Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration.

Von **Wilhelm Hermann.**

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

In der Ordnung der Scitamineen beansprucht durch ihre Eigentümlichkeiten die Familie der Marantaceen in gleicher Weise die Aufmerksamkeit des Physiologen und Biologen. Sie ist ausgezeichnet durch besonders große, meist farbenreiche Blätter. Das charakteristischste Merkmal jedoch, wodurch sich die Familie von allen übrigen derselben Ordnung unterscheidet, ist im Übergang des Blattstiels in die Lamina zu suchen. Dieser zeigt eine ganz eigene Struktur: er ist zu einem Gelenk ausgebildet. Mit ihm führen die Marantaceen eine Reihe von Bewegungen aus, die schon mehrfach zu Erörterungen Anlaß gegeben haben. Neben der Anatomie, die von Körnike, Schwendener, Petit, Debski behandelt wurde, stand hauptsächlich die Frage nach dem Zustandekommen der Bewegungen im Vordergrund. Sie ist von Debski, Schwendener und Möbius untersucht worden, ohne daß jedoch diese Forscher in allen Punkten zu einem einheitlichen Resultat gekommen wären. Möbius selbst sagt, daß noch viele und mannigfaltige Untersuchungen vorgenommen werden müßten, um die Frage zu entscheiden.

Ich habe, wie aus dem folgenden ersichtlich ist, mich bemüht, einen Teil dieser notwendigen Versuche zu machen und ein wenig zur Klärung der Frage beizutragen.

Auf den anatomischen Bau der Marantaceen will ich nicht näher eingehen, er ist genau bekannt und ich verweise auf die oben genannten Schriften. Nur so viel will ich schildern, als zum Verständnis des Folgenden nötig ist.

Der Bau des Blattstieles zeigt keine besonderen Merkmale. Auffallend ist vielleicht die regelmäßige halbmondförmige Anordnung der Gefäßbündel, wenigstens ist eine solche bei anderen Monokotylen

selten. Aber diese Eigentümlichkeit teilt sich auch dem Gelenk und der Mittelrippe des Blattes mit und ist kein besonders charakteristisches Merkmal des Blattstieles. Die Epidermis und der Bastbelag der Gefäßbündel sind mehr oder minder stark verholzt. Der Stiel geht ziemlich unvermittelt in das Gelenk[1]) über (Fig. 1).

Der Querschnitt des Gelenkes (Fig. 2) zeigt in der Regel elliptische Form. In diesen sind die Epidermis (*a*) und die Phloëmbelege der Gefäßbündel unverholzt, nur bei älteren Blättern läßt sich in ihnen mit Phloroglucin-Salzsäure Holzreaktion erzielen.

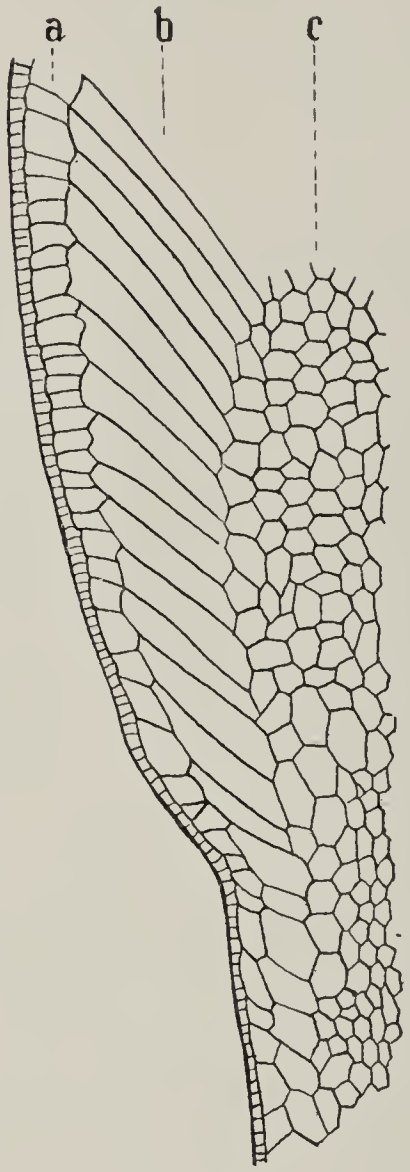


Fig. 1.

Die Unterseite des Gelenkes weist eine große Anzahl von Spaltöffnungen auf, während auf der Oberseite nur wenige zu zählen sind. Schwendener hat die Zahlenwerte, die sich für die Spaltöffnungen auf der

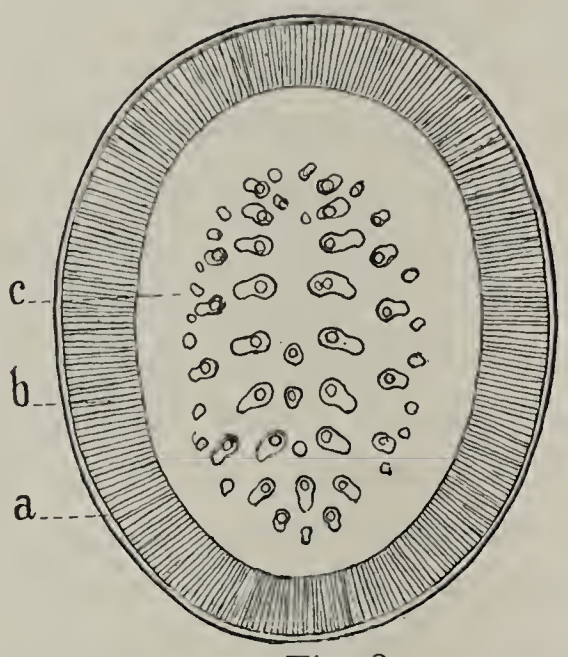


Fig. 2.

Unterseite des Gelenkes, des Blattstiels und der Spreite ergeben, in einer Tabelle zusammengestellt. Da die Werte für Calathea Lietzei, Ctenanthe setosa (Phrynium setosum) und Maranta Kerchoveana, die ich nachprüfen konnte, mit den von mir gefundenen annähernd übereinstimmten, gebe ich sie hier wieder.

---

1) In der Literatur ist die Bezeichnung „Gelenkpolster" üblich; doch will ich den Ausdruck vermeiden, da er bei den Marantaceen die tatsächlichen Verhältnisse nicht immer genau wiedergibt. Es gibt manche Spezies, bei denen der Umfang des Gelenke nicht größer ist, als der des Stiels, ja sogar diesen nicht einmal erreicht, z. B. Calathea pacifica. Lind. u. Andr., Maranta Lindeniana, Thalia dealbata.

Name der Pflanze	Zahl der Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter		
	Polster	Blattstiel	Spreite
Maranta Kerchoveana	360	15	60
Maranta oblongifolia	240	4	110
Stromanthe porteana.	300	4	140
Ctenanthe setosa.	190	18	140
Calathea Lietzei	580	12	110
Calathea princeps	460	30	290
Calathea pulchella	510	6	120
Calathea smaragdina	310	20	170

Bei Betrachtung der Tabelle fällt die große Überzahl der Spaltöffnungen auf, die die Gelenkunterseite im Verhältnis zu den anderen Pflanzenteilen aufzuweisen hat. Daß eine solche Tatsache beachtenswert ist und nicht ohne Bedeutung sein kann, schien mir auf der Hand zu liegen.

Auf der Gelenkoberseite zeigt die Epidermis meist Behaarung, deren Stärke jedoch sehr verschieden ist. Während Ctenanthe setosa viele Haare hat, ist M. arundinacea so gut wie haarlos. Die Bedeutung dieser Haare ist nicht erkannt; Debski glaubt sie darin zu finden, daß er ihnen die Aufgabe zuschreibt, das von der Lamina herabfließende Wasser zu dem Stiel abzuleiten. Aber bei der Art der Haarausbildung und bei ihrem häufigen Fehlen erscheint mir eine solche Deutung unwahrscheinlich zu sein. Mir ist nur aufgefallen, daß da, wo die Behaarung fehlt, häufig eine andere Färbung des Gelenks zu beobachten ist.

Unter der Epidermis liegt ein aus ein bis zwei Schichten bestehendes Parenchymgewebe (*a*) (Fig. 1). Auf dieses folgt der Ring des für die Marantaceen so eigentümlichen Wassergewebes (*b*). Der Name ist von Petersen eingeführt; er hat, wie Schwendener zeigt, seine volle Berechtigung, denn es kommen den Zellen die Eigenschaften eines echten „Wassergewebes“ zu. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein Blatt welken läßt. Zunächst nimmt das Wassergewebe an Volumen ab, und erst wenn das Wasser desselben verbraucht ist, beginnt das übrige Gewebe einzutrocknen. Das Gewebe besitzt also die Fähigkeit, seinen wässerigen Inhalt an andere Zellen abzugeben. Zu beachten ist jedoch hierbei, daß die innerhalb des Wassergewebes liegenden Zellen außerordentlich gut vor Verdunstung geschützt sind. Die Wasserzellen schließen sich eng aneinander, ohne jede Spur von Interzellularen oder erkennbaren Tüpfeln. Trotzdem doch eine genügende

Anzahl von Spaltöffnungen in der Epidermis ist, läßt sich bei abgeschnittener Lamina und verschlossener Schnittfläche mit der Saugpumpe keine Luft durch das Gelenk saugen. Das Wassergewebe besteht aus lebenden, plasmolysierbaren, einen Kern führenden Zellen.

Die einzelne Zelle ist langgestreckt (Fig. 1), von prismatischer Form, der Querschnitt ist ein Sechseck (Fig. 3).

Die Zellen sind in der Regel so orientiert, daß sie mit der Radialebene einen Winkel von 30—60° bilden.

Das Wassergewebe findet aber keineswegs im Gelenk seinen Abschluß, es zieht sich etwa bis zur Hälfte des Blattes am Mittelnerv hin.

Abgelöst wird das Wassergewebe nach innen zu durch einen breiten Ring von Parenchymzellen (*c*), die im Stiel nicht vorhanden sind. Die Breite dieses Ringes (*c*) ist wechselnd und bei den einzelnen Arten verschieden. Zu beachten ist die Tatsache, daß in der Regel die Zone der

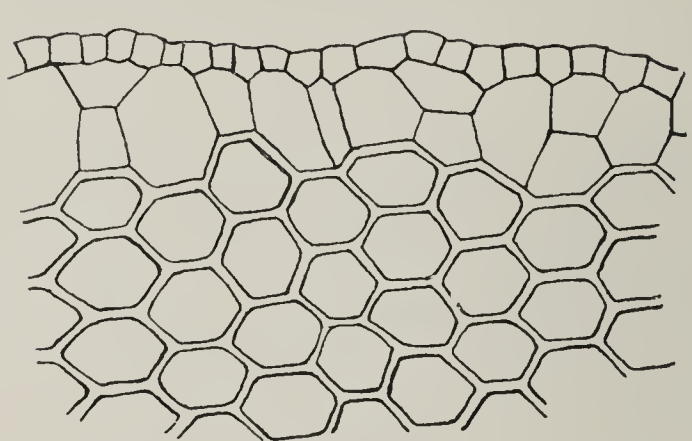


Fig. 3.

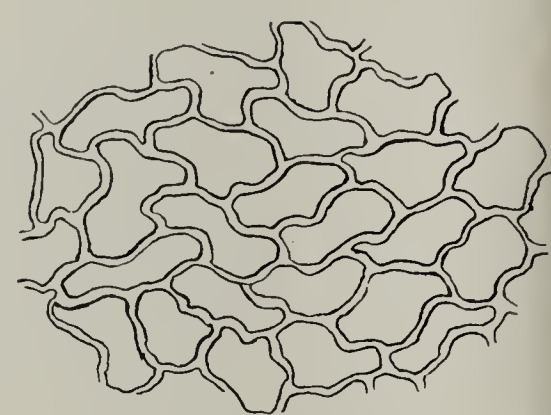


Fig. 4.

Parenchymzellen (*c*) auf der Oberseite breiter ist als auf der Unterseite (Fig. 2). Die Unterschiede sind oft ganz beträchtlich; so zählte ich z. B. mehrfach bei Ctenanthe setosa acht Zellagen mehr auf der Oberseite; bei anderen Spezies ist der Unterschied weniger auffallend, z. B. bei Lindeniana, wo es nie mehr als zwei Zellreihen waren.

Innerhalb dieses Parenchymrings liegen die Gefäßbündel in der oben angegebenen Anordnung mit starkem, unverholztem Bastfaserbelag, der besonders auf der Innenseite hervortritt. Zwischen ihnen liegen Interzellularräume, die zwar groß sind, aber die des Stiels an Weite doch nicht erreichen. Wie dort sind sie von Diaphragmen durchbrochen. So viel vom Bau des normalen geraden Gelenkes.

Hat das Blatt sich gekrümmt, so treten eine Reihe von Veränderungen auf. Die Wassergewebezellen sind zwar noch gerade, ein Beweis ihrer großen Biegungsfestigkeit, aber ihr Querschnitt ist ein anderer geworden. Auf der Oberseite des Gelenkes allerdings kann man noch

die alte Gestalt beobachten, auf der Unterseite jedoch erscheinen die Zellen zusammengepreßt (Fig. 4).

Die Untersuchung dieser Verhältnisse ist nicht ganz leicht, wie schon Debski gesehen hat; denn die Veränderungen gehen, sobald die Schnitte ins Wasser gelegt werden, schnell wieder zurück und es ist kaum möglich ein Präparat solcher zusammengepreßter Zellen herzustellen, da auch die sonst bewährten Fixierungsmethoden versagen.

Die Weite der Interzellularräume im Parenchym zwischen den Gefäßbündeln ist bedeutend kleiner geworden, häufig (Ctenanthe setosa) schienen sie ganz geschwunden, während die Zone der Parenchymzellen sich auf deren Kosten vergrößert hat, indem die einzelnen Zellen breiter geworden sind. Manchmal kann man sehen, wie die Parenchymzellen, die zwischen den Gefäßbündeln liegen, direkt zusammengedrückt sind. Was hier von dem Gelenk gesagt wurde, gilt gleichermaßen für den Teil der Mittelrippe, der analogen Bau hat. Ist die Krümmung wieder zurückgegangen, so nimmt auch das Gelenk seine ursprüngliche Gestalt wieder an.

Bei älteren Blättern, die lange Zeit ihre Bewegungen ausgeführt haben und dann reaktionslos geworden sind, ist der Bastbelag der Gefäßbündel verholzt.

Hiermit glaube ich das Nötigste aus der Anatomie mitgeteilt zu haben; es sind nur noch einige Bemerkungen über die Bewegungen anzuführen. Die Stelle, an der die Marantaceen-Blätter ihre Krümmungen ausführen, ist, wie zu erwarten steht, meist das Gelenk selber und zwar bei fast allen Arten, deren Gelenke auch wirkliche „Polster“ sind. Andere Arten führen, wie es auch von Schwendener und Debski erwähnt wird, die Bewegungen normalerweise nicht im Gelenk, sondern in dem unteren Teil der Spreite aus, z. B. M. Lindeniana, Cal. flavescens. Auch gibt es einzelne Arten, die im allgemeinen überhaupt keine Krümmung zeigen, wie etwa Cal. pacifica. Genauere Angaben über den Ort der Krümmung zu machen ist nicht möglich. Bei Ct. setosa schien es mir, als ob unter normalen Verhältnissen das untere Drittel des Gelenkes bevorzugt sei; aber es gab auch sehr viele Ausnahmen und bei anderen Spezies ließen sich nie so viel übereinstimmende Beobachtungen machen, daß man aus ihnen eine Regel hätte ableiten können.

Wie entstehen nun aber diese Krümmungen? Diese Frage, die sich naturgemäß jedem Physiologen sofort aufdrängt, ist wie erwähnt, von Schwendener, Debski und Möbius in Angriff genommen worden, jedoch mit so verschiedenen Ergebnissen, daß es sich wohl verlohnt, die Frage nochmals zu behandeln.

Schwendener gibt folgende Vorstellung von der Bewegungsmechanik. Er geht zunächst von den Vorgängen beim Welken aus. Hierbei ändert sich sowohl das Volumen der Wasserzellen, als auch die Winkel, unter denen ihre Achse die Achse des Gelenkes schneidet. „Die schräg gestellten Zellen bewegen ihre peripherischen Enden nicht bloß nach innen, sondern zugleich nach oben; sie drücken so in dieser Richtung auf die benachbarten Gewebe und somit auch auf die Epidermis. Im oberen der Spreite zugekehrten Teile des Polsters kommt infolgedessen longitudinale Druckspannung, im unteren dagegen Zugspannung zustande. Diese Spannungen finden ihren Ausdruck in der ungleichen Verkürzung, welche die verschiedenen Längsabschnitte des Polsters beim Austrocknen erfahren.“ — „Die Bewegungen des Wassergewebes erinnern hiernach an das Spiel eines Systems von Blasebälgen, die man sich in Gestalt eines Zylindermantels um eine zentrale Achse gruppiert denkt. Als Längsrichtung derselben wäre aber nicht, wie bei anderen stielrunden Organen, die radiale, sondern eine unter verschiedenen Winkeln zur Polsterachse geneigte anzunehmen. Ein von außen wirkender seitlicher Druck hätte unter diesen Umständen zur Folge, daß die einzelnen Blasebälge sich radial verschmälern und gleichzeitig steiler aufrichten, wobei die Wanddicke des Zylindermantels sich entsprechend verkleinern müßte. Das ist im wesentlichen auch das Verhalten der schräg gestellten Zellen des Wassergewebes.“

Ähnlich ist das Verhalten des Wassergewebes bei heliotropischen Krümmungen des Gelenks, „nur daß hierbei die Konvex- und Konkavseite sich natürlich entgegengesetzt verhalten“. Die Neigungswinkel der Wassergewebszellen differieren auf den beiden Hälften nach Schwendener's Angabe um etwa 5—9°. Wie beim Welken werden die Winkel auf der Unterseite des Gelenks kleiner, indem diese Wasser abgeben; auf der Oberseite werden sie größer, indem sie Wasser aufnehmen.

Wo die Perzeption des Reizes statthat, kann Schwendener nicht mit Bestimmtheit sagen; es ist ihm wahrscheinlich, daß sie im „Rindenparenchym“ stattfindet, da das Wassergewebe nicht aktiv krümmungsfähig zu sein scheint, dagegen ist es nach seiner Meinung noch für Licht empfänglich. Schwendener stützt seine Ansicht auf Versuche, die später beleuchtet werden sollen.

Für die auffallende Tatsache der großen Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite kommt Schwendener zu keinem Ergebnis. Ein gut Teil Schuld daran mag wohl der Umstand haben, daß er „die Ansicht für unbegründet hält, die Spaltöffnungen in erster Linie als Regulatoren der Transpiration anzusehen“.

Debski[1]) kommt auf Grund der Untersuchungen über die heliotropischen Bewegungen zu einem etwas anderen Resultat. Er erklärt das Zustandekommen der Bewegung durch die Annahme, daß der Turgor sich auf den antagonistischen Seiten ändere und daß auf der Unterseite des Gelenkes durch Erhöhung des Turgors eine starke Kontraktion im Gelenk eintrete. Durch diese Verkürzung würde die Bewegung ausgelöst werden. Er erhärtet seine Annahme durch den Hinweis auf die Krümmungen in der Mittelrippe, auf das Rückgehen der Bewegung nach der Plasmolyse. Die eigentliche Ursache liegt in den Parenchymzellen zwischen den Gefäßbündeln und den langgestreckten Zellen, da diese infolge ihrer Zwangslage nicht aktiv wirksam sein könnten. Sie sind nötig infolge der Blattgröße, nehmen aber nur insofern Anteil an der Bewegungsmechanik, als sie dem Gelenk die nötige Festigkeit geben und durch ihre Kompression die Verkürzung der Unterseite vergrößern. Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite ist ihm nicht klar geworden.

Das Resultat, zu dem Möbius gelangt, ist die Annahme, „daß die heliotropischen Krümmungen vornehmlich in dem unteren Teile des Gelenkpolsters ausgeführt werden, daß die anfangs nur durch den Turgor bewirkte Krümmung durch Wachstum (d. h. Einlagerung fester Teilchen in die gedehnten Membranen) fixiert wird, daß aber der obere Teil des Gelenkes, besonders die Basis der Mittelrippe, bis wohin sich das Wassergewebe auf der Unterseite zieht, noch länger beweglich bleibt, und daß besonders an diesem Teil die nyktitropischen Bewegungen stattfinden“.

Eigene Untersuchungen.

Bevor ich an die eigentliche Untersuchung herantreten konnte, galt es das Verhalten der Blätter selbst kennen zu lernen. Es ist dies aber nicht gar so einfach, weil die Marantaceen sehr empfindlich, aber auch langsam auf äußere Einflüsse, Licht, Wärme, Feuchtigkeitsgehalt der Luft usw. reagieren, und nicht selten einzelne Blätter ihren eigenen Weg gehen. Das trifft natürlich um so mehr zu, sobald das Experiment einsetzt und die Anzahl der zu beachtenden Faktoren oft wesentlich

---

1) Debski's Arbeit ist in polnischer Sprache erschienen. In deutscher Sprache erschien nur ein von ihm verfaßtes Referat. Der polnische Text wurde bisher nicht berücksichtigt; der deutsche Abriß läßt jedoch, wie auch Schwendener bemerkt, manches im Dunklen. Durch die Liebenswürdigkeit meines Herrn Kollegen Strazewski in München, der mir den physiologischen Teil übersetzt hat, war es mir möglich, auch den polnischen Text zu beachten.

erhöht, so daß mitunter ganze Versuchsreihen einander widersprechen. Das Ideal wäre natürlich, die Pflanze in ihrer Heimat zu untersuchen oder wenigstens nachzuprüfen.

Zu meinen Versuchen verwandte ich in München hauptsächlich: Ctenanthe setosa Eichl., Calathea Lietzei, E. Morr., Maranta arundinacea Linn., Maranta Lindeni E. Morr., doch wurde auch Ctenanthe Steudneri Eichl., Calathea flavescens Lindl. und Calathea Backemiana E. Morr. zum Vergleich herangezogen. In Jena stellte ich die Versuche meist mit Calathea Oppenheimiana E. Morr., Ctenanthe setosa Eichl., Maranta Guyana hort. Ber., Maranta bicolor Ker., Maranta Kerchoveana (leuconeura) E. Morr. an.

Am schönsten waren die Bewegungen in einem Gewächshaus zu beobachten, dessen Luft nicht allzu feucht war. Das Aquarium erwies sich trotz seiner hohen Temperatur als nicht so günstig, die Bewegungen wurden zwar ausgeführt, doch waren die Winkel, um die sich die Blätter bogen, kleiner.

Normale Bewegungen zeigen nur vollständig entwickelte Blätter, d. h. solche, die bereits die reguläre grüne Farbe angenommen haben. Erst dann werden Bewegungen ausgeführt. Auch die alten Blätter reagieren nicht mehr; bei ihnen ist ja das mechanische Gewebe des Gelenkes verholzt, so daß eine Krümmung sehr erschwert ist. Die Pflanzen sind durchweg beherrscht von dem Streben, möglichst viel Licht zu sammeln mit Ausnahme der heißen Mittagsstunden im Sommer, wo die Blätter die Parallelstellung einnehmen.

Bei Sonnenaufgang sind die Spreiten und Gelenke einer freistehenden Pflanze aufgerichtet, die Gelenke in der Regel gerade, die Oberseite der Spreite zeigt nach Osten. Die Blätter folgen der Drehung der Sonne in Profilstellung, indem sie gleichzeitig eine Biegung zur Blattstielachse ausführen. Nach Eintritt der Dunkelheit wird die Krümmung wieder rückgängig gemacht, indem die Blätter allmählich in die Morgenstellung übergehen. Bei Calathea Lietzei konnte ich mehrfach beobachten, daß die Gelenke infolge der Tagesbewegungen gewundene Formen annahmen, diese aber bis zum Morgen in gerade übergingen. Der Verlauf einer Tagesperiode wird gut veranschaulicht durch die Kurve, die Baranetzki erhielt, als er 1899 zur Probe seines Registrierapparates einige Versuche mit Maranta arundinacea anstellte; sie ist in Fig. 5 wiedergegeben.

Die geotropischen Krümmungen zeigen nichts Beachtenswertes. Sie werden am einfachsten erzielt durch Umlegen einer Pflanze, wobei aber die einzelnen Blattstiele fixiert werden müssen, um eine Krümmung

im Gelenk zu erhalten. Wird dies unterlassen, so richten sich die Blätter nicht im Gelenk, sondern in der Basis des Stieles auf. Auf diese Weise gelang es auch dort Krümmungen zu erzielen, wo bis dahin keine beobachtet worden waren, z. B. bei Calathea pacifica.

Die heliotropischen Krümmungen sind ebenfalls leicht zu erzielen. Mit der Zeit stellte es sich heraus, daß sie am besten zu erhalten sind, wenn die Blätter vor einer schwarzen Wand oder dunklen Mauer aufgestellt und mit der Rückseite dem Lichte zugewendet werden. Sie biegen sich dann im Laufe eines Tages so, daß die Blätter, die am Morgen mit dem Stiel einen Winkel von 180° bildeten, am Abend nur mehr einen solchen von 20—30° aufweisen. Später wurden jedoch die Versuche, bei denen heliotropische Krümmungen erzielt werden sollten, zur größeren

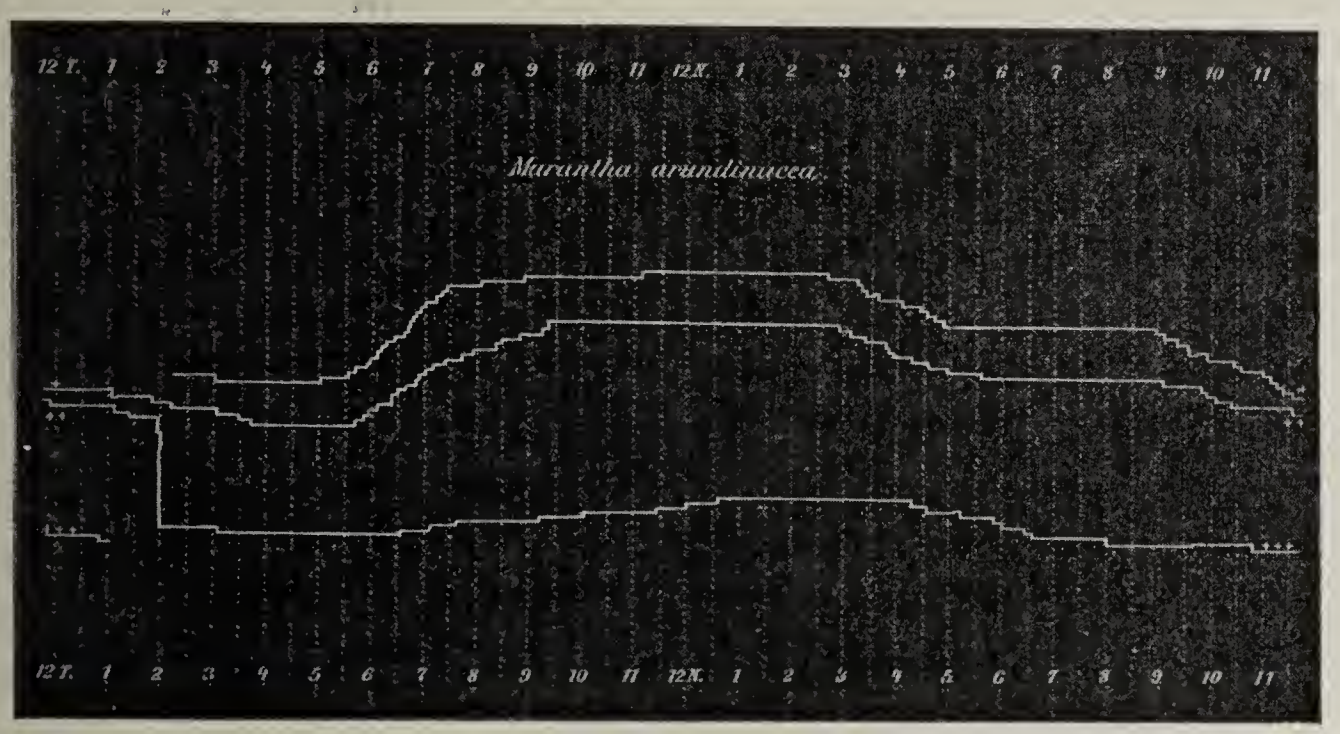


Fig. 5.

Genauigkeit in der heliotropischen Kammer ausgeführt und die bis dahin gemachten dort wiederholt. Abgesehen davon, daß die einzelnen Spezies verschieden empfindlich und verschieden stark auf die Reize reagieren (Ctenanthe setosa, Calathea Oppenheimiana, Maranta Kerchoveana z. B. reagieren sehr gut, Maranta Guyana, Maranta arundinacea weniger gut, schlecht Calathea pacifica), ist die Größe des Winkels, in dem sich die Blätter bewegen, von allerlei Faktoren abhängig. Wie schon erwähnt, spielt der Feuchtigkeitsgrad eine große Rolle. Ferner muß man beachten, ob eine Pflanze frei steht, oder vor einer Mauer, zwischen anderen Gewächsen usw. Je nach dem Standort ändert sich auch der Grad, um den die Winkel während der Nacht rückgängig gemacht werden; nur bei ganz freistehenden Pflanzen wird er gänzlich ausgeglichen. Die anderen

Stöcke nähern sich einer Optimalstellung, von der aus allzu große Bewegungen zur Erreichung des günstigsten Lichtes vermieden werden. Bringt man ein Blatt, das eine solche Stellung erworben hat, in eine andere Lage, oder unter andere Bedingungen, etwa in ein anderes Gewächshaus, so führt es wieder stärkere Bewegungen aus, bis es von neuem die Optimalstellung gefunden hat.

Epinastische Bewegungen wurden ebenfalls beobachtet. Wurden die Blätter in die Dunkelkammer gebracht und die Stiele dort in horizontaler Lage fixiert, so traten häufig starke Krümmungen auf, indem sich die Rückseite dem Stiel zudrehte, unbeachtet der Richtung der Schwerkraft. In zahlreichen Fällen blieb jedoch diese Krümmung aus oder sie folgte der Schwerkraft, so daß im ganzen hier kein deutliches Bild zutage trat. Erfolgreicher waren die Versuche auf dem Klinostaten, wo sich stets Krümmungen zeigten. In einigen Fällen (Ctenanthe setosa) konnte ich solche von 180° (in einem Falle etwas mehr) erzielen. Es war hierbei ganz gleich, in welcher Lage die Blätter rotiert wurden, ob die Blattstielachse wagerecht, senkrecht oder in Winkeln zur Klinostatenachse stand. Die Versuche wurden (in München) im Laboratorium und (in Jena) in einem nach Osten gelegenen Zimmer ausgeführt, da aus leicht begreiflichen Gründen der Klinostat nicht für längere Zeit im Gewächshaus aufgestellt werden kann. Um jedoch dem Einwand, es könnten das Leuchtgas und besonders die darin enthaltenen Kohlenoxydgase bei der Krümmung mitgespielt haben, zu begegnen, wurde eine Anzahl von Kontrollversuchen im Gewächshaus (Jena) angestellt, die die im Laboratorium erzielten Ergebnisse bestätigten. Das Resultat war stets das gleiche. Diese epinastischen Krümmungen (um solche handelt es sich zweifellos) scheinen mir insofern interessant zu sein, als sie in dieser Stärke bisher meines Wissens nicht beobachtet worden sind. Auch Kniep führt in seiner Arbeit über die Bewegung der Laubblätter und die Frage der Epinastie nur weit geringere Krümmungen an.

Nachdem ich nun durch diese einleitenden Versuche festgestellt hatte, welcher Art Krümmungen die Marantaceen ausführen und wie sie zu erzielen sind, kam es mir vor allem darauf an zu untersuchen, ob bei diesen starken Krümmungserscheinungen keine bemerkenswerten Verlängerungen zustande kommen. Debski hatte schon Versuche in dieser Hinsicht gemacht; er betont, daß er auch nach Ablauf eines Monates keine Verlängerungen, auch nicht nach Krümmungen, habe konstatieren können. Und selbst wenn eine ganz geringe Verlängerung eingetreten ist, so sei sie doch wieder geschwunden. Auch meine eigenen

Messungen führten zu dem gleichen Resultat: es zeigte sich nie eine beachtenswerte Verlängerung der krümmungsfähigen Strecke. Nur in einem Falle (Ctenanthe setosa) konnte ich 1 mm Verlängerung feststellen an einem Gelenke, das mehrere Tage in der Dunkelkammer gestanden und dort eine starke Krümmung ausgeführt hatte. Die Messungen versuchte ich erst mit dem Horizontalmikroskop auszuführen. Da sich aber dieses bei den gekrümmten Gelenken schlecht anwenden ließ, machte ich es später so, daß ich die beiden äußersten Punkte, zwischen denen die Krümmung stattfinden mußte, durch ganz dünne Insektennadeln bezeichnete und den Abstand mittels eines dünnen Silberdrahtes maß. Um zu verhindern, daß bei der Messung am Abend Fehler eintraten, wurde seine Lage durch Nadeln festgelegt. Natürlich wurde vorher konstatiert, daß die Nadeln in einer Zeit, wie sie der Versuch erforderte, keinen schädigenden Einfluß ausübten.

Während die Gelenke auf der Oberseite keine Verlängerung zeigen, läßt sich (bei Ctenanthe setosa) auf der Unterseite eine Verkürzung (um einige (2—3) Millimeter) messen.

Um die Größenzunahme ganz genau verfolgen zu können und etwa auftretende Schwankungen nicht zu übersehen, verwandte ich Pfeffer's Auxonometer. Seine Anwendung hatte jedoch zwei Schwierigkeiten. Einmal darf man doch im feuchten Gewächshaus keinen Faden anwenden; deshalb benutzte ich Silberdraht von 0,1 mm Dicke. Er litt nicht unter den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen, seine Ausdehnung kam bei den geringen Wärmeschwankungen im Treibhause und seines geringen Querschnittes wegen gar nicht in Betracht. Die Hauptschwierigkeit lag darin, daß der Apparat zu Wachstumsbestimmungen konstruiert ist, die in senkrechter Richtung erfolgen. Deshalb verfuhr ich wie folgt: Ich steckte das Blatt durch einen Kork in ein Kölbchen, so daß der Kork mit dem unteren Rande des Gelenkes abschnitt. An derselben Stelle wurde auf der Oberseite des Gelenkes ein kleines Häkchen befestigt, durch das der Draht fest an dem Gelenk gehalten wurde. Der Draht wurde etwa in der Mitte der Lamina, wo das Wassergewebe sein Ende erreicht, mittels einer dünnen Nadel befestigt und gleichfalls mit Nadeln in seiner Lage des Gelenkes festgehalten (Fig. 6). Ferner ist der Draht um das Rad *R* gelgt, wodurch der Winkel des Rades in *W* geringer wird und somit die Knickung des Drahtes nicht störend wirkt. Endlich ist am Schreibhebel ein kleines Gewicht *G* als Gegengewicht gegen den langen Draht angebracht.

Unter solchen Umständen kann der Schreibhebel nur eine Verlängerung des Gelenkes registrieren, eine Krümmung des Blattes allein

kann keinen Zug auf den Draht ausüben; ein seitliches Ausbiegen des Blattes ist normalerweise ausgeschlossen und hätte, selbst wenn der

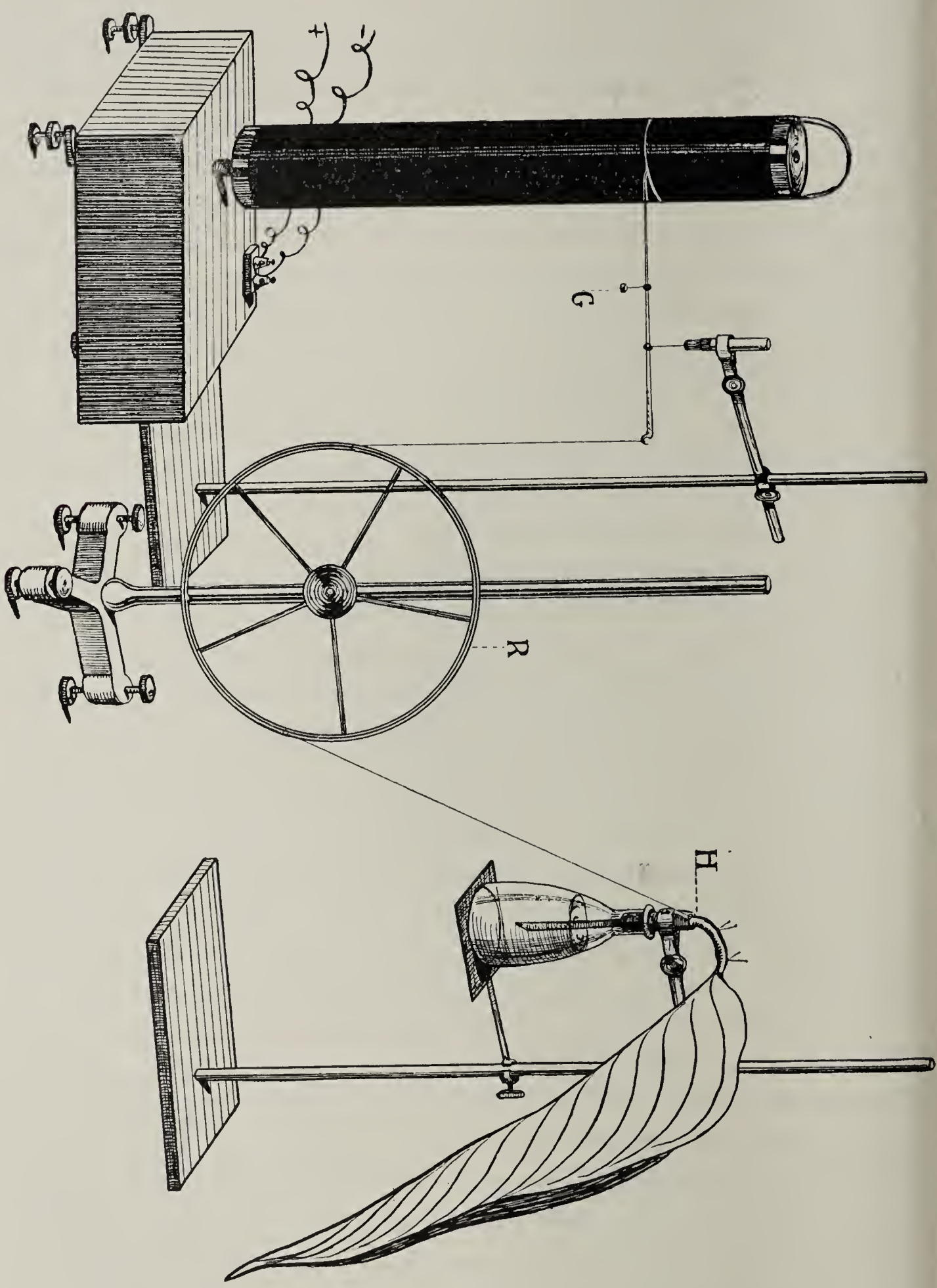


Fig. 6.

Fall eintreten sollte, keine Bedeutung, da doch der Meßdraht durch die Nadeln in seiner Lage fixiert gehalten wurde.

Mit diesem Apparat habe ich eine Anzahl von Versuchen gemacht ınd habe damit regelmäßig eine Kurve erzielt, die der in Fig. 7 dar-;estellten sehr ähnlich war.

Diese zeigt die Bewegung eines Blattes, das am 22. Oktober 1911 ine Krümmung von 90° ausführte, die am Abend auf etwa 40° zurück-;ing. Am folgenden Tage wiederholte sich die Bewegung. Die Kurve eigt also zu Anfang eine ganz minimale Ausdehnung an, die aber mit der Biegung des Blattes nicht zunimmt und nicht als Wachstum aufgefaßt verden darf, denn es geht oft auch diese wieder zurück.

Man sieht also, daß Wachstum als Krümmungsursache nicht in Betracht kommt. Diese geringe Ausdehnung kann aber, wie eine einfache Überlegung schon sagt, keine Rolle bei der Krümmung des Gelenkes

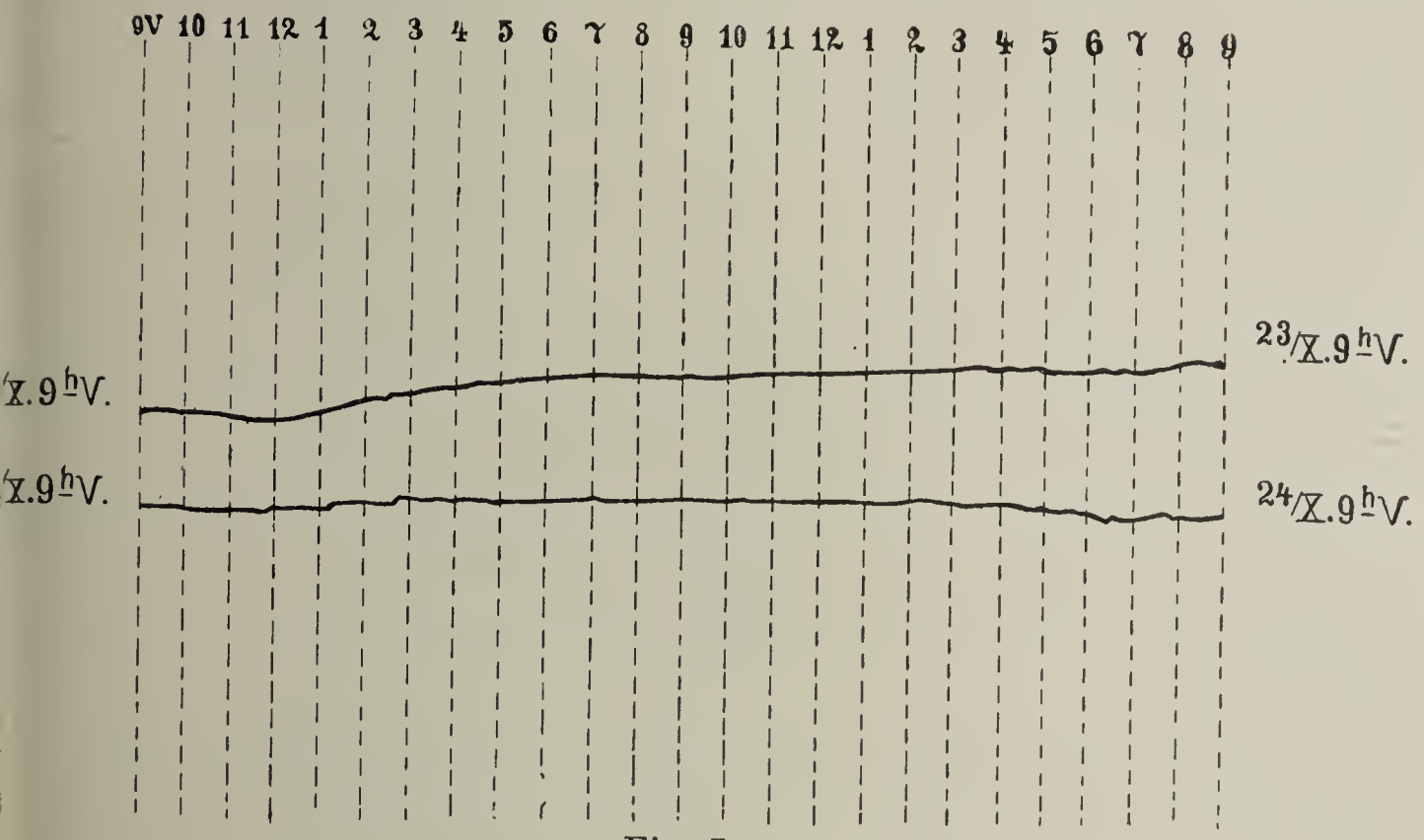


Fig. 7.

)ielen. Wie auch Debski zeigt, wären ganz andere Zunahmen zu er-arten, wenn es sich um Wachstumsvorgänge handelte. Nehmen wir B. an die Länge der krümmungsfähigen Zone betrage bei einer tenanthe setosa 15 cm, der Durchmesser des Gelenks 3 mm und das latt krümme sich gleichmäßig, ohne daß sich die Unterseite verlängert n der Tat verkürzt sie sich etwas), so ergäbe sich für die Oberseite bei nem Winkel von 90° eine Längenzunahme von 3½ mm, bei einer rümmung von 180° 9 mm. Das sind Zahlen, die man mit der größten eobachteten Zunahme von 1 mm nicht vergleichen kann.

Aus diesen Tatsachen bleibt also nur der eine Schluß, die Blatt-rümmungen sind keine Wachstumsvorgänge, sie können nur auf Ände-ıngen des Turgor beruhen.

So lautete die Folgerung des indirekten Beweises. Doch da fragt es sich, sollte es nicht möglich sein, auf direktem Wege zu demselben Ziel zu gelangen?

Doch ehe ich an die Beantwortung dieser Frage herantreten konnte, galt es erst, einige Punkte festzulegen. Vor allen Dingen war es notwendig zu wissen, ob Gelenk oder Lamina und welche Zellen denn eigentlich für die Krümmung verantwortlich zu machen seien.

Zu diesem Zweck verdunkelte ich zunächst einmal das Gelenk mit allerhand Mitteln. Die Schwärzung mit Tusche ergab keine wesentlichen Resultate; ab und zu blieb die Krümmung etwas derjenigen normaler Blätter zurück, aber im ganzen wurde die Bewegung nicht aufgehalten. Eine bedeutend stärkere Störung war zu sehen, wenn Papierstreifen um das Gelenk gewickelt waren. Ein glattes Resultat ergab sich aber erst mit Staniol: nun trat die Krümmung nicht mehr im Gelenk, sondern in der Spreite ein, auch bei den Spezies, die gewöhnlich ihre Krümmungen in dem Gelenk ausführen.

Eine Reihe von Versuchen, das Verhalten des Gelenkes so zu bestimmen, daß die Lamina in verschiedenem Sinne umgelegt oder eingerollt wurde, führte zu keinem einheitlichen Resultat; in vielen Fällen trat eine mehr oder weniger große Störung ein; manchmal jedoch war davon nichts zu bemerken (Maranta arundinacea). Daneben aber zeigte wieder eine Reihe von Blättern normales Verhalten. Darnach schien es also, als ob zwar die Lamina das reizempfängliche Organ sei, daß aber das Gelenk nicht „verdunkelt werden dürfe, wenn es an der Krümmung teilnehmen soll.

Da mir aber diese Versuche nicht eindeutig genug erschienen und die Mittel zur Verdunkelung sich infolge späterer Erfahrungen als unzulässig erwiesen, wiederholte ich die Versuche in folgender Art: ich brachte die Blätter in einen Kasten, der auf fünf Seiten verdunkelt wurde. Durch eine horizontale Querwand war er in zwei Teile zerlegt. In diese Querwand wurden Schlitze geschnitten, durch die die zu untersuchenden Blätter so gestellt wurden, daß das Gelenk unter, die Spreite über die Querwand kam. Der offene Teil des Schlitzes, der übrigens so bemessen war, daß er den Bewegungen keinen Widerstand entgegenstellte, wurde dann mit schwarzer Watte leicht verstopft. Nun konnte ich nach Belieben das Gelenk oder die Lamina beleuchten, indem ich auf der offenen Seite bald die obere, bald die untere Hälfte verdunkelte.

Die Versuche wurden mit Blättern ausgeführt, die bereits einen Tag im Dunkeln gestanden hatten. Dort wurde auch der Kasten bei rotem Licht hergerichtet und dann ins Gewächshaus übertragen. Ver-

suche, künstliches Licht zu verwenden, hatten zwar auch Erfolg, aber einmal reagieren die Pflanzen nur sehr langsam und dann ist man auf das Zimmer angewiesen, wo die Temperatur und die Feuchtigkeitsverhältnisse den Anforderungen der Marantaceen nicht genügend entsprechen.

Die Ergebnisse waren im wesentlichen dieselben wie die auf andere Weise gewonnenen: die Beleuchtung des Gelenkes genügt nicht, das Blatt zu einer Krümmung anzuregen, es ist vielmehr die Spreite, in der die Perzeption des Lichtreizes und der Anstoß zur Krümmung vor sich geht. Aber die Krümmung setzt sich auch auf das Gelenk fort, wenn dieses verdunkelt ist.

Die weitere Frage lautet nun: in welchen Zellen wird die aktive Krümmung bewirkt?

Zunächst liegt natürlich der Gedanke nahe, daß die Wassergewebszellen die eigentlich wirksamen seien, aber schon Debski und Schwendener haben darauf hingewiesen, daß es die Parenchymzellen sind, die unter diesen liegen. Sie schreiben den Wassergewebezellen auch eine große, aber mehr passive Rolle zu. Auch ich neige zu der Ansicht; vielleicht beteiligen sie sich auch insofern aktiv, als sie als optische Apparate, etwa Lichtfänge, dienen. Es ist mir auch aufgefallen, daß die Oberseite des Gelenkes stets behaart oder dunkler gefärbt ist. Wäre das vielleicht in Einklang damit zu bringen?

Schwendener stützt seine Meinung über das Wesen und die Bedeutung der Parenchymzellen auf Versuche, bei denen er das Parenchymgewebe durch Ausbohren entfernt hatte und wonach sich keine Krümmung mehr gezeigt hatte. Aber es erscheint mir fraglich, ob solche Eingriffe statthaft sind, wenn man zu einem sicheren Resultat gelangen will. Dasselbe gilt von den Versuchen (die ich auch ausführte), wobei das ganze Wassergewebe entfernt wurde. Auch in diesen Fällen bleibt eine echte Krümmung aus, wenn auch durch den Druck der Lamina eine Verbiegung zustande kommt.

Ich beschränkte mich deshalb darauf, das Wassergewebe durch Quer- und Längsschnitte unbrauchbar zu machen. Auf diese Weise erhielt ich die in der Regel deutliche, echte Krümmungen, die sich von den normalen nur dadurch unterscheiden, das der Übergang in die Schlafstellung langsamer vonstatten ging; ein Umstand, der in der verminderten mechanischen Festigkeit des Gelenkes ausreichende Erklärung findet.

Debski und Schwendener machten ähnliche Versuche. Da aber Debski ganze Partien des Wassergewebes entfernte, wird gegen ihn auch geltend zu machen sein, daß die Eingriffe zu groß waren. Schwen-

dener führt seine Versuche, wie er sagt, „selbstverständlich jedesmal in nahezu dampfgesättigter Luft aus“. Doch das ist auch nicht statthaft, wie Erörterungen an späterer Stelle ergeben werden.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Wassergewebezellen nicht unbedingt notwendig, wenn auch eine gute Mithilfe bei der Ausführung der Bewegungen sind. So bleibt also nur mehr die Annahme, daß es die Zone der Parenchymzellen ist, die auf das Wassergewebe folgt.

Es wäre nun natürlich von höchstem Interesse gewesen, an diesen Zellen direkte Beobachtungen auszuführen, die die Krümmungen restlos erklären. Daß sie sich verbreitern, so daß die Interzellularräume zwischen den Gefäßbündeln zusammengedrückt werden, ist schon eingangs erwähnt worden. Wie steht es aber mit dem osmotischen Druck?

Bei den Versuchen, diesen genau zu bestimmen, stellten sich besondere Schwierigkeiten ein, da die Beobachtung der Plasmolyse bei den Marantaceen nicht leicht ist. Verhältnismäßig günstig liegen die Verhältnisse bei Calathea Lietzei; bei Ctenanthe setosa war alle Mühe vergeblich.

Von der Verwendung der Lebendfärbung zur besseren Beobachtung der Plasmolyse sah ich ab, weil ich befürchtete, daß bei der Giftwirkung der Farbstoffe, die auch Eosin und Methylenblau in verdünnten Lösungen nicht abzusprechen ist, doch keine unantastbaren Resultate herauskommen können.

Kerstan, der den Turgordruck in den Geweben unter dem Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes studiert hat, hat auch Calathea Lietzei untersucht und betont dort die Unmöglichkeit, die Plasmolyse in den Wasserzellen zu sehen, da der Inhalt infolge der einwirkenden Lösung in einzelne Teile zerfiele.

Nach meinen Befunden liegt die kritische Konzentration des plasmolysierenden Kalisalpeters bei 4%. Diese Zahl steht in stärkstem Gegensatz zu Debski's Befunden, der angibt, daß bei in Ruhe befindlichen Gelenken die Plasmolyse in den Zellen zwischen den Gefäßbündeln bei 15%, bei den Zellen außerhalb derselben bei 16% eintritt und daß bei gebogenen Gelenkteilen sich die Werte auf 17 und 20% erhöhen. Daß ein Unterschied zwischen den Parenchymzellen innerhalb und außerhalb der Gefäßbündel besteht, habe ich auch bemerkt, weil man bei ersteren die Plasmolyse viel schneller und deutlicher eintreten sieht, als bei letzteren. Aber die Zahlenwerte Debski's sind gegenüber den meinen so hoch, daß sie nicht miteinander verglichen werden können. Ich kann mir diese Unterschiede nur so erklären, daß bis zum Eintritt der Plasmo

lyse eine geraume Zeit vergeht (½—¾ Stunden), und daß Debski diesen Umstand außer acht gelassen hat.

Auch schreibt Kerstan, daß er die plasmolytischen Befunde Debski's niemals bestätigen konnte. Doch fehlt bei ihm jede Angabe über die Höhe der Salpeterkonzentration, die er zur Einleitung der Plasmolyse benötigte. Er gibt nur an, daß er auf der Konvexseite eine Turgorzunahme von 0,5—1% gemessen habe, während doch Debski auf der Konkavseite eine solche festgestellt haben will.

Wenn also, so schloß ich weiter, osmotische Vorgänge die Krümmung bewirken, so muß es möglich sein, die Krümmungen wieder rückgängig zu machen. In der Tat ist dies leicht möglich, wenn man eine Salzlösung von geeigneter Konzentration wählt; aber diese ist nicht einmal nötig, schon wenn die Blätter in Wasser gelegt werden, geht die Krümmung zurück. Allerdings viel langsamer, als in plasmolysierender Lösung. Ferner muß dabei die Wärme des Wassers berücksichtigt werden; während man in kaltem Wasser mehr als einen Tag warten muß, gelingt es in warmem Wasser (ca. 30°) manchmal schon in mehreren Stunden.

Möbius ist zwar der Meinung, daß es nicht zur Aufhebung der Krümmungen genügt, ein Blatt ins Wasser zu legen, er habe keine Änderungen an Blättern gesehen, die die ganze Nacht im Wasser gelegen hatten. Das mag sein, aber ich glaube, daß andere Resultate zutage getreten wären, wenn bei den Versuchen die Temperatur eingehender berücksichtigt worden wäre und nicht etwa Blätter genommen werden, die wegen starker Verholzung überhaupt keine Krümmung mehr auszuführen imstande sind. Ich wandte diese Methode später oft an, wenn ich die Krümmungen eines Blattes wieder rückgängig machen wollte. Die Blätter verloren ihre Reaktionsfähigkeit durch das Liegen im Wasser nicht, und ich habe oft an Blättern, die 8 Tage im Wasser gelegen hatten, durchaus normale Bewegungen beobachten können.

Die Beobachtungen von Möbius, „daß sich die Krümmungen in den meisten Fällen in derselben Weise erhalten hatten, wenn die Pflanze 12 Stunden oder länger in einen dunklen Raum gestellt worden waren und daß die Krümmungen tagelang dieselben blieben, oder sich nur allmählich veränderten, wenn die Pflanze so gedreht worden war, daß die vorher dem Fenster zugewandte Seite jetzt von dieser abgewendet war", scheinen mir aber den Schluß, daß die heliotropischen Krümmungen durch Wachstum fixiert werden, nicht genügend zu begründen.

Einmal fragt es sich, ob der dunkle Raum überhaupt zur Ausführung einer Krümmung geeignet war. Es ist zu beachten, daß die Blätter im Dunklen sehr häufig Störungen zeigen, sei es nun, daß anormale

Bewegungen eingeleitet oder normale ausgeschaltet werden. Endlich lassen sich Krümmungen, die im dunklen Raum nicht wieder rückgängig gemacht werden konnten, dadurch beseitigen, daß man die Blätter einige Zeit in warmes Wasser legt.

Wie nun die Vorgänge bei der Bewegung im einzelnen vor sich gehen, will ich nicht entscheiden. Dazu ist meines Ermessens nur ein Physiologe mit größerer Erfahrung berechtigt.

Das eine scheint mir jedoch ganz sicher zu stehen, daß Debski und Schwendener in der Anschauung Recht haben, daß es sich bei der Blattbewegung der Marantaceen um reine Turgorschwankungen handelt, die etwa in der Art eintreten, wie sie Lepeschkin beschrieben hat.

So sehr auch die äußeren Erscheinungen, wie die deutliche Verkürzung der Gelenkunterschiede und die nicht zu messende Längenzunahme der Oberseite für Debski's Ansicht sprechen, daß die Krümmungen durch eine aktive Verkürzung der Unterseite hervorgebracht werden, so möchte ich doch an deren Richtigkeit zweifeln. Wohl findet sich auch bei Kohls Mechanik der Reizkrümmungen der Gedanke ausgesprochen, daß die Krümmungserscheinungen auf einer aktiven Verkürzung der Konkavseite zurückzuführen seien, aber diese Ansicht hat in der Folgezeit viel Kritik erfahren. Noll bemerkt dazu, daß Kohl damit eine Ansicht aufgestellt habe, die vor ihm seines Wissens noch kein Botaniker ernsthaft in Erwägung gezogen hat. Auch Pfeffer wendet sich gegen Kohl's Ansicht, ebenso Kerstan. Endlich konnte ich in der neueren Literatur nirgends mehr eine ähnliche Ansicht vertreten finden.

Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite des Gelenkes.

Nachdem ich also festgestellt habe, daß die Bewegungserscheinungen bei den Marantaceen-Blättern auf Turgorschwankungen beruhen, reizte mich die Frage nach der Bedeutung der Spaltöffnungen, die so zahlreich auf der Unterseite des Gelenkes vorhanden sind.

Bei der Untersuchung des Ortes der Reizperzeption hatte ich bereits einige Tatsachen beobachtet, die mich auf eine besondere Bedeutung der Gelenkunterseite hinwiesen. Es war mir aufgefallen, daß allerhand Eingriffe nur dann von Wirkung waren, wenn ich die Unterseite des Gelenkes dazu verwandte. Ferner war es mir nicht entgangen, daß mehrere Methoden, die ich zur Erforschung derselben Sache anwandte, zu verschiedenen Resultaten führten. Nahm ich z. B. zur Verdunkelung Tusche, so zeigte die Krümmung weit weniger Störungen, als wenn etwa schwarzes Papier oder Stanniol zur Verwendung kam. Die Ursache

konnte unmöglich in größerer Festigkeit des Papieres oder des Stanniols liegen, da es in ganz schmalen Streifen, etwa dachziegelartig, um das Gelenk gewunden war. Die einzelnen Streifen konnten sich so gegeneinander verschieben und setzten der Blattbewegung kein Hindernis entgegen. Der Unterschied in der Wirkung der Tusche und des Papieres schien mir deshalb darin zu liegen, daß die Tusche dem Durchtreten der Gase und des Wasserdampfes weniger Widerstand entgegensetzt als Papier oder Stanniol. Es lag daher der Gedanke nahe, diesen Tatsachen näher zu treten. Auf Anraten des Herrn Dr. Renner verwandte ich zuerst Vaseline. Ich bestrich damit das Gelenk und die Mittelrippe, soweit das Wassergewebe reicht. Hierbei ergab sich das überraschende Resultat, daß nun die Blätter überhaupt keine Bewegungen mehr ausführten. Da ich erst an eine spezifische Wirkung der Vaseline glaubte, wiederholte ich die Versuche mit Kakaobutter, die ich in ganz dünner Schicht auf die Gelenkunterseite auftrug. Aber so oft ich auch den Versuch anstellte, das Resultat blieb stets dasselbe: Die Blätter rührten sich nimmer, die Bewegungen blieben aus. Auf diese Weise läßt sich auch die Stelle, in der die Krümmung eintritt, leicht verlegen und man kann Pflanzen, die normal ihre Krümmungen nur in der Lamina ausführen, dazu zwingen, nun das Gelenk dazu zu verwenden. Entfernt man das Fett, so treten wieder normale Krümmungen ein.

Anders war es jedoch, wenn die Blätter, die am Abend, wenn sie also eine starke Krümmung ausgeführt hatten, mit Kakaobutter bestrichen wurden. Dann konnte man häufig eine Geradestreckung des Gelenkes beobachten. Es scheint demnach, als ob die Blätter am Abend gewisse Spannungsunterschiede infolge des verschiedenen Druckes auf den antagonistischen Seiten des Gelenks hätten und daß diese auch ohne Wirkung der Spaltöffnungen ausgeglichen werden können, daß aber diese Spannungsdifferenzen gar nicht zustande kommen können, wenn die Funktion der Schließzellen ausgeschaltet wird.

Auch das Bestreichen der Blattunterseite mit Ausnahme der Mittelrippe ist mit einer Störung der Krümmung begleitet, wenngleich sie dadurch nicht ganz aufgehoben wird.

Worin mag nun dieses eigentümliche Verhalten begründet sein? Verschiedene Ursachen konnten hierbei in Betracht kommen. Entweder fehlte es infolge des Verschlusses der Spaltöffnungen an dem nötigen Sauerstoff oder es war die Transpiration zu sehr behindert; oder aber es könnte durch die Aufhebung der Assimilation die Ausführung der Bewegungen verhindert sein. Versuche, die Gelenke mit Chloroform zu behandeln, schlugen fehl, die Blätter starben in der Regel ab. So kam

ich auf die Idee, nasse Wattebauschstreifen auf die spaltöffnungsführenden Stellen zu binden. Dadurch war die Gasaufnahme nicht ganz verhindert, wohl aber die Wasserdampfabgabe. Hierbei stellte sich denn heraus, daß es sich in der Tat um die Transpiration handelte. Denn nun blieben die Bewegungen ebenso aus, so lange die Bäusche naß waren. Sobald sie eintrockneten, trat die Krümmung ein.

Gegen diese Versuche ließe sich nun einwenden, daß durch die nasse Watte nicht genügend Sauerstoff hindurchgehe und demnach die Transpirationsstörung doch nicht das wesentliche sei. Demgegenüber läßt sich aber ins Feld führen, daß die Versorgung mit Sauerstoff sicher leicht durch die Lamina erfolgen kann. Schon ein geringer Zug mit der Saugpumpe genügt, um einen ergiebigen Strom von Luft durch Blatt und Stiel zu saugen.

Vielleicht lassen sich hier auch die Versuche Schwendener's und Debski's anführen, denen es gelungen war, durch Eingipsen des Gelenkes dessen Bewegungsfähigkeit aufzuheben. Durch den Gips geht sicherlich Sauerstoff in genügender Menge hindurch, während der Wasserdampf erheblichen Widerstand darin findet.

Um aber sicher zu gehen, wurden die Versuche (in Jena) nun so ausgeführt, daß die Blätter in einen nach Möglichkeit dampfgesättigten Raum gebracht wurden. Dieser wurde so hergestellt, daß ein Untersatz aus einem mit seinen Rändern umgebogenen und verlöteten Zinkblech mehrere Zentimeter hoch mit Wasser gefüllt wurde. Über dieses wurde dann ein Glaskasten gestülpt. Durch eine kleine Gasflamme, die ständig unter dem Blech brannte, wurde die Temperatur des Wassers dauernd auf 25—30° gehalten, so daß es also stets etwas mehr als 10° wärmer war als die Zimmerluft. So steigen dauernd Dämpfe im Kasten auf, die sich an den kälteren Wänden verdichteten. Ferner stand das Innere des Glaskastens durch eine gebogene Glasröhre mit der Außenatmosphäre in Verbindung. Hier war es unzweifelhaft, daß genügend Sauerstoff vorhanden war, aber das Resultat blieb dasselbe. Die Blätter führten keine Bewegungen aus, während die Kontrollblätter, die daneben in einem anderen trockenen Glaskasten standen, Krümmungen bis zu 100° und mehr ausführten. In gekrümmtem Zustand in den Kasten gebrachte Blätter wurden nach kurzer Zeit gerade; erst wenn sie einige Zeit (ein bis mehrere Tage) in dem dampfgesättigten Raume verbracht hatten, zeigte sich hie und da eine geringe seitliche Ausbiegung am Gelenk, eine Krümmungsart, die wohl als pathologisch anzusehen ist, da eine solche sonst nicht zu beobachten war.

Zu diesen Versuchen seien einige Notizen aus dem Protokollbuch angeführt:

2. V. 12. Ein Blatt von Calathea Oppenheimiana wird 9 Uhr vormittags in den Kasten mit dampfgesättigter Luft gebracht. Die Rückseite des Blattes ist dem Lichte zugewendet. Innentemperatur 30°. Gelenk gerade. Es ändert sich nichts bis zum Abend.

Ein anderes Blatt wird mit gleicher Orientierung in einen daneben stehenden trockenen Kasten gestellt. Es führt bis um 4 Uhr nachmittags eine Krümmung von 100° aus. Daraufhin wird es in den feuchten Raum gebracht, wo es bis zum Abend wieder gerade wird.

4. V. 12. 10 Uhr vormittags werden drei Blätter mit je 90° Krümmungen in den feuchten Kasten gebracht. Ihre Gelenke werden bis zum Abend gerade. Doch zeigen sie eine kleine Biegung nach der Seite. 4 Uhr nachmittags wird ein Blatt mit geradem Gelenk, das seit dem 2. V. im feuchten Kasten gestanden hatte, in den trockenen übertragen. 8 Uhr abends zeigt sich eine Krümmung von 90°.

6. V. 12. Am Abend werden fünf Blätter, deren Krümmungen 90—100° betrugen, in den Dampfkasten gebracht. Die Temperatur sinkt infolge eines Versehens über Nacht auf etwa 15°. Am 7. V. 6 Uhr vormittags ist die Krümmung auf 80 und 90° zurückgegangen. 9 Uhr vormittags sind die Blätter zu 45° aufgestiegen (die Temperatur beträgt seit 7 Uhr 30°); 3 Uhr nachmittags ist die Krümmung auf wenige Grade zurückgegangen.

Denken wir nun an Schwendeners Versuche, der die Blätter, deren Gelenke er behandelt hatte, in fast dampfgesättigter Luft hielt, so ergibt sich nach meiner Ansicht ohne weiteres, daß sie nach den mitgeteilten Beobachtungen nicht mehr als beweisend gelten können.

Bis dahin ist nur von heliotropischen Versuchen die Rede gewesen; aber auch für andere Bewegungsarten haben die Befunde Gültigkeit. So für geotropische Krümmungen. Während die normalen, fixierten Blätter umgelegter Stöcke sich aufrichteten, blieben diejenigen, deren Spaltöffnungen mit Kakaobutter verschlossen waren, unverändert.

Fig. 8 zeigt die Abbildung einer so behandelten Pflanze (Calathea Oppenheimiana). Der Stock wurde am 3. V. 12 umgelegt; am 4. V. abends haben sich die normalen Blätter um 90 und mehr Grade zurückgebogen. Das Blatt *a*, bei dem die Unterseite des Gelenkes mit Kakaobutter bestrichen ist, ist gerade geblieben. Das Blatt *b*, dessen Blatt-

unterseite mit Ausnahme der Mittelrippe bestrichen ist, zeigt geringere Biegung als die normalen.

Zu einem interessanten Ergebnis führten die Versuche auf dem Klinostaten. Wurde das Blatt in horizontaler Lage gedreht und auf dem Gelenk und der Mittelrippe ein Wattebausch befestigt, der durch einen geeigneten Tropfapparat ständig naß gehalten wurde, so trat keine Krümmung auf. Wurde das Blatt in gleicher Lage im dampfgesättigtem Raum gedreht, indem die Achse des Klinostaten durch ein eigenes zu dem Zwecke gefertigtes Loch in der Wand des Dampfraumes gesteckt wurde, so trat ebenfalls keine Bewegung ein, oder die vorhandene Krümmung ging wieder zurück. Die Versuche wurden meist so ausgeführt, daß die Blätter durch Drehung um die horizontale Achse zu Krümmungen von etwa 90° veranlaßt und dann in den dampfgesättigten Raum gebracht wurden, wo sie weiter rotierten. Bald begann das Blattgelenk sich zu strecken. Nach Verlauf mehrerer Stunden war die Streckung beinahe vollendet und die Blätter krümmten sich nicht mehr, so lange sie in dem dampfgesättigten Raum gedreht wurden.



Fig. 8.

Als Beispiel diene das Blatt einer Ctenanthe setosa. Nachdem es mit allen Kautelen abgeschnitten war, wurde es durch eine geeignete Vorrichtung am Klinostaten so befestigt, daß es sich um seine horizontale Achse drehte. Es wurde durch 3tägiges Drehen (18.—20. V. 12 abends 5 Uhr) zu einer Krümmung von 140° veranlaßt. Von 5 Uhr nachmittags ab ließ ich die Spreite in der alten Lage in dampfgesättigtem Raum weiter rotieren. Nach ½ Stunde war die Krümmung auf 70° zurückgegangen. Am folgenden Morgen (7 Uhr) betrug die Krümmung nur mehr 10°, um bis zum Abend 5 Uhr nahezu zu verschwinden. Um diese Zeit wurde das Blatt wieder in trockene Luft gebracht. 8 Uhr abend

betrug die Krümmung bereits wieder 45°, am nächsten Morgen 90° und am Abend wieder 135°. Nun wurde das Blatt entfernt. Seine Lebensfähigkeit hatte nicht nachgelassen.

Diese Entdeckung des engen Zusammenhanges zwischen Blattbewegung und Transpiration schien mir wichtig genug, um mich eingehender damit zu beschäftigen.

Es lag mir zunächst daran, festzustellen, ob diese Erfahrungen, die ich bei den Marantaceen gemacht hatte, auch bei anderen Pflanzen Gültigkeit haben. Indessen ergaben die Versuche kein einheitliches Resultat. Zum Teil halten die Pflanzen, die Variationsbewegungen ausführen, den Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum nicht genügend lange aus, daß man aus ihrem Verhalten Schlüsse ziehen könnte. Das gilt für Trifolium und Phaseolus, die alsbald die Blättchen hängen ließen und zugrunde gingen. Oxalis ertrug es längere Zeit (in der Regel 3 Tage). Doch blieben die Bewegungen nicht aus, zeigten aber eine Abnahme der Reaktionsgeschwindigkeit. Ähnliche Resultate ergaben die Versuche mit Biophytum sensitivum. Auch hier ist die Geschwindigkeit der Bewegungen der Blättchen gestört, die Bewegungsfähigkeit nicht aufgehoben. Noch geringere Störungen erlitt Marsilia. Mit Mimosa pudica schlugen jedoch alle Versuche fehl, da die Pflanzen den Aufenthalt in der dampfgesättigten Luft auch nicht einen Tag ohne Schädigung aushalten. Auch Porliera hygrometica wurde zum Versuch herangezogen; über einen Seitensproß wurde eine Glasglocke, in der nasse Watte lag, gestülpt und so verschlossen, daß die Wasserdämpfe nicht entweichen konnten. Es trat aber keine Störung ein. Die Blättchen innerhalb und außerhalb der Glocke zeigten keine Unterschiede.

Von ganz besonderem Werte war es mir aber zu konstatieren, daß Begonia semperflorens sich gerade so verhält wie die Marantaceen. Wurden zwei Exemplare dieser Spezies nebeneinander gestellt, das eine in trockene, das andere in dampfgesättigte Luft, so zeigte sich, daß nur das in trockener Luft befindliche innerhalb 3—4 Tagen deutlichen Heliotropismus aufwies, indem die Spreiten Flankenstellung einnahmen.

Für so wenig abgeschlossen und vollständig ich meine Versuche auch halte, so glaube ich doch daraus folgern zu dürfen, daß die Bewegung von Pflanzenorganen in gewisser Beziehung zur Transpiration steht und (je nach ihrem Angepaßtsein) auf Störungen in dieser reagieren. Manche zeigen völligen Stillstand (Marantacae, Begonien), manche Störungen (Oxalis, Biophytum) und endlich gibt es solche, die auch in dampfgesättigter Luft sich normal verhalten (Marsilia).

Es wäre mir nun zum Vergleich sehr lieb gewesen, in der Literatur Angaben über Versuche zu finden, die über das Verhältnis der Pflanzenbewegungen zur Transpiration hätten Aufschluß geben können. Doch fand ich nichts, was dem entsprach.

Den Gedanken, daß die Blattbewegung, insbesondere die Variationsbewegung, mit der Transpiration zusammenhängt, hat Stahl bereits 1897 in seiner Abhandlung „Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen“ ausgesprochen, ohne jedoch eingehendere Versuche über den Gegenstand angestellt zu haben. Stahl zeigt dort (pag. 87ff.) an dem Beispiel der Papilionaceen, daß die Möglichkeit der Blattbewegung für diese von Vorteil ist bei Pflanzen, die ihre Wasseraufnahme und -abgabe nicht durch Ausscheidung von Tropfen mittels Hydathoden regulieren können.

Auch E. Pantanelli hat an Porliera hygrometrica Versuche angestellt und gibt an, daß die Blättchen zu verschiedenen Tageszeiten ihre Öffnungsweite „in ragione inversa del valore igrometrico“ änderten.

Eine merkwürdige Bestätigung meiner Ergebnisse fand ich in Arbeiten, die von ganz anderem Gesichtspunkt ausgegangen und auf völlig andere Ziele gerichtet waren, nämlich in denen über Lichtsinnesorgane von Haberlandt und seinen Gegnern. Die Versuche sind zwar nicht ganz gleich, aber das wesentliche, die Aufhebung der Transpiration, ist überall erreicht. Um seine Theorie zu erhärten, sucht Haberlandt nachzuweisen, daß die Aufhebung der Linsenfunktion in den Epidermiszellen vieler Blätter mit Variationsbewegung ihre Orientierungsfähigkeit sistiere. Zu dem Zwecke beobachtete er die Pflanze unter Wasser oder benetzte einzelne Blätter. Zunächst stellte er für Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris und Tropaeolum majus fest, daß sie unter Wasser keine Bewegungen ausführen. Ein Jahr später erschien nochmals eine Abhandlung über Begonia semperflorens, die „einen experimentellen Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgane“ liefern sollte. Da ich ebenfalls mit dieser Pflanze gearbeitet hatte, sei sein Versuch etwas näher beschrieben. Er wurde so angestellt, daß die Stöcke in einen Kasten mit einseitiger Belichtung gebracht und zwei Blätter benetzt wurden, während die übrigen trocken blieben. Sein Resultat gibt Haberlandt wieder mit den Worten: „Während die Blätter mit unbenetzten Blattspreiten am 4. Tage nach Beginn des Versuches durch Drehungen bzw. Krümmungen ihrer Blattteile mehr oder minder vollständig in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, machten die beiden benetzten Blätter auch nicht den geringsten Versuch, in die transversalheliotropische Stellung bzw. günstigere Licht-

lage zu gelangen. Die Blattspreiten zeigten nach 4 Tagen noch dieselbe Lage wie vor Beginn des Versuches".

Von den gegnerischen Arbeiten war zunächst die von Gius von großem Interesse für mich. Er sucht Haberlandt zu zeigen, daß viele Pflanzen unter Wasser ihre Fähigkeit der Perzeption des Lichtreizes nicht verlören, obwohl dann die Wirkung der Haberlandt'schen Lichtsinnesorgane ausgeschaltet sei. Gius verwandte einmal Keimlinge von Vicia faba, Phalaris canariensis, Panicum milliaceum. Er stellte bei Vicia fest, daß zwar die Perzeption des Lichtes durch das Wasser nirgends aufgehoben wurde, daß aber die Krümmungen bei Vicia im Wasser gegenüber den in der Luft befindlichen bedeutend langsamer verliefen und daß bei Verdunklung rasch eine Aufrichtung der Keimlinge erfolgt. Etwas geringer waren die Störungen bei Phalaris; bei Panicum sind sie nicht nennenswert. Ferner untersucht Gius die Wirkung bei den heliotropischen Blattbewegungen von Heteranthera zosterifolia, Ludwigia Mullertii, Lysimachia nummularia, Ficus barbata und stiputala, Tradescantia viridis, Glechoma hederacea, Philodendron subovatum, Monstera deliciosa.

Ludwigia, Lysimachia, Ficus stipulata, Glechoma hederacea, und Monstera deliciosa reagierten gut, bei Ficus barbata und Philodendron war eine mehr oder minder große Störung zu konstatieren, bei Tradescantia ist das Resultat unsicher und bei Heteranthera erfolgt keine Krümmung im Blatt, sondern im Sproß. Endlich hat Gius die Haberlandt'schen Versuche mit Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris, Tropaeolum majus wiederholt und gefunden, daß bei ihnen in der Tat keine Krümmung eintritt. Zu diesen kann ich auf Grund eigener Wasserversuche die Marantaceen hinzufügen.

Ungefähr gleichzeitig mit Gius' Arbeit erschienen die Arbeiten von Kniep, Nordhausen und Albrecht. Sie verwandten im Gegensatz zu Gius außer Wasser noch andere Mittel, um die Papillenwirkung aufzuheben: Öl (Kniep), Gelatine (Nordhausen), Seidenpapier (Albrecht und Kniep). Ihre Resultate laufen entsprechend denen von Gius darauf hinaus, daß sie die Notwendigkeit der Annahme von „Lichtsinnesorganen" in Abrede stellen. Ein näheres Eingehen auf ihre Versuche ist nicht nötig, weil sie für meine Frage nach der Transpiration kaum in Betracht kommen, da diese drei Forscher ausschließlich die Blattoberseite mit den genannten Mitteln behandelten und so die Transpiration nicht wesentlich schädigten.

Überlegt man sich nun die Ergebnisse Haberlandt's und seiner Gegner, sowie die meinen, so wird man zugeben müssen, daß Haber-

land's Deutung, daß die Aufhebung der Bewegung durch Benetzung und Untertauchen unter Wasser auf die Aufhebung der Papillenwirkung als Lichtsinnesorgane beruhe, sicher nicht die einzige zulässige ist; zumal wenn man bedenkt, daß dazu schon der Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum genügt, wo doch die Linsenfunktion der Epidermiszellen nicht aufgehoben wird. Kann ich da nicht mit demselben Rechte folgern, daß die Aufhebung der Transpiration der eigentliche wirksame Faktor bei der Unterdrückung der Blattbewegung gewesen ist? So wenig ich meinen Schluß für unbedingt richtig und völlig bewiesen halte, so darf ich doch diese Folgerung daraus ziehen, daß in Versuchen der Haberlandt'schen Art erst dann ein sicherer Schluß möglich ist, wenn vorher für die in Anwendung kommende Pflanze festgestellt ist, daß sie auch unbeachtet der Transpirationsverhältnisse normale Bewegungen ausführen kann.

Ferner möchte ich zu bedenken geben, ob es statthaft ist, zur Verdunkelung eines Organes ohne weiteres ein Mittel anzuwenden, das gleichzeitig die Transpiration aufhebt. Solche Mittel sind aber Stanniol, Papier, Lederstrümpfe, verklebte Glasröhren, wie sie bei den Versuchen Haberlandt's und seiner Gegner in Anwendung kamen. Ist es nicht gut möglich, daß die Tatsache, die Haberlandt und Kniep konstatieren, daß nämlich die Neigung der Blätter, deren Stiel „verdunkelt" ist, nicht oder nur selten bis zur Transversalstellung fortschreitet und daß dazu die Beleuchtung des Stieles erforderlich ist, in einem Fehler der Verdunkelungsmethode liegt?

Haberlandt hat auch zwei Marantaceen zu seinen Versuchen verwendet, Maranta bicolor Ker.[1]) und Maranta Kerchoveana Morren. Da ich mich einmal so eingehend mit der Theorie der Lichtsinnesorgane hatte beschäftigen müssen, beschloß ich mich mit Maranta Kerchoveana näher zu befassen und dort die Notwendigkeit der Ocellenwirkung zu studieren.

---

1) Haberlandt muß unter Maranta bicolor eine andere Spezies im Auge gehabt haben als die, welche ich unter diesem Namen in den botanischen Gärten von Jena und Dahlem-Berlin kennen gelernt habe. Denn er schreibt von ihr, daß sie „zu beiden Seiten der Mittelrippe zwischen den stärkeren Seitennerven je eine Reihe roter Flecken mit Sammetglanz haben, die an älteren Blättern allmählich verblassen und lebhaft grün werden". Diese Beschreibung trifft nur für Maranta Kerchoveana oder zebrina zu. Die mir bekannte bicolor hat keinen Sammetglanz und keine roten Flecken, sondern ist dunkelgrün und hat zu beiden Seiten der Mittelrippe ein breites Silberband, das auf Reflexion des Lichtes in den Interzellularen begründet ist.

Maranta Kerchoveana hat zu beiden Seiten der Mittelrippe mehrere sammetartige dunkelrote Flecke, die später grün werden; die über diesen liegenden Epidermiszellen tragen Papillen. Haberlandt hat festgestellt, daß Blätter, „deren Gelenke mit schwarzen Papierschirmen oder Staniolumhüllung verdunkelt waren, in der heliotropischen Kammer die fixe Lichtlage nicht vollkommen einnahmen, wenn sie auch nach einer Reihe von Tagen eine günstigere Lichtstellung zeigten als zu Beginn". Nach meinen Versuchen ist dies leicht zu verstehen. Hätte Haberlandt den ganzen krümmungsfähigen Teil der Mittelrippe mit Stanniol bedeckt, so würde er wahrscheinlich noch geringere Wirkung erzielt haben.

Ich führte meine Versuche in der Art aus, daß ich die papillösen Flecke mit einer dicken Lage selbst angeriebener, unschädlicher chinesischer Tusche bestrich. Nach Haberlandt's Theorie wäre nun eine geringere Wirkung zu erwarten gewesen, da doch das Licht durch die geschwärzten Wände der Epidermiszellen aufgehalten wurde. Aber es ergab sich die überraschende Tatsache, daß die so behandelten Blätter viel stärker reagierten als die normalen. Sie gingen (die Versuche wurden in der ersten sonnigen und heißen Hälfte des Juli 1912 (ausgeführt bei einer Gewächshaustemperatur von 20—24°) bereits nach einer Stunde nach Beginn des Versuches (9 Uhr V.) in Parallelstellung über oder traten in diese ein, wenn andere Blätter sie nicht einnahmen und am Abend blieben sie bis zum Eintritt der völligen Dunkelheit in Tagesstellung, um dann erst die Gelenke zu strecken und in die senkrechte Schlafstellung überzugehen. Auch waren die Winkel, welche die geschwärzten Blätter mit der Sproßachse bildeten, erheblich größer, als die normalen und betrugen nicht selten 100°.

Nach diesen Erfahrungen schien es also, als ob in der Tat die Wirkung durch die Störung der Papillenwirkung eingetreten ist.

Darnach schien mir also die Wirkung in der Schwärzung zu liegen. Um dies festzustellen, verwandte ich nun Blätter einer anderen Spezies, die keine Papillen trägt, jedoch zweifarbig ist; Maranta undulata. Sie hat eine dunkelgrüne Spreite mit silberhellem Band. Hier waren die Ergebnisse mindestens ebensogut, wobei es gleichgültig war, ob ich die hellen oder dunklen Partien schwärzte. (In mehreren Fällen war die Wirkung so stark, daß die Blätter am folgenden Morgen ihre Krümmungen noch nicht rückgängig gemacht hatten.) Endlich ging ich dazu über, ganz grüne Blätter von Ctenanthe Steudneri und Ctenanthe setosa zu verwenden, indem ich auf den Blättern einzelne Partien schwärzte. Die geschwärzten Blätter reagierten mit wenigen Ausnahmen stärker

als die normalen. Bei Ctenanthe setosa war der Erfolg nicht so gut, aber immerhin wahrnehmbar.

Auch Blätter von Tropaeolum majus und Chenopodium schienen durch Schwärzung beeinflußt zu werden. Leider schwand in der zweiten Hälfte des Monats Juli die Sonne und es begann eine lange Regenperiode; so kam ich nicht mehr dazu, die Versuche im Freien an anderen Pflanzen durchzuführen.

Ich bin geneigt, aus diesen Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die Ursache dieser gesteigerten Reaktion darin zu suchen ist, daß durch die Schwärzung eine noch höhere Erwärmung und damit verbunden noch lebhaftere Transpiration, als durch die Stahl'schen Papillenlichtfänge erzielt wird. Daß man nicht die Lichtsinnesorgane, d. h. die Papillen dafür verantwortlich machen darf, scheint mir klar zu liegen, da ihre Wirkung ja ausgeschaltet war, und auch Blätter ohne diese Organe keine Unterschiede zeigten.

Wenn man nach einer Bedeutung der Papillen sucht, wird man daher wohl richtiger gehen, Stahl's Deutung dieser Gebilde als Lichtfänge anzunehmen, die im Dienst der Transpiration und damit der Nahrungszufuhr stehen.

Ob wir in den Marantaceen ein Beispiel und einen Beweis haben für Stahl's Annahme, die Blattbewegungen ständen überhaupt im Dienste der Transpiration, kann erst entschieden werden, wenn die Transpirationsverhältnisse und das Wasserbedürfnis der Marantaceen genau klargelegt sein wird. Dies festzustellen, wird mein nächstes botanisches Ziel sein.

Ergebnisse.

1. Die Bewegungen der Marantaceen-Blätter sind Variationsbewegungen, also durch Turgoränderung hervorgerufen.

2. Die Spaltöffnungen auf der Gelenkunterseite spielen bei den Krümmungen eine wesentliche Rolle; ihre Ausschaltung durch Bestreichen mit Kakaobutter oder durch Wasser (nasse Wattebäusche und Übertragung in dampfgesättigten Raum) ist gleichbedeutend mit der Aufhebung der Blattbewegung.

3. Aufhebung der Transpiration verursacht auch bei einigen anderen Pflanzen Störungen in der Blattbewegung.

4. Durch Ausschaltung der „Linsenfunktion" ist bei Maranta Kerchoveana E. Morren die Krümmungsfähigkeit oder die Orientierung des Blattes nicht aufgehoben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 109

Autor(en)/Author(s): Hermann Wilhelm

Artikel/Article: Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration 69-96