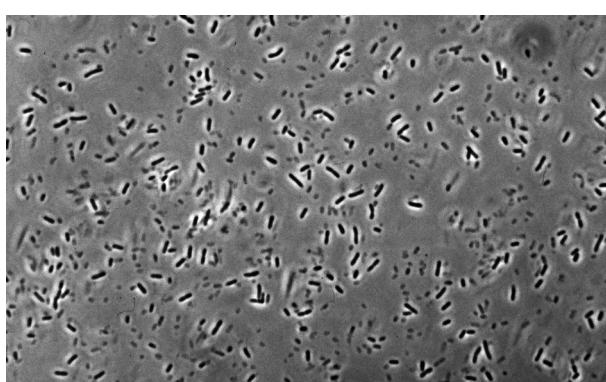


Abbildung 213: *Sarracenia purpurea* C im Phasenkontrast

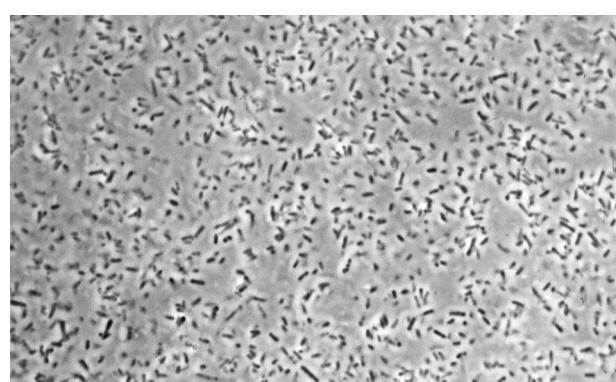
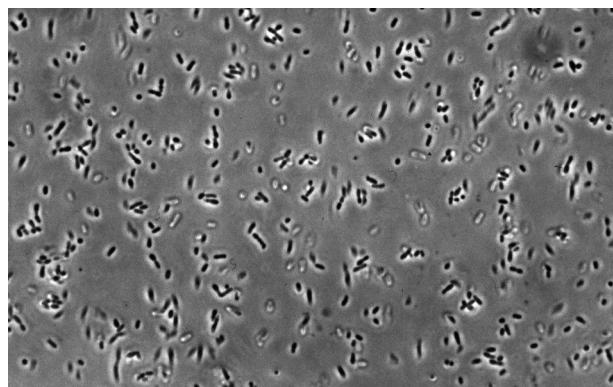
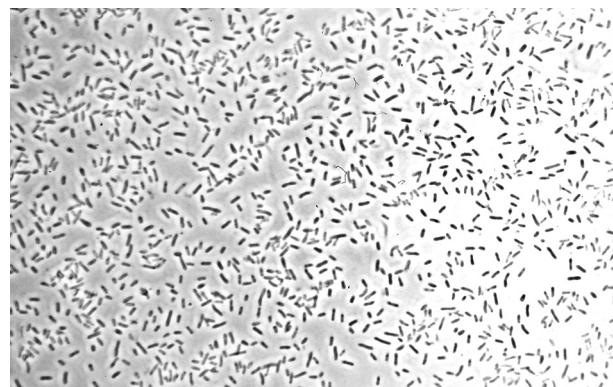


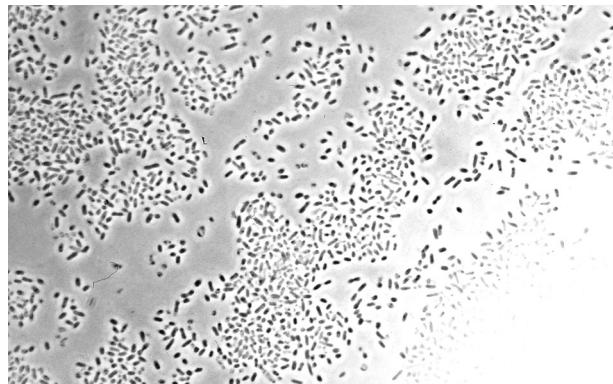
Abbildung 214: *Sarracenia purpurea* D im Phasenkontrast



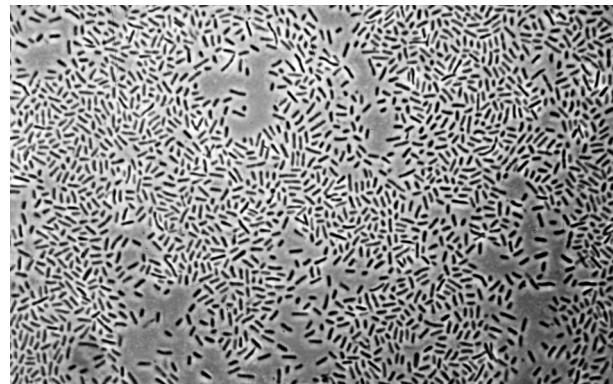
**Abbildung 215:** *Sarracenia purpurea* E im Phasenkontrast



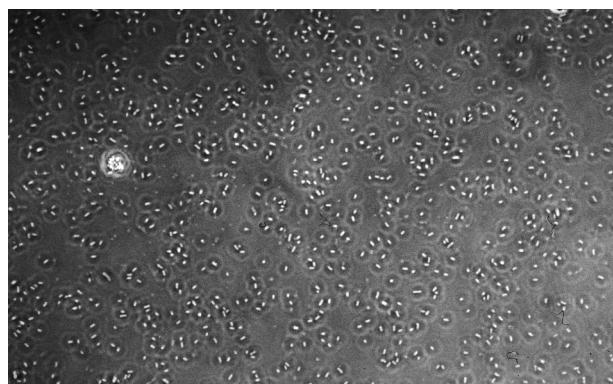
**Abbildung 216:** *Sarracenia purpurea* F (SM) im Phasenkontrast



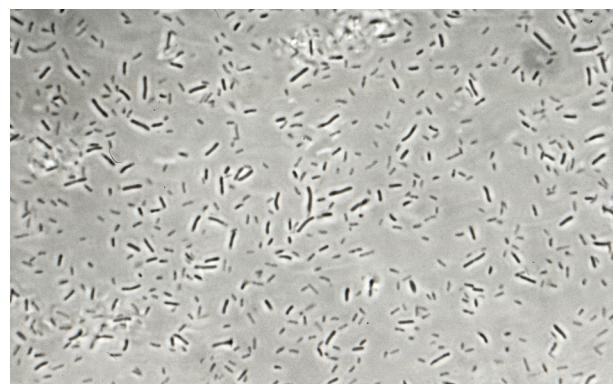
**Abbildung 217:** *Sarracenia purpurea* G (SM) im Phasenkontrast



**Abbildung 218:** *Sarracenia purpurea* H (SM) im Phasenkontrast



**Abbildung 219:** *Sarracenia purpurea* I (SM) im Anoptralkontrast



**Abbildung 220:** *Sarracenia purpurea* K (GA) im Phasenkontrast

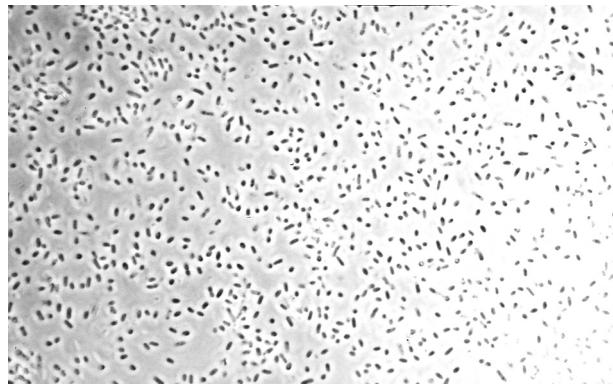


Abbildung 221: *Sarracenia flava* B im Phasenkontrast



Abbildung 222: *Cephalotus follicularis* B im Differentiellen Interferenzkontrast



Abbildung 223: *Cephalotus follicularis* Fg im Phasenkontrast

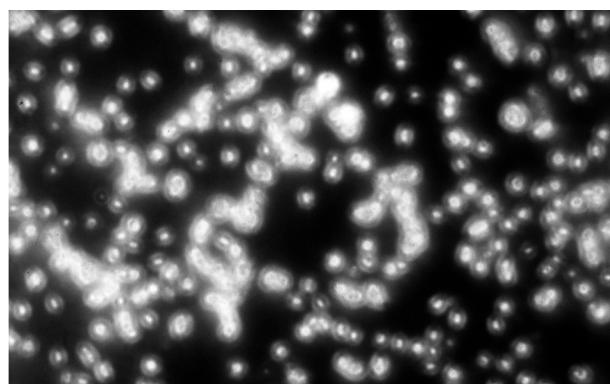


Abbildung 224: *Cephalotus follicularis* Fg im Dunkelfeld

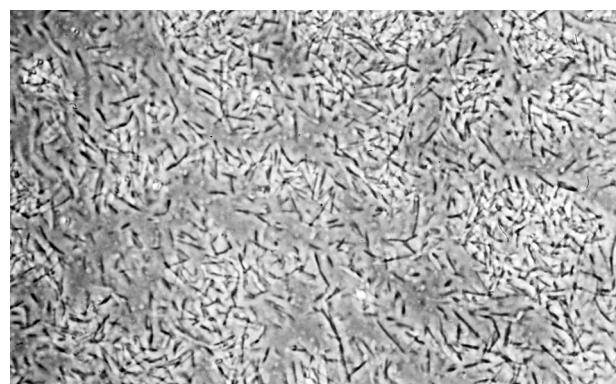


Abbildung 225: *Cephalotus follicularis* Gg im Phasenkontrast

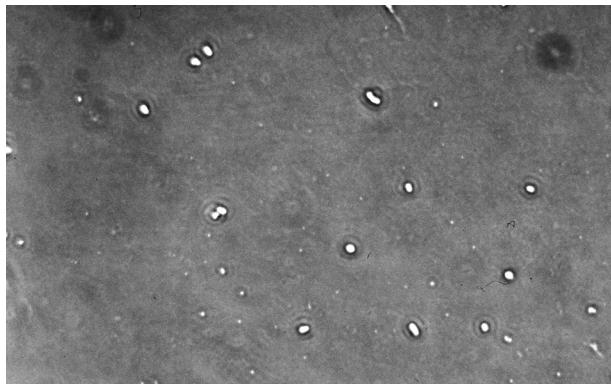


Abbildung 226: *Heliamphora nutans* A im Phasenkontrast

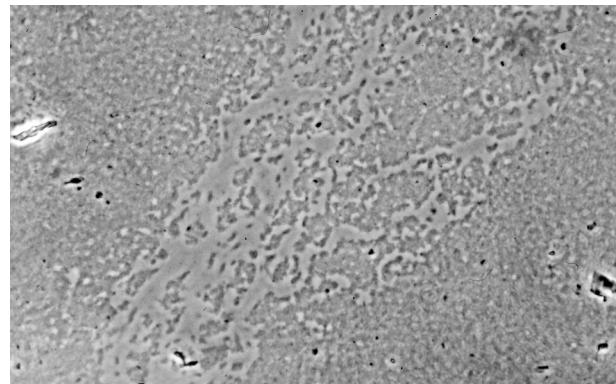


Abbildung 227: *Heliamphora nutans* B im Phasenkontrast

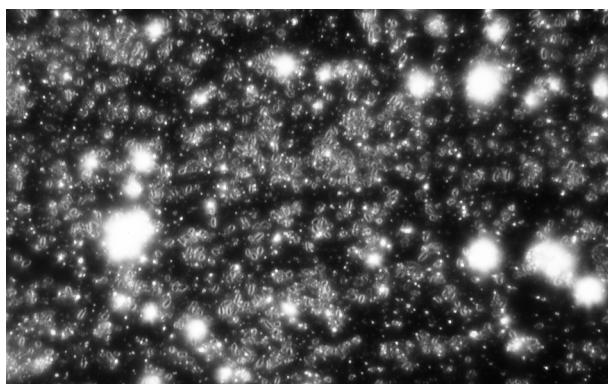


Abbildung 228: *Heliamphora nutans* B im Dunkelfeld

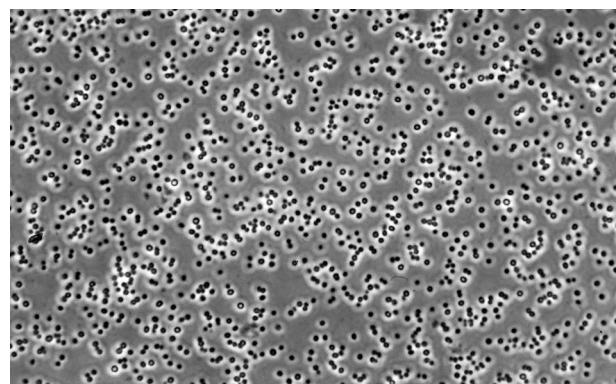


Abbildung 229: *Heliamphora nutans* C im Phasenkontrast

# 10 Anhang III

**Tabelle 13:** Mikrobielle Sukzession in Kesselfallenpflanzen: Detaillierte Auflistung der Protozoen und höheren Organismen hinsichtlich Häufigkeit in Versuchsfallen (VF) und Kontrollfallen (KF) an bestimmten Tagen (T).

		Versuchsfalle n	Kontrollfallen	Häufigkeit
Protozoa	Flagellata	<i>Phyllomitus undulans</i>	✓	Nur am T 0.
		<i>Bodo sp.</i>	✓	Am T 0 vereinzelt, ab Tag 8 häufig.
		<i>Cercomonas sp.</i>	✓	Nur am T 0.
		<i>Oikomonas sp.</i>	✓	Nur am T 2 vereinzelt.
	Rhizopoda	<i>Pelomyxa sp.</i>	✓	Ab T 8 häufig.
		<i>Astramoeba sp.</i>	✓	Ab T 8 häufig.
		<i>Metachaos sp.</i>	✓	Am T 0 und T 4 vereinzelt.
		<i>Mayorella sp.</i>	✓	Während des gesamten Versuches vereinzelt bis häufig.
Ciliata	Ciliata	<i>Dactylospherium sp.</i>	✓	Nur am T 4.
		Unbestimmte Heliazoa	✓	✓
	<i>Vorticella sp.</i>		✓	Ab T 2 selten, massenhafte Vermehrung ab T 6.
			✓	✓
	<i>Euplotes sp.</i>			

<b>Nemathelminthes</b>  <b>Rotatoria</b>	<i>Litonotus sp.</i>	✓	✓	In den VF ab T 0 vereinzelt, ab T 6 häufiger. In den KF nur vereinzelt.
	<i>Bryophyllum sp.</i>	✓		Nur am T 2.
	<i>Plagiopyla sp.</i>	✓		Am T 4 in allen VF häufig.
	<i>Styloynchia sp.</i>	✓		Nur am T 2 in einer VF.
	<i>Frontonia sp.</i>	✓		In einer VF ab T 2 vereinzelt.
	<i>Glaucoma sp.</i>	✓		Nur am T 8 in einer VF vereinzelt.
	<i>Saprophilus sp.</i>		✓	Nur am T 8 in einer KF.
	<i>Halteria sp.</i>	✓		Am T 0 und T 2 häufig, danach erst wieder am T 10.
	<i>Pleuronema sp.</i>	✓		Nur am T 0 in einer VF
	<i>Peranema sp.</i>	✓		Vereinzelt am T 0, T 4 und T 10.
	Unbestimmte Rädertiere	✓	✓	In den VF am T 0 sehr häufig, ab T 2 häufig, aber z.T. enzystiert. Ab T 10 wieder sehr häufig und nicht enzystiert. In den KF nur sehr selten und sehr vereinzelt.

## 11 Literatur

Adamec, L. (2000): Rootless aquatic plant *Aldrovanda vesiculosa*: physiological polarity, mineral nutrition, and importance of carnivory. *Biologia Plantarum* 43: 113 - 119

Adamec, L. (2002): Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytologist* 155: 89 - 100

Adams, R. M. und Smith, G. W. (1977): An S.E.M. Survey Of The Five Carnivorous Pitcher Plant Genera. *American Journal of Botany* 64 (3): 265 - 272

Addicott, J. F. (1974): Predation and prey community structure: an experimental study of the effect of mosquito larvae on the protozoan communities of pitcher plants. *Ecology* 55: 475 - 492

Adlassnig, W. (2003): Jahreszeitliche Farbveränderungen bei *Sphagnum fallax* unter Berücksichtigung der Cytomorphologie. Diplomarbeit, Abteilung für Zellphysiologie und Wissenschaftlichen Film, Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät Universität Wien, Wien. 117 pp.

Adlassnig, W., Emmer, M., Peroutka, M., Sprinzl, R., Piringer, K., Pois, W., Steiner, G. und Lichtscheidl, I. K. (2005a): The Nature Reserve Park "Heidenreichstein" in Lower Austria: An example for conservation, management and economic significance of a regenerating peat bog. In: XVII International Botanical Congress, Vienna. 728

Adlassnig, W., Mayer, E., Peroutka, M., Pois, W. und Lichtscheidl, I. K. (in press-a): The North American Carnivorous Plant *Sarracenia* in Europe: Distribution, Trapping Activity and Phytotelm.

Adlassnig, W., Peroutka, M., Eder, G., Pois, W. und Lichtscheidl, I. K. (in press-b): Ecophysiological observations on *Drosera lusitanica*. *Ecological Research*

Adlassnig, W., Peroutka, M., Lichtscheidl, I. K. und Lambers, H. (2005b): Roots of carnivorous plants. *Plant and Soil* 274: 127 - 140

Adler, W., Oswald, K. und Fischer, R. (1994): *Exkursionsflora von Österreich*. Bestimmungsbuch für alle in Österreich wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten

Gefäßpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung. Wien, Verlag Eugen Ulmer. 1180 pp.

Aeschimann, D., Lauber, K., Moser, D. M. und Theurillat, J.-P. (2004): Flora Alpina. Ein Atlas sämtlicher 4500 Gefäßpflanzen der Alpen. Bern, Haupt-Verlag.

Albert, V. A., Williams, S. E. und Chase, M. W. (1992): Carnivorous Plants: Phylogeny and Structural Evolution. *Science* 257: 1491 - 1495

Aldenius, J., Carlsson, B. und Karlsson, B. (1983): Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation to nutrient content of the substrate. *New Phytologist* 93: 53 - 59

Almborn, D. (1983): Flugtrumpet: *Sarracenia purpurea*, naturiliserad i Sverige (The pitcher-plant, *Sarracenia purpurea*, naturalized in Sweden). *Svensk Botanisk Tidskrift* 77: 209 - 216

Amagase, S. (1972): Digestive enzymes in insectivorous plants. 3. Acid proteases in the genus *Nepenthes* and *Drosera peltata*. *Journal of Biochemistry* 72: 73-81

An, C. I., Fukusaki, E. und Kobayashi, A. (2001): Plasma-membrane H<sup>+</sup>-ATPases are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco. *Planta* 212: 547 - 55

Baffray, M., Brice, F., Danton, P. und Tournier, J.-T. (1989): *Nature et Culture des Plantes Carnivores*. Aix en Provence, Edisud. 178 pp.

Barthlott, W., Fischer, E., Frahm, J.-P. und Seine, R. (2000): First experimental evidence for zoophagy in the Hepatic *Colura*. *Plant Biology* 2: 93 - 97

Barthlott, W., Porembski, S., Seine, R. und Theisen, I. (2004): Karnivoren. Biologie und Kultur fleischfressender Pflanzen. Stuttgart, Eugen Ulmer. 224 pp.

Bauer, S. (1998): Aufnahme und Transport von Lucifer yellow CH in Drüsententakeln von *Drosera capensis*. Diplomarbeit, Abteilung für Zellphysiologie und Wissenschaftlichen Film, Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät Universität Wien, Wien.

Bergel, B. (1991): Vorkommen von *Sarracenia purpurea* in Brandenburg. *Das Taublatt* 17: 20 - 21

Bledzki, L. A. und Ellison, A. M. (1998): Population growth and production of *Habrotrocha rosa* DONNER (Rotifera: Bdelloidea) and its contribution to the nutrient supply of its host, the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. (Sarraceniaceae). *Hydrobiologia* 385: 193 - 200

Bohn, H. und Federle, W. (2004): Insect aquaplaning: *Nepenthes* pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 101: 14138-14143

Bradshaw, W. E. (1983): Interaction between the mosquito *Wyeomyia smithii*, the midge *Metriocnemus knabi*, and their carnivorous host *Sarracenia purpurea*. In: Frank, J. H. und Lounibos, L. P.: *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts for Aquatic Insect Communities*. Medford, Plexus Publishing. 161 - 189

Braem, G. (2002): Fleischfressende Pflanzen. Arten und Kultur. München, Augustus Verlag. 134 pp.

Braune, W., Leman, A. und Taubert, H. (1982): *Planzenanatomisches Praktikum II*. Einführung in den Bau, das Fortpflanzungsgeschehen und die Ontogenie der niederen Pflanzen und die Embryologie der Spermatophyta. Jena, Gustav Fischer Verlag. 426 pp.

Burbridge, F. W. (1897): Note on *Nephentes*. *Journal of the Royal Horticultural Society* 21: 256 - 262

Butler, J. L., Atwater, D. Z. und Ellison, A. M. (2005): Red-spotted newts: An unusual nutrient source for Northern Pitcher Plants. *Northeastern Naturalist* 12: 1 - 10

Carlquist, S. (1976): Wood anatomy of the Roridulaceae; ecological and phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 63: 1003 - 1008

Carow, T. und Fürst, R. (1990): Fleischfressende Pflanzen. Artenübersicht - Kultur - Vermehrung. Mit neu überarbeiteter Insektivoren-Artenliste. Nüddlingen, Verlag Thomas Carow. 71 pp.

Carow, T. (2005): *Heliamphora sarracenoides*, a new species of *Heliamphora* (Sarraceniaceae) from Venezuela. *Carnivorous Plant Newsletter* 34: 4 - 6

Chandler, G. und Anderson, W. J. (1975): Studies on the origin of some hydrolytic enzymes associated with the leaves and tentacles of *Drosera* species and their role in heterotrophic nutrition. *New Phytologist* 77: 51 - 62

Chinery, M. (1993): Pareys Buch der Insekten. Ein Feldführer der europäischen Insekten. Hamburg, Verlag Paul Parey. 328 pp.

Clarke, C., Moran, J., Merbach, M., Frazier, C. und Chua, L. (2001): *Nepenthes* of Sumatra and peninsular Malaysia. Kota Kinabalu, Natural History Publications (Borneo). 325 pp.

Cresswell, J. E. (1992): The morphological correlates of prey capture and resource parasitism in pitchers of the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. *American Midland Naturalist* 129: 35 - 41

D'Alessi, F. (2004): Report of a high latitude population of *Sarracenia purpurea* ssp. *purpurea* growing on poisonous deep mantle rocks. In: 5th I. C. P. S. Congress, Lyon. 33

Darwin, C. (1875): Insectivorous Plants. London, John Murray. 462 pp.

DeBuhr, L. E. (1976): Field notes on *Cephalotus follicularis* in Western Australia. *Carnivorous Plant Newsletter* 5: 8 - 9

Denffer, D. v., Ziegler, H., Ehrendorfer, F. und Besinsky, A. (1983): Straßburger. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. 1161 pp.

Dixon, K. W. und Pate, J. S. (1978): Phenology, morphology and reproductive biology of the tuberous sundew, *Drosera erythrorhiza* Lindl. *Australian Journal of Botany* 26: 441 - 454

Dudley, J. L. (1984): Algal communities in the leaf liquid of the pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. *Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America* 58: 213-215

Figueira, J. E. C., Vasconcelosneto, J. und Jolivet, P. (1994): A new protocarnivorous plant from Brasil, *Paepalanthus bromelioides* Silv. (Eriocaulaceae). *Revue d'Ecologie-La Terre et la Vie* 49: 3 - 9

Fischer, E., Porembski, S. und Barthlott, W. (2000): Revision of the genus *Genlisea* (Lentibulariaceae) in Africa and Madagascar with notes on ecology and phytogeography. *Nordic Journal of Botany* 20: 291 - 318

- Folkerts, G. W. (1982): The gulf coast pitcher plant bogs. *American Scientist* 70: 260 - 267
- Forsterre, Y., Skotheim, J. M., Dumais, J. und Mahadevan, L. (2005): How the Venus flytrap snaps. *Nature* 433: 421 - 425
- Foss, P. J. und O'Connel, C. (1984): Further observations on *Sarracenia purpurea* in County Kildare. *Irish Naturalist's Journal* 21: 264 - 266
- Frank, J. H. und Lounibos, L. P. (1983): Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. New Jersey.
- Frazier, C. K. (2000): The enduring controversies concerning the process of protein digestion in *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Carnivorous Plant Newsletter* 29: 56 - 61
- Froebe, H. A. und Baur, N. (2003): Die Morphogenese der Kannenblätter von *Cephalotus follicularis*. In: Lit., L. A. W.: *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt*. Mainz, 1 - 9
- Fürsch, H. (2001): *Sarracenia purpurea* im Bayrischen Wald. *Berichte der Bayrischen Botanischen Gesellschaft* 71: 169 - 170
- Gaume, L., Digiusto, B., Fargeas, E., Perret, P., Labat, J.-J., Gorb, E., Gorb, S. und Rowe, N. (2004): Diversité des mécanismes impliqués dans la capture des insectes chez les *Nepenthes* du sud-est asiatiques: aspects fonctionnels, écologiques et évolutifs. In: 5th I. C. P. S. Congress, Lyon. 33
- Gebühr, C., Pohlon, E., Schmidt, A. R. und Küsel, K. (2005): Development of the microalgae communities in the phytotelmata of *Sarracenia purpurea* L. In: XVII International Botanical Congress, Vienna. 728
- George, U. (1988): Inseln in der Zeit. Venezuela-Expeditionen zu den letzten weißen Flecken der Erde. Hamburg, GEO im Verlag Gruner + Jahr AG & Co. 266 pp.
- Gerlach, D. (1977): *Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung*. Stuttgart, Thieme. 311 pp.
- Gibson, T. C. (1983): On the cultivation of the giant Malaysian pitcher plant (*Nepenthes rajah*). *Carnivorous Plant Newsletter* 12: 82 - 84

Godt, M. J. W. und Hamrick, J. L. (1999): Genetic divergence among intraspecific taxa of *Sarracenia purpurea*. Systematic Botany 23: 427 - 438

Grospietsch, T. (1965): Wechseltierchen (Rhizopoden). Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co. 80 pp.

Gunning, B. E. S. und Steer, M. W. (1996): Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle. Struktur und Funktion. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag. 131 pp.

Harde, K. W. und Severa, F. e. (2000): Der Kosmos Käferführer. Die mitteleuropäischen Käfer. Stuttgart, Franckh-Kosmos Verlags-GmbH & Co. 352 pp.

Harshberger, J. W. (1925): Notes on the Portuguese insectivorous plant *Drosophyllum lusitanicum*. Proceedings of the American Philosophical Society 64: 51 - 54

Hartmeyer, S. (1997): Carnivory of *Byblis* Revisited - A Simple Method for Enzyme Testing on Carnivorous Plants. Carnivorous Plant Newsletter 26: 39 - 45

Hartmeyer, S. R. H. (1996): *Sarracenia purpurea* am "Naturstandort" in der Schweiz. Das Taublatt 28: 11 - 15

Heard, S. B. (1994): Pitcher plant midges and mosquitoes: a processing chain commensalism. Ecology 75: 1647 - 1660

Heard, S. B. (1998): Capture rates of invertebrate prey by the pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. American Midland Naturalist 139: 78 - 79

Hegi, G. (1906): Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Mit besonderer Berücksichtigung von Oesterreich, Deutschland und der Schweiz. Zum Gebrauch in den Schulen und zum Selbstunterricht. Berlin, Parey.

Hegner, R. W. (1926): The protozoa of the pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. Biological Bulletin 50: 271 - 276

Hepburn, J. S., John, E. Q. S. und Jones, F. M. (1920): The absorption of nutrients and allied phenomena in the pitchers of the Sarraceniaceae. J. Franklin Inst. 189: 147 - 184

Hepburn, J. S., Jones, F. M. und St.John, E. Q. (1927): The biochemistry of the American pitcher plants: Biochemical studies of the North American Sarraceniaceae. Transactions of the Wagner Free Institute of Science of Philadelphia 11: 1 - 95

Heslop-Harrison, Y. (2004): Biological Flora of the British Isles: *Pinguicula* L. Journal of Ecology 92: 1071 - 1118

Hibbs, A. R. (2004): Confocal microscopy for biologists. New York, Kluwer Academic / Plenum Publishers. 467 pp.

Hogenstrijd, G. (2004): Carnivorous plant expedition in Venezuela and general plant protection and conservation. In: 5th I. C. P. S. Congress, Lyon. 33

Hua, Y. J. und Kuizheng, L. (2004): The special relationship between *Nepenthes* and tree frogs. Carnivorous Plant Newsletter 33: 23 - 24

Jaffe, K., Blum, M. S., Fales, H. M., Mason, R. T. und Cabrera, A. (1995): On insect attractants from pitcher plants in the genus *Heliamphora* (Sarraceniaceae). Journal of Chemical Ecology 21: 379 - 384

Jeanmonod, D. (2001): Plantes invasives: Impacts et menaces. In: SANU-Workshop: Invasive Neophyten - Standortbestimmungen und Ausblick., Biel. 24

Jentsch, J. (1972): Enzymes from carnivorous plants (*Nepenthes*). Isolation of the protease nepenthacin. FEBS Letters 21: 273-276

John, I. und Schnabel, H. (2005): Exkursionsführer der DGMT-Moortagung in Dresden-Marsdorf. In: Moore im sächsischen Tief- und Hügelland, Dresden - Marsdorf. 2

Juniper, B. E., Robins, R. J. und Joel, D. M. (1989): The Carnivorous Plants. London, Academic Press Limited. 353 pp.

Karrer, W. (1958): Konstitution und Vorkommen der organischen Pflanzenstoffe (exclusive Alkaloide). Basel, Birkhäuser. 1207 pp.

Kertland, M. P. H. (1968): *Sarracenia purpurea* as an introduced plant in Ireland. Irish Naturalist's Journal 16: 50 - 51

Kingsolver, J. G. (1979): Thermal and hydric aspects of environmental heterogeneity in the pitcher plant mosquito. Ecological Monographs 49: 357 - 376

Kingsolver, J. G. (1981): The effect of environmental uncertainty on morphological design and fluid balance in *Sarracenia purpurea* L. Oecologia 48: 364 - 370

Kitching, R. L. (2000): Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. New York, Cambridge University Press. 431 pp.

Klotter, H.-E. (1970): Grünalgen (Chlorophyceen). Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co. 74 pp.

Küster, E. (1935): Die Pflanzenzelle. Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese. Jena, Fischer Verlag. 672 pp.

Lavarack, P. S. (1979): Rainforest *Drosera* of north Queensland. Carnivorous Plant Newsletter 8: 61 - 62

Li, H., Song, F., Wang, H., Zhang, S., Larivee, R. und Schlauer, J. (2004): Early cretaceous Sarracenian pitcher plants from Western Liaoning of China. In: 5th I. C. P. S. Congress, Lyon. 33

Lindquist, J. (1975): Bacteriological and ecological observations of the Northern Pitcher Plant, *Sarracenia purpurea* L. Carnivorous Plant Newsletter 4: 65 - 66

Linne von Berg, K.-H., Hoef-Emden, K., Marin, B. und Melkonian, M. (2004): Der Kosmos-Algenführer. Die wichtigsten Süßwasseralgen im Mikroskop. Stuttgart, Kosmos. 366 pp.

Lloyd, F. E. (1942): The Carnivorous Plants. New York, Ronald Press. 352 pp.

Lösch, R. (1990): Kannenpflanzen. Insektenfressende Standortspezialisten und biogeographische Indikatoren. Biologie in unserer Zeit 20: 26 - 32

Lüttge, U. (1964): Investigations on the physiology of carnivorous plant glands: IV. The kinetics of chloride secretion by the gland tissue of *Nepenthes*. *Planta* 68: 44 - 56

Lüttge, U. (1966): Untersuchungen zur Physiologie der Carnivoren Drüsen. V. Mikroautoradiographische Untersuchungen der Chloridsekretion durch das Drüsengewebe von *Nepenthes*. *Planta* 68: 269 - 285

Mabberley, W. J. (2000): The Plant Book. Cambridge, Cambridge University Press. 858 pp.

Mameli, E. (1916): Ricerche anatomiche fisiologiche e biologiche sulla *Martynia lutea* Lindl. Atti dell'Università di Pavia 2: 137 - 188

Mandrolli, P. (1998): Introduction to biological particles. In: Mandrolli, P., Comtois, P. und Levizzani, V.: Methods in aerobiology. Bologna, Pitagora Editrice. 1 - 13

Marabini, J. (1994): *Sarracenia purpurea* L. – ein dauerhafter Gast in einem fränkischen Teichflachmoor. In: Welss, W., Nezdal, W. und Schönfelder, P.: Festschrift für Prof. Dr. Adalbert Hohenester zum 75. Geburtstag. Regensburg, Regensburgische Botanische Gesellschaft. 886

Matthes, D. und Wenzel, F. (1966): Die Wimpertiere (Ciliata). Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung, W. Keller & Co. 111 pp.

Mayer, E., Adlassnig, W., Peroutka, M. und Lichtscheidl, I. K. (2005): Microflora in the Traps of Pitcher Plants. In: XVII International Botanical Congress, Vienna. 728

Molisch, H. (1916): Die Eiweißproben. Makroskopisch angewendet auf Pflanzen. Zeitschrift für Botanik 8: 124 - 131

Moran, J. A., Clarke, C. M. und Hawkins, B. J. (2003): From carnivore to detritivore? Isotopic evidence for leaf litter utilization by the tropical pitcher plant *Nepenthes ampullaria*. International Journal of Plant Sciences 164: 635-639

Morrissey, S. M. (1960): The secretion of acid by *Nepenthes*. Journal of Physiology 150: 16 - 17

Nash, R. C. (1973): Tuberous *Droseras* in South Australia. Carnivorous Plant Newsletter 2: 63 - 65

Naucke, W. (1990): Chemie von Moor und Torf. In: Göttlich, K.: Moor- und Torfkunde. Stuttgart, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 237 - 261

Nerz, J. (2000): *Heliamphora hispida* (Sarraceniaceae), a new species from Cerro Neblina, Brazil-Venezuela. Carnivorous Plant Newsletter 29: 37 - 41

Nerz, J. (2004a): *Heliamphora elongata* (Sarraceniaceae), a new species from Ilu-Tepui. Carnivorous Plant Newsletter 33: 111 - 116

Nerz, J. (2004b): The unique species-diversity of carnivorous plants in the Guyana Highland-Shield: Observations in the genus *Heliamphora* and other carnivorous clants. In: 5th I. C. P. S. Congress, Lyon. 33

Newell, S. J. und Nastase, A. J. (1998): Efficiency of insect capture by *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae), the northern pitcher plant. American Journal of Botany 85: 88 - 91

Nitschke, T. (1860): Wachstumsverhältnisse des rundblattigen Sonnenthaues. Botanische Zeitung 18: 57 - 69

Owen, T. P., Jr. und Lennon, K. A. (1999): Structure and development of the pitchers from the carnivorous plant *Nepenthes alata* (Nepenthaceae). American Journal of Botany 86: 1382

Owen, T. P., Lennon, K. A., Santo, M. J. und Anderson, A. N. (1999): Pathway for nutrient transport in the pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata*. Annals of Botany 84: 459 - 466

Oye, P. v. (1921): Zur Biologie der Kanne von *Nepenthes melamphora*. Biologisches Zentralblatt 41: 529 - 534

Pant, D. D. und Bhatnagar, S. (1977): Morphological studies in *Nepenthes* (Nepenthaceae). Phytomorphology 27: 13 - 34

Pietropaolo, J. und Pietropaolo, P. (1986): Carnivorous plants of the world. Portland, Timber Press. 206 pp.

Pissarek, H. P. (1965): Beobachtungen über das Blühen von *Drosera rotundifolia*. Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein 36: 26 - 29

Plachno, B. und Jankun, A. (2004): Transfer cell wall architecture in secretory hairs of *Utricularia intermedia* traps. *Acta Biologica Cracoviensia series Botanica* 46: 193 - 200

Plummer, G. L. und Jackson, T. H. (1963): Bacterial activities within the sarcophagus of the insectivorous plant, *Sarracenia flava*. *Am. Midl. Nat.* 69: 462 - 469

Plummer, G. L. und Kethley, J. B. (1964): Foliar absorption of amino-acids, peptides and other nutrients by the pitcher-plant *Sarracenia flava*. *Botanical Gazette* 125: 245 - 260

Pranjic, K. (2004): Zur Ökologie Karnivorer Pflanzen: Die Rolle von Mikroorganismen beim Abbau von Tieren durch fleischfressende Pflanzen. Diploma Thesis, Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Vienna. 145 pp.

Pranjic, K., Adlassnig, W., Peroutka, M., Pois, W., Mayer, E., Emmer, M. und Lichtscheidl, I. K. (in press): Flora und Ökologie des Hochmoors "Schwarzes Moos".

Prankevicius, A. B. und Cameron, D. M. (1991): Bacterial dinitrogen fixation in the leaf of the northern pitcher plant (*Sarracenia purpurea*). *Canadian Journal of Botany* 69: 2296 - 2298

Prescott, G. W. (1978): How to know the freshwater algae. Boston, Bou Ridge, Dubeque, Madison, New York, San Francisco, St. Louis, C. Brown Company Publishers.

Pringsheim, E. G. und Pringsheim, O. (1967): Kleiner Beitrag zur Physiologie von *Utricularia*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 57: 1 - 10

Rice, B. (1998): Testing The Appetites of *Ibicella* and *Drosophyllum*. *Carnivorous Plant Newsletter* 28: 40 - 43

Ricek, E. W. (1982): Die Flora der Umgebung von Gmünd im niederösterreichischen Waldviertel. In: Zoologisch-botanische Gesellschaft in Österreich. Wien,

Riedel, M., Eichner, A. und Jetter, R. (2003): Slippery surfaces of carnivorous plants: composition of epicuticular wax crystals in *Nepenthes alata* Blanco pitchers. *Planta* 218: 87-97

Riedl, R. W. (1980): *Cephalotus follicularis* - The Western Australia Pitcher Plant. *Carnivorous Plant Newsletter Of Australia* 4: 15

Roberts, P. R. und Oosting, J. J. (1958): Responses of Venus fly trap (*Dionea muscipula*) to factors involved in its endemism. Ecological Monographs 28: 193 - 218

Rojo-Herguedas, I. und Olmo, J. L. (1999): The ciliated protozoa of the pitcher plant *Sarracenia purpurea*. Acta Protozoologica 38: 155 - 159

Roszak, R. und Rambour, S. (1997): Uptake of Lucifer Yellow by plant cells in the presence of endocytotic inhibitors. Protoplasma 199: 198 - 207

Rychnovska-Soudkova, M. (1953): Studie o minerální výžive rostliny *Drosera rotundifolia* L. I. Vliv kalcia ako dôležitý fysiologický a ekologický cinitel (A study on the mineral nutrition of *D. rotundifolia*. 1. The physiological and ecological role of calcium). Preslia 25: 51 - 66

Rychnovska-Soudkova, M. (1954): Studie o minerální výžive rostliny *Drosera rotundifolia* L. 2. Koronova sorpce dusiku v anorganike forme (A study of the mineral nutrition of *D. rotundifolia*. 2. The absorption of inorganic nitrogen by the roots). Preslia 26: 55 - 66

Schaefer, M., Bohlken, H., Reichstein, H., Sattler, K., Schmidt, E. und Sick, F. (2000): Fauna von Deutschland. Ein Bestimmungsbuch unserer heimischen Tierwelt. Wiebelsheim, Quelle & Meyer. 791 pp.

Schlauer, J. (1986): Nomenclatural synopsis of carnivorous phanerogamous plants. A world carnivorous plant list. Carnivorous Plant Newsletter 15: 59 - 117

Schneider Santos, J. O., Potter, P. E., Reis, N. J., Hartmann, L. A., Fletcher, I. R. und McNaughton, N. J. (2003): Age, source, and regional stratigraphy of the Roraima supergroup and Roraima-like outliers in northern South America based on U-Pb geochronology. Bulletin of the Geological Society of America 115: 331 - 348

Schnell, D. E. (1976): Carnivorous Plants of the United States and Canada. Winston Salem, John F. Blair.

Schnell, D. E. (1980): Note on the biology of *Sarracenia oreophila* (Kearney) Wherry. Castanea 45: 166 - 170

Schröder, H. (1977): Mikrobiologisches Praktikum. Berlin, Volk und Wissen Volkseigener Verlag. 220 pp.

Schulze, W., Schulze, E. D., Pate, J. S. und Gillison, A. N. (1997): The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants *Nepenthes mirabilis*, *Cephalotus follicularis* and *Darlingtonia californica*. *Oecologia* 112: 464 - 471

Slack, A. (2000): Carnivorous Plants. Yeovil, MIT-Press. 240 pp.

Speirs, D. C. (1981): The evolution of carnivorous plants. *Carnivorous Plant Newsletter* 10: 62 - 65

Steiner, G. M. (1982): Österreichischer Moorschutzkatalog. Vienna, Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz. 236 pp.

Steiner, G. M. (1992): Österreichischer Moorschutzkatalog. Wien, Styria Medienservice, Verlag Ulrich Moser. 509 pp.

Steinhauser, G., Adlassnig, W., Musilek, A., Peroutka, M. und Bichler, M. (2005): Erstmaliger Nachweis über die Aufnahme von K in fleischfressende Pflanzen mittels  $^{42}\text{K}$ . In: 20. Seminar für Aktivierungsanalyse, München. 20

Steinhauser, G., Adlassnig, W., Musilek, A., Peroutka, M. und Bichler, M. (in press): Uptake of potassium, iron, and manganese by carnivorous plants. In: International Conference on Application of Radiotracers in Chemical, Environmental and Biological Sciences, Kolkata.

Streble, H. und Krauter, D. (2002): Das Leben im Wassertropfen. Mikroflora und Mikrofauna des Süßwassers. Ein Bestimmungsbuch. Stuttgart, Franckh-Kosmos- Verlags-GmbH & Co. 428 pp.

Studnicka, M. (2003): Observations on life strategies of *Genlisea*, *Heliamphora*, and *Utricularia* in natural habitats. *Carnivorous Plant Newsletter* 32: 57 - 61

Takhtajan, A. L. (1969): Flowering Plants: Origin and Dispersal. Edinburgh, Oliver and Boyd.

Taylor, P. (1994): The genus *Utricularia* - a taxonomic monograph. London, Royal Botanic Gardens, Kew. 724 pp.

Tischutkin, N. (1889): Die Rolle der Bakterien bei der Veränderung der Eiweissstoffe auf den Blättern von *Pinguicula*. Deutsche Botanische Gesellschaft 7: 346 - 355

Vaculik, A., Kounda-Kiki, C., Sarthou, C. und Ponge, J. F. (2004): Soil invertebrate activity in biological crusts on tropical inselbergs. European Journal of Soil Sciences 55: 539 - 549

Volgger, M. (2004): Wurzelhaare von *Triticum aestivum* unter Einwirkung von osmotischem Stress und Salz. Diplomarbeit, Abteilung für Zellphysiologie und Wissenschaftlichen Film, Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät  
Universität Wien, Wien. 141 pp.

Voß, H.-J. (2005): Fallenstellerei unter Wasser. Die Fangblasen des Wasserschlauchs *Utricularia*. Mikrokosmos 94: 199 - 201

Wehrhahn, R. H. (o. J.): Taschenbuch der botanischen Pflanzennamen. Nordhausen, Heinrich Killinger Verlagsgesellschaft. 196 pp.

Williams, S. E., Albert, V. A. und Chase, M. W. (1994): Relationships of Droseraceae: A cladistic analysis of rbcL sequence and morphological data. American Journal of Botany 81: 1027 - 1037

Zavortink, T. J. (1985): *Zinzala*, a new subgenus of *Wyeomyia* with two new species from pitcher-plants in Venezuela (Diptera, Culicidae, Sabethini). The Wasmann Journal of Biology 43: 46 - 59

### Online-Quellen:

<http://www.plantarara.com>

<http://www.fleischfressendepflanzen.de>

<http://www.wistuba.com>

<http://www.drosophyllum.com>

<http://dc2.uni-bielefeld.de/dc2/tip/urease.html>

[http://ac16.uni-paderborn.de/lehrveranstaltungen/\\_aac/prakt/ind\\_9.html](http://ac16.uni-paderborn.de/lehrveranstaltungen/_aac/prakt/ind_9.html)