Studien über die Resupination von Blättern.

Von **F. W. Neger** (Tharandt).

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Daß ein flächenförmiges Assimilationsorgan eine der normalen entgegengesetzte — inverse — Stellung annimmt, ist eine häufige und bekannte Erscheinung. Am auffallendsten ist sie bei den Blättern gewisser Alstroemeria- und Bomarea-Arten, bei den Nadeln der Picea-Arten aus der Sektion Omorica, bei Allium ursinum, sowie bei vielen Gräsern und grasähnlichen Pflanzen.

Czapek[1]), welcher die Ursachen der Resupination der Alstroemeria-Blätter auf experimentellem Wege zu ermittelm suchte, kam zu dem Resultat, daß dieselbe durch das Licht bedingt sei und fand somit eine Bestätigung des schon von Schwendener und Krabbe[2]) aufgestellten Gesetzes, nach welchem als wesentliche Ursache der Torsionen von Laubblättern das Licht angesehen sei.

Durch ein vergleichendes Studium verschiedener Alstroemeria-Arten sah sich Czapek zu der Annahme gezwungen, daß die verkehrt orientierten Blätter der Alstroemerien im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus vertikalflächigen, d. h. in Profilstellung befindlichen paraphototropen Laubblättern hervorgegangen seien.

Diese Stellung, die als Schutz gegen zu intensive Besonnung und Transpiration diente, wandelte sich bei veränderten äußeren Verhältnissen wieder in eine Flächenstellung um, aber nicht durch Rückgängigmachung der Drehung um 90°, sondern durch Weiterdrehen um 90°.

Daß eine begonnene Torsion stets im angefangenen Sinne weitergeht und nicht etwa durch eine rückläufige aufgehoben wird, wenn sich aus irgend einem Grund eine weitere Umkehrung der Blattfläche als notwendig erweist, zeigte der von Czapek beschriebene Versuch (l. c. pag. 435), bei welchem eine Torsion um 360° beobachtet wurde. Ich fand, wie weiter unten gezeigt werden soll, bei Gräsern Torsionen von $2 \times 360°$ und mehr.

---

1) Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. I. (Flora 1898, pag. 424—438).

2) Unters. über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten (Abh. k. Ak. Wiss., Berlin 1892).

Czapek hebt in seiner Arbeit besonders hervor, daß nicht jede inverse Orientierung notwendig auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sei und warnt mit Recht vor Verallgemeinerung der bei einzelnen Pflanzen gefundenen Resultate.

Auch Goebel meint (Organographie, pag. 496), daß die Umkehrung der Blattfläche in verschiedenen Gruppen auf verschiedenem Wege vor sich ging. Bei den einheimischen Gräsern stellt sich Goebel den Vorgang etwa folgendermaßen vor: Wenn xerophile Formen mit Rollblättern, deren Unterseite die Struktur der Oberseite annahm — Beschränkung der Spaltöffnungen auf die Oberseite — sich wieder feuchteren Standorten anpaßten, so konnte die eingeleitete Strukturänderung nicht rückgängig gemacht werden, wohl aber wird das Blatt wieder flach und führt nun die Resupinationsbewegung aus, wodurch die spaltöffnungsfreie Unterseite nach oben zu liegen kommt und umgekehrt[1]).

Diese Auffassung hat viel für sich und klingt sehr plausibel. Zu ihrer Stütze könnte noch angeführt werden, daß viele der hierher gehörigen Gräser, namentlich Schattenpflanzen, noch mehr oder weniger wohl entwickelt jene gelenkartigen Zellen — Entfaltungszellen — besitzen, auf deren Kontraktion die Einrollung der Blattspreite beruht, sowie ferner, daß bei großer Trockenheit diese Einrollung in der Tat noch erfolgt, wie bei Poa nemoralis, Melica nutans u. a. leicht beobachtet werden kann.

Nach Goebel ist also die Bedeutung der Resupination der Grasblätter in einer Regulierung der Transpirationstätigkeit zu suchen.

Dies wäre die finale Seite der Erscheinung. Über den kausalen Zusammenhang spricht sich Goebel nicht aus.

Er hebt nur noch hervor: „daß die unteren, zudem kleineren — in feuchterer Umgebung lebenden Blätter sich an der Resupination nicht beteiligen, ist biologisch leicht verständlich“. Demnach mußte angenommen werden, daß der Feuchtigkeitsreiz allein schon genüge, die Resupinationskrümmung auszulösen. Ich möchte hierzu bemerken, daß bei gewissen Gräsern (wie Milium effusum a. u.) nicht nur die untersten, sondern auch die obersten Blätter, die gleichfalls kleiner sind als die mittleren — häufig an der Resupination nicht teilnehmen. Diese hätten aber — wenn die Goebel'sche Auffassung zu Recht bestände — alle Ursache, kräftig

1) Vergleiche auch die hiermit im wesentlichen sich deckende Deutung von Alex. Braun (Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 1870) und von Duval-Jouve (Bull. Soc. Bot. France 1871). Gleichfalls mit der Transpirationsregelung — wenn auch in anderem Sinn — brachte Raunkiaer die Resupination der Grasblätter in Beziehung (De Danske blomster-planters Naturhistorie I, Kopenhagen 1895—1899).

zu resupinieren, da sie am meisten der Gefahr übermäßiger Transpiration ausgesetzt sind. Ich werde übrigens auf diesen Punkt später noch näher zurückkommen.

Auch für die Gräser und grasähnliche Pflanzen gilt, was Goebel von den Pflanzen mit resupinierenden Blättern überhaupt sagt: Die Erscheinung ist vielgestaltig und kann nicht in allen Fällen auf die gleiche Formel und auch nicht auf die gleiche Ursache zurückgeführt werden. Dies zu zeigen ist der Zweck der nachfolgenden Betrachtungen.

I. Beobachtungen und Versuche.

Bei näherer Untersuchung ergibt sich leicht, daß die Resupination der Grasblätter usw. streng genommen in mehrere verschiedene Typen zerfällt, welche unter Umständen allerdings derart gemischt auftreten, daß sie unmerklich in einander übergehen. Die Inversstellung kann derart sein, daß damit keine Änderung im Raum verbunden ist; sie kommt dann dadurch zustande, daß die Basis des Blattes um (1—n) 180° gedreht ist. Hier kann dann ähnlich wie bei Alstroemeria von einer Torsion der Blattbasis die Rede sein. Nur für diese Art von Inversstellung möchte ich im folgenden die Bezeichnung „Resupination" anwenden.

Je nach dem Grad der Torsion kann ferner von einfacher oder mehrfacher Resupination gesprochen werden. Sehr verbreitet ist die erstere, z. B. Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Lolium perenne, Triticum caninum, Festuca silvatica und viele andere. Weniger verbreitet ist die mehrfache Resupination; ich sah sie z. B. bei Triticum repens, Arrhenatherum elatius, zuweilen auch an sterilen Sprossen von Lolium perenne und Aira caespitosa. Der höchste Grad von Torsion, welchen ich beobachtete, betrug $5 \times 180^0 = 900^0$.

Die Inversstellung der Blattfläche kann aber noch auf anderem Wege erreicht werden, nämlich einfach dadurch, daß das Blatt nach der der Ansatzstelle entgegengesetzten Seite „überschlägt". In diesem Falle ist die Inversstellung gleichzeitig mit einer Änderung der Lage im Raum verbunden. Eine Torsion der Blattbasis kommt in diesem Falle nicht zustande.

Nur dann, wenn ein Blatt derart übergeschlagen ist, daß es mit der Normalstellung in der Horizontalfläche einen Winkel von mehr oder weniger 90° bildet, erleidet die Blattbasis eine schwache Torsion.

Für alle jene Inversstellungen, welche gleichzeitig mit einer Änderung der Lage im Raum verbunden sind, möchte ich die Bezeichnung „Überschlagen" angewandt wissen.

Allerdings können normalerweise resupinierende Blätter, wenn sie aus irgend einem Grunde ihre ursprüngliche Lage im Raum verlassen (z. B. bei einseitiger Beleuchtung) gleichfalls die übergeschlagene Stellung annehmen.

Es ist deshalb, wenn wir an einem Gras die „übergeschlagene" Blattstellung wahrnehmen, nicht ohne weiteres möglich zu entscheiden, ob hier Resupination mit im Spiel ist oder nicht.

Poa nemoralis und Milium effusum.

Diese beiden Schattengräser zeigen eine Erscheinung, welche für den Habitus derselben geradezu charakteristisch ist. Sie tritt bei einseitiger Belichtung am deutlichsten zutage und besteht in der fast vollkommenen Parallelstellung sämtlicher Blätter eines Rasens. Man möchte fast sagen, die Blätter stehen in Reih und Glied wie die Soldaten eines Truppenteils.

Bei Poa nemoralis kommt die Stellung dadurch zustande, daß die an der Lichtseite des Halmes entspringenden Blätter schräg abstehen, und sich annähernd senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes stellen, d. h. sie nehmen die fixe Lichtlage ein, während die an der Schattenseite entspringenden Blätter nach der Lichtseite überschlagen und dabei die morphologische Oberseite nach unten wenden. Alle jene Blätter endlich, welche zwischen der Licht- und Schattenseite des Halmes entspringen, vollführen an der Basis eine halbe Drehung nach rechts

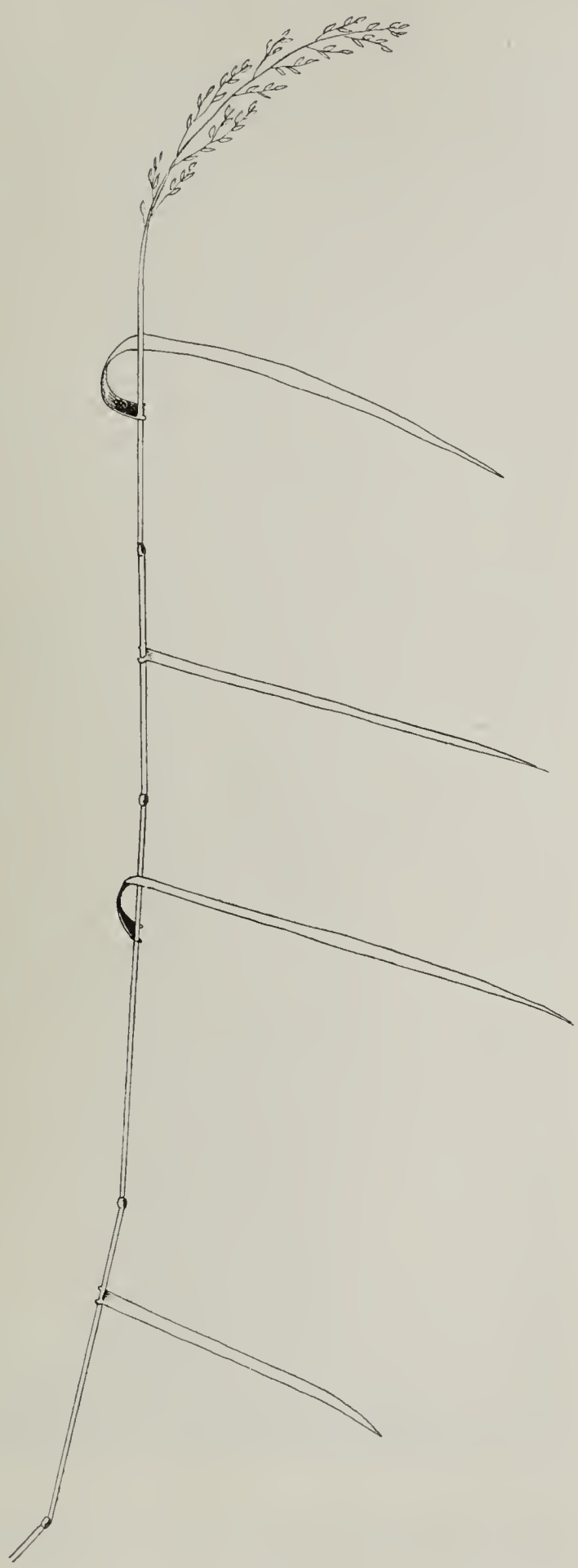


Fig. 1. Poa nemoralis, bei einseitiger Beleuchtung. Die Blätter der linken Seite sind nach rechts (Lichtseite) übergeschlagen.

oder links, so daß sie sich den anderen Blättern annähernd parallel stellen.

Die vorderen nicht übergeschlagenen Blätter behalten in der Regel ihre normale Lage bei (Oberseite nach oben), nur selten resupinieren sie schwach, oder sie rollen sich — bei großer Trockenheit — nach oben ein (Fig. 1).

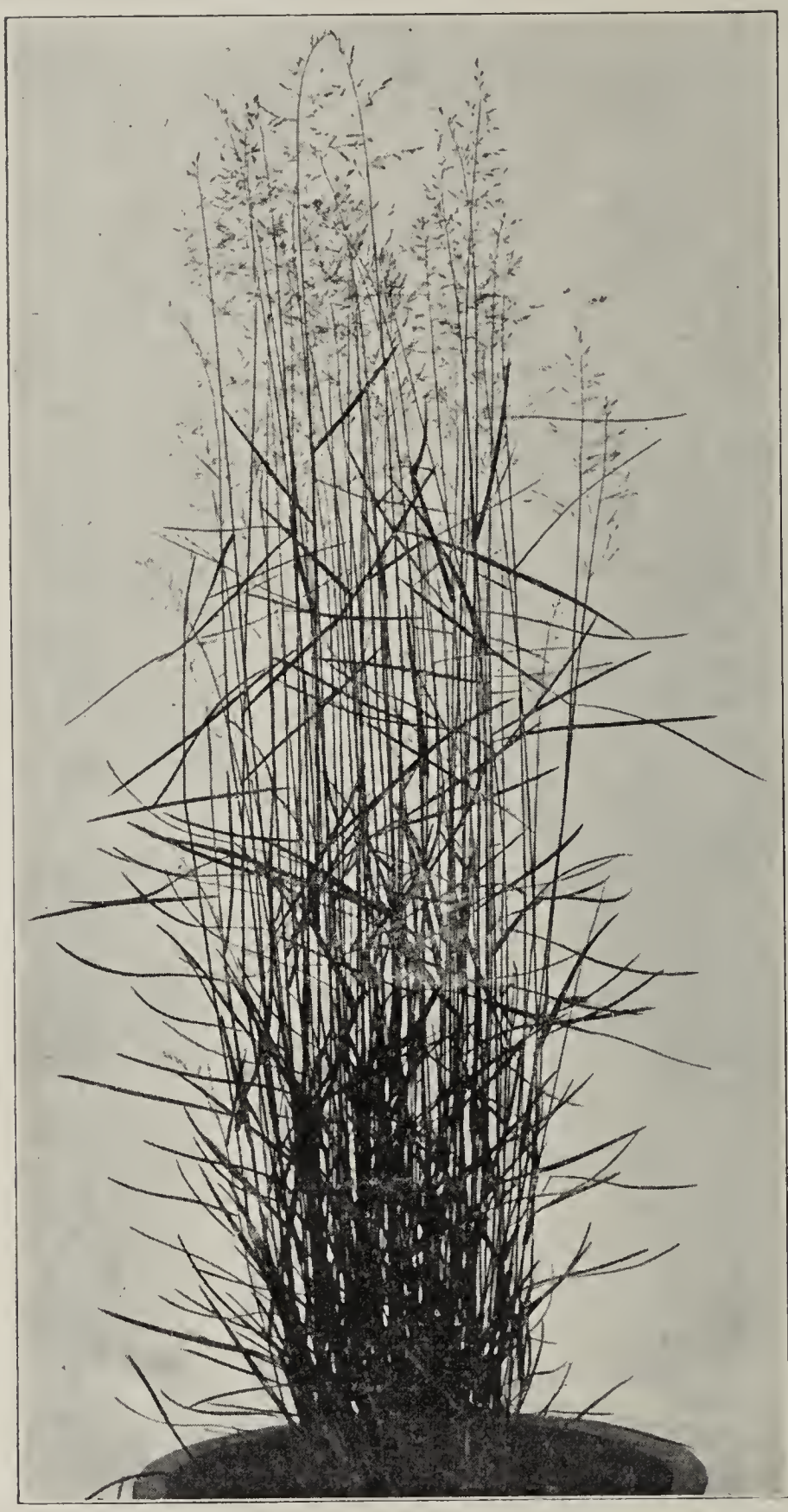


Fig. 2. Poa nemoralis, bei Beleuchtung von oben. Die Blätter sind weder resupiniert noch übergeschlagen.

Sehr ähnlich ist das Bild bei Milium effusum, nur daß hier auch die an der Lichtseite entspringenden Blätter deutlich resupiniert sind (mit Ausnahme des obersten Blattes, welches, wie oben erwähnt worden war, häufig die normale Lage beibehält).

Wer einseitig beleuchtete Rasen von Milium effusum und Poa nemoralis mit einander vergleicht, der muß den Eindruck gewinnen, als ob hier die gleichen Kräfte wirksam seien, d. h. daß bei beiden Pflanzen die Inversstellung durch die einseitige Beleuchtung veranlaßt sei.

Daß wir es aber doch mit ganz verschiedenen Erscheinungen zu tun haben, das zeigt ein einfacher Kulturversuch.

Wenn die beiden genannten Pflanzen so kultiviert werden, daß sie das Licht von oben empfangen, so ist das Bild ein ganz verschiedenes.

Bei Poa nemoralis behalten die Blätter ihre normale Stellung bei — Oberseite nach oben — ein Überschlagen kommt nicht zustande, schwache Resupination nur selten (Fig. 2).

Bei Milium effusum sind sämtliche Blätter mehr oder weniger deutlich resupiniert oder übergeschlagen, jedenfalls so orientiert, daß die morphologische Oberseite zur Unterseite wird, und zwar, da das Licht von oben kommt, nicht nach einer Seite gewendet, sondern nach allen Seiten der Windrose.

Das Überschlagen der Blätter steht demnach bei Poa nemoralis nur im Dienste des Lichtgenusses, es unterbleibt bei ausschließlich von oben kommender Beleuchtung. Bei Milium effusum erfolgt Überschlagen bzw. Resupination unter allen Umständen, auch bei Beleuchtung von oben. Bei seitlicher Beleuchtung allerdings wird die Richtung der übergeschlagenen Blätter durch das Licht bestimmt, so daß ein ähnliches Bild entsteht, wie bei Poa nemoralis im Seitenlicht.

Ähnlich wie Milium effusum verhalten sich zahlreiche andere Schattengräser, wie Melica nutans, Calamagrostis arundinacea, Festuca silvatica, Brachypodium silvaticum, Triticum caninum a. u., während das Beispiel von Poa nemoralis — meines Wissens — nur von wenigen anderen Gräsern, ziemlich deutlich von Agrostis vulgaris, befolgt wird.

Das Überschlagen der Blätter von Poa nemoralis.

Es liegt nahe, sich die Frage vorzulegen, in welcher Weise der genannte Vorgang zustande kommt. Denkbar wäre zunächst, daß, da die Halme meist dem Licht zugeneigt ,also schief stehen, das Überschlagen einzig und allein eine Folge der Schwere der Blätter sei, oder aber es könnte durch eine aktive Krümmung, etwa hyponastisches Wachstum der Blattbasis, veranlaßt sein.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden folgende Versuche angestellt; isolierte Pflanzen von Poa nemoralis wurden unter verschiedenen Bedingungen erzogen:

a) bei einseitiger Beleuchtung derart, daß der Halm durch eine besondere Vorrichtung (Faden über feste Rolle, am einen Ende befestigt, am anderen beschwert) dauernd in vertikaler Lage gehalten wurde;

b) bei einseitiger Beleuchtung derart, daß der Halm gleichfalls künstlich festgehalten wurde, aber schräg, vom Lichte abgewendet.

Der Erfolg der beiden Versuche war folgender:

bei a) erfolgte eine schwache lichtwärts gerichtete Krümmung der an der Schattenseite entspringenden Blätter; ein Überschlagen nach der Lichtseite kam aber nicht zustande;

bei b) machten die an der Schattenseite befindlichen Blätter gleichfalls Anstrengungen nach der Lichtseite hinüberzuschlagen, ohne indessen dieses Ziel zu erreichen. Die Blätter der Lichtseite fielen vermöge ihrer Schwere an dem schief gehaltenen Halm nach der Schattenseite über, zeigten aber unverkennbar das Bestreben, durch eine entgegengesetzte Krümmung aus dieser für sie so wenig vorteilhaften Lichtlage herauszukommen.

Diese Versuche beweisen, daß bei Poa nemoralis aktive Wachstumskrümmungen zwar vorhanden sind, aber in der Regel nicht ausreichen, um das Überschlagen der Blätter nach der Lichtseite zu bewirken. Sehr wesentlichen Anteil hat daran offenbar das Gewicht der Blätter selbst. Diese Auffassung wird durch folgenden weiteren Versuch noch bestätigt.

Eine Pflanze von Poa nemoralis wurde bei Beleuchtung von oben in streng vertikaler Stellung gehalten; dann wurden einige der jungen, noch im Wachstum begriffenen Blätter künstlich übergeschlagen und in dieser Lage festgehalten, indem an der Spitze der Blätter kleine Gewichte befestigt wurden.

In der ersten Zeit kehrten bei Entfernung der Gewichte die Blätter sehr leicht in ihre natürliche Lage zurück. Nach einigen Wochen war die Sachlage umgekehrt. Bei Wegnahme der Gewichte verharrten die betreffenden Blätter in der übergeschlagenen Stellung und in die natürliche Lage gebracht kehrten sie von selbst in die inverse zurück.

Offenbar hatte die Belastung eine Dehnung der Gewebe der morphologischen Unterseite bewirkt, auf welche diese durch gefördertes Längenwachstum — hyponastisches Wachstum — reagierte.

Unter normalen Verhältnissen — d. h. an einem schattigen Standort — ist das Überschlagen der Blätter die einzige Art der Inversstellung, welche bei Poa nemoralis zu beobachten ist, eine eigentliche Resupination — in dem oben definierten Sinne — kommt in der Regel nicht vor.

Bei sehr starker Austrocknung rollen sich einige Blätter nach oben ein, wie schon früher erwähnt.

Für Poa nemoralis ist es offenbar — bei nicht zu intensiver Besonnung — gleichgültig, welche Blattseite nach oben gewendet ist. Die morphologische Oberseite ist reich an Spaltöffnungen, aber durch einen dichten Wachsüberzug geschützt, die morphologische Unterseite — welche

bei übergeschlagenen Blättern Oberseite wird — ist grün, glänzend und arm an Spaltöffnungen.

Immerhin scheint die letztere die gegen Transpirationsverlust besser geschützte Seite zu sein. Denn in vorgeschrittener Jahreszeit macht sich zwischen den übergeschlagenen und den nicht übergeschlagenen Blättern ein auffallender Unterschied bemerkbar. Erstere verharren unverändert in ihrer Lage, bei letzteren macht sich eine gewisse Neigung zur Profilstellung bemerkbar, allerdings ist es nur der vorderste Teil des Blattes, der hiervon betroffen wird; selten kommt eine Torsion um 180° zustande.

In diesem Falle darf also wohl mit einiger Sicherheit angenommen werden, daß die zuweilen in Resupination sich steigernde Profilstellung dem Transpirationsschutz diene; denn jene Blätter, welche sich infolge des Überschlagens schon in der Inversstellung befinden, beteiligen sich nicht an der Drehung.

Eine auffallende Beziehung zu Poa nemoralis zeigt nun eine zwar nicht zu den Gramineen gehörige, diesen aber habituell ähnliche Pflanze, nämlich Luzula albida, nur daß hier gerade die übergeschlagenen Blätter noch nachträglich resupinieren.

Die Blattresupination von Luzula albida.

Diese mit Vorliebe an Böschungen und Waldrändern wachsende Pflanze nimmt sehr häufig eine geneigte Stellung an, wobei das Gewicht des Blütenstandes und die einseitige Beleuchtung in gleicher Weise beteiligt sein mögen.

Die an der Lichtseite entspringenden Blätter (ich bezeichne sie kurz als die vorderen), sind annähernd flach ausgebreitet und nur mit der Spitze nach unten gebogen, aber fast nie resupiniert. Die an beiden Flanken stehenden (seitlichen) Blätter sind an der Basis mehr oder weniger gedreht, je nachdem die Richtung ihrer Längenausdehnung von der Einfallsrichtung des stärksten diffusen Lichtes abweicht. Durch diese Torsion stellen sich die Flankenblätter annähernd parallel zu den vorderen Blättern. Endlich, die an der Schattenseite des Halmes entstehenden (hinteren) Blätter sind bei starker Neigung des letzteren nach vorn übergeschlagen; freilich sind es meist nur wenige, höchstens 2—3 Blätter, welche diese Lage einnehmen.

Das Überschlagen hat zur Folge, daß die Oberseite der Erde zugewendet wird und umgekehrt, und diese unnatürliche Stellung wird durch eine nachträglich sich einstellende Resupination wieder aufgehoben (Fig. 3)[1].

1) Bei Kirchner, Löw, Schröter, Lebensgesch. der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Abt. 3, pag. 206 (1911), ist diese auffallende Erscheinung nicht erwähnt. Ähnlich wie L. albida verhält sich übrigens auch L. maxima.

Es herrschen demnach bei Luzula albida umgekehrte Verhältnisse als bei Poa nemoralis. Eine teilweise Erklärung findet dieses Verhalten in der Verteilung der Spaltöffnungen, welche bei Luzula albida umgekehrt ist als bei Poa nemoralis.



Fig. 3. Luzula albida mit einem hinteren, übergeschlagenen und nachträglich resupinierten Blatt. (Morph. Oberseite gestreift, Unterseite dunkel.)

Die morphologische Oberseite der ersteren Pflanze entbehrt nämlich vollkommen der Spaltöffnungen, und entspricht daher ökologisch der zwar nicht spaltöffnungsfreien, aber doch spaltöffnungsarmen morphologischen Unterseite der Blätter von Poa nemoralis.

Welcher Faktor — ob Licht, Schwerkraft, Feuchtigkeitsreiz usw. — kausal die Resupination der übergeschlagenen Blätter von Luzula albida bedingt, ist damit keineswegs entschieden und bedarf noch der weiteren — nur auf experimentellem Wege zugänglichen — Aufklärung. Ich hoffe, darüber später berichten zu können.

Die Resupination der Blätter bei Schattengräsern vom Typus des Milium effusum.

Es ist oben angeführt worden, daß eine große Anzahl von Waldgräsern in ähnlicher Weise wie Milium effusum, auch bei Beleuchtung von oben,

die gleiche Erscheinung zeigen, welche bei Poa nemoralis nur bei seitlicher Beleuchtung zutage tritt, nämlich daß die Blätter nach der der Ansatzstelle entgegengesetzten Seite überschlagen oder einfach, ohne die Stellung im Raum zu ändern, resupinieren.

Goebel meint, wie ich oben zitierte, daß hierdurch erreicht werden soll, daß die hauptsächlich Spaltöffnungen tragende Oberseite dem Boden zugewendet wird.

Es würde sich demnach um einen ökologisch gleichwertigen Vorgang handeln, wie bei der Resupination der übergeschlagenen Blätter der Luzula albida.

Dies würde voraussetzen, daß die diesen Gräsern eigentümliche Verteilung der Spaltöffnungen das Primäre, die Resupination das Sekundäre wäre. Daß bei Luzula albida die Resupination der übergeschlagenen Blätter in einem gewissen kausalen Zusammenhang steht mit dem deutlich dorsiventralen Bau der Lamina, dürfte kaum zu bezweifeln sein, denn es sind ja nur die übergeschlagenen Blätter, welche diese Torsion ausführen, während die anderen nicht übergeschlagenen unverändert bleiben.

Nicht so sicher bewiesen scheint mir dieser Zusammenhang bei den genannten Schattengräsern.

Sehen wir zunächst, welche Beziehung sich hier ergibt zwischen Resupination und Verteilung der Spaltöffnungen[1]).

Ich untersuchte eine größere Anzahl von Waldgräsern auf ihren anatomischen Bau, insbesondere auf die Menge der an Ober- und Unterseite auftretenden Spaltöffnungen und fand dabei folgendes:

Weitaus die meisten Gräser mit resupinierenden Blättern besitzen allerdings auf der morphologischen Oberseite (physiologischen Unterseite) viel mehr Spaltöffnungen als auf der entgegengesetzten Blattseite. Im einzelnen aber bestehen doch recht beträchtliche Unterschiede, wie aus folgender Zusammenstellung hervorgeht:

Spaltöffnungen auf der morphologischen Unterseite äußerst spärlich oder vollkommen fehlend: Triticum caninum, Melica nutans, Brachypodium silvaticum, Festuca gigantea, Festuca silvatica u. a.

Spaltöffnungen auf der morphologischen Unterseite einigermaßen zahlreich: Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Festuca elatior, Lolium perenne, Avena flavescens, Arrhenatherum elatius, Cynosurus cristatus, Poa nemoralis u. a.

---

1) Vergleiche auch Kirchner, Löw, Schröter, Lebensgeschichte usw., Bd. I, Abt. 2 (1908), pag. 65.

Bei den Arten der ersten Rubrik ist die Resupination allerdings sehr ausgeprägt. Bei den Arten der zweiten Aufzählung herrscht wenig Gesetzmäßigkeit. Milium effusum besitzt auf der morphologischen Unterseite verhältnismäßig viele Spaltöffnungen und resupiniert stets stark (ebenso Calamagrostis arundinacea) und Cynosurus cristatus, Poa nemoralis u. a., deren Verteilung der Spaltöffnungen sehr ähnlich ist, resupinieren oft nur undeutlich oder gar nicht. Ich habe den Eindruck, daß beide Erscheinungen — Resupination und Verteilung der Spaltöffnungen — nicht immer Hand in Hand gehen.

Er fragt sich übrigens, ob überhaupt ein Bedürfnis vorliegt, die Spaltöffnungen der Oberseite auf diese Weise — nämlich durch Resupination — zu schützen; mit anderen Worten, es kann bezweifelt werden, ob die Resupination dieser Gräser im Dienst des Transpirationsschutzes — wie Goebel meint — stehe.

Bei den meisten der hier in Betracht kommenden Gräsern nämlich sind die an der Oberseite der Blätter befindlichen Spaltöffnungen durch geschützte Lage in Rinnen, zwischen hervorragenden Riefen, die ganze Blattoberseite außerdem durch einen mächtigen Wachsüberzug ausgezeichnet. Unter diesen Umständen ist es vom Standpunkte des Transpirationsschutzes wohl — ziemlich gleichgültig, ob das Blatt resupiniert ist oder nicht. —

Goebel hat, wie oben schon bemerkt wurde, darauf hingewiesen, daß die unteren — kürzeren — Blätter der resupinierenden Waldgräser an der Resupination nicht teilnehmen, „was biologisch verständlich sei, da sie sich in einer feuchteren Umgebung befinden.“ Goebels Beobachtung ist dahin zu ergänzen, daß auch die obersten — gleichfalls kürzeren — Blätter blühender Halme an der Resupination nicht teilnehmen. Diese hätten es aber sehr nötig, zu resupinieren, wenn wirklich die Resupination im Dienst des Transpirationsschutzes stände. Andererseits ist hervorzuheben:

Wenn Milium effusum, Triticum caninum u. a. zwischen dichtem Unterholz von Himbeeren und anderen Waldsträuchern wachsen, so daß nur die obersten Teile der Halme frei hervorreagn, während etwa $^2/_3$ der Pflanzen vollkommen in tiefen Schatten gehüllt sind, so zeigen die unteren und mittleren Blätter genau die gleiche Resupination wie an vollkommen freistehenden Pflanzen, während nach Goebel's Auffassung diese „in einer feuchten Umgebung befindlichen Blätter“ von der Resupination ausgeschlossen sein müßten.

(Diese Beobachtung beweist gleichzeitig, daß das Licht als solches nicht der die Resupinationsdrehung auslösende Faktor sein kann.)

Die oben zitierte Beobachtung Goebels' bezieht sich übrigens nur auf die untersten (kürzeren), am blühenden Halm sitzenden Blätter. Denn die an sterilen Sprossen befindlichen Blätter lassen bei Melica nutans, Milium effusum, Triticum caninum, Calamagrostis arundinacea u. a. Schattengräsern die Resupination nie vermissen. Ja, noch mehr:

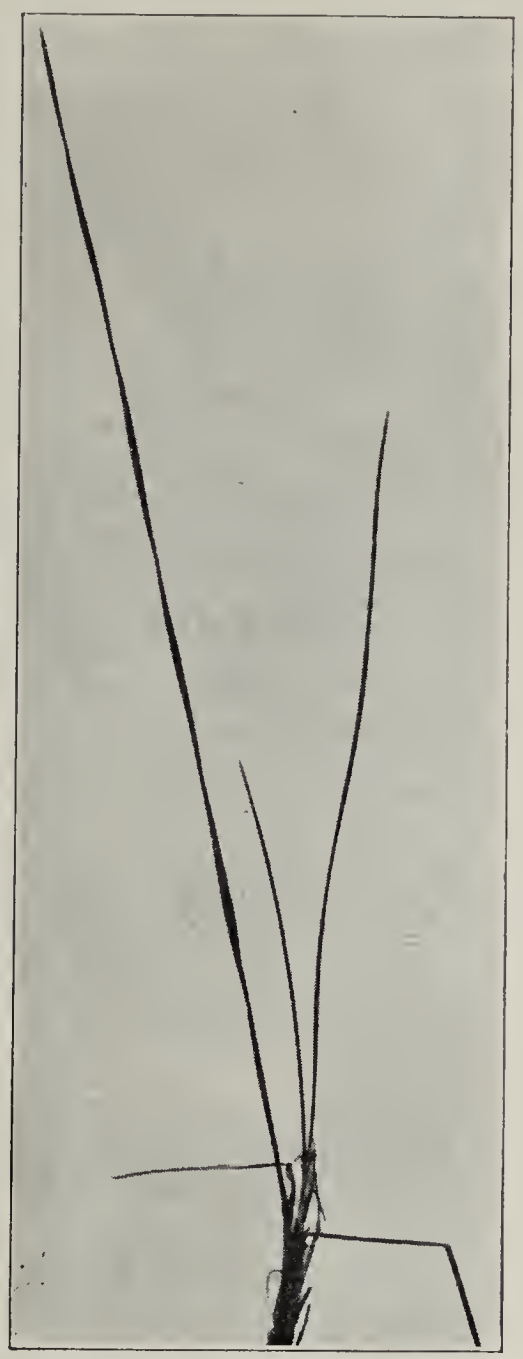


Fig. 4. Fünfmal gedrehtes Blatt eines steilen Sprosses von Aira caespitosa.

Gräser, wie Agrostis vulgaris, deren Stengelblätter nur wenig zur Resupination neigen, zeigen an sterilen dem Boden anliegenden Sprossen sehr deutliche Torsion, und gerade bei Aira caespitosa und Lolium perenne, deren „Halmblätter" oft nur undeutlich resupinieren, fand ich die stärksten bis jetzt überhaupt nachgewiesenen Torsionen (nämlich $4—5 \times 180°$), wenn ich die sterilen Sprossen daraufhin untersuchte (Fig. 4 u. 5).

Aus all dem geht hervor: Die feuchte Umgebung der unteren Blätter kann es nicht sein, welche das Ausbleiben der Resupination an unteren Stengelblättern veranlaßt.

Wenn feuchte Luft diesen Einfluß hätte, so müßten typisch resupinierende Gräser, wenn sie in einem mit Feuchtigkeit gesättigten Raum kultiviert werden, die Torsion vermissen lassen.

Ich zog einen ganzen Sommer hindurch Milium effusum, Calamagrostis arundinacea, Triticum caninum und Melica nutans unter großen Glasglocken, unter welchen der Feuchtigkeitsgehalt der Luft andauernd $80—100\,\%$ betrug, schnitt die älteren Sprossen immer wieder zurück, so daß die jüngeren sich von Anfang an unter dem Einfluß gesättigter Feuchtigkeit entwickeln konnten. Das Resultat war bei allen das gleiche. Die Resupination trat unter allen Umständen

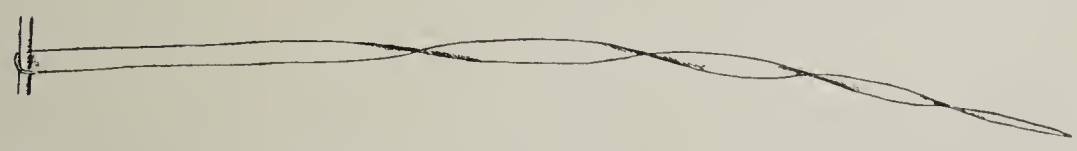


Fig. 5. Blatt von Lolium perenne aus Feuchtkultur (steriler Sproß) viermal resupiniert.

ein, ja sie war noch deutlicher und stärker als bei freiwachsenden Pflanzen. Auch die Beleuchtung hatte nur richtenden Einfluß. Bei Oberlicht waren die Blätter nach allen Richtungen der Windrose resupiniert, bei einseitiger Beleuchtung der Lichtseite zugewendet.

Wie erklärt sich nun der scheinbare Widerspruch, daß die unteren Stengelblätter der Schattengräser nicht resupinieren, die Blätter steriler Sprosse dagegen oft außerordentlich stark resupinieren? Den Schlüssel zur Lösung dieses Rätsels scheint mir wieder Poa nemoralis zu geben.

Dieses Gras zeigt bei extremer Feuchtkultur im Oberlicht ein ganz anderes Verhalten als im Freien, oder bei Kultur in mäßig trockener Luft. Während es in der Natur an schattigen Standorten nicht oder nur selten, und dann meist nur mit dem oberen Teil des Blattes resupiniert, zeigt es im feuchtgesättigten Raum überaus oft und deutlich Resupination und zwar um so stärker, je zarter die Blätter sind. Zuweilen sind einzelne Blätter schon nahe der Basis scharf gedreht, sehr ähnlich jener Torsion, die bei Alstroemeria von jeher das Augenmerk der Beobachter auf sich gelenkt hat (Fig. 6).

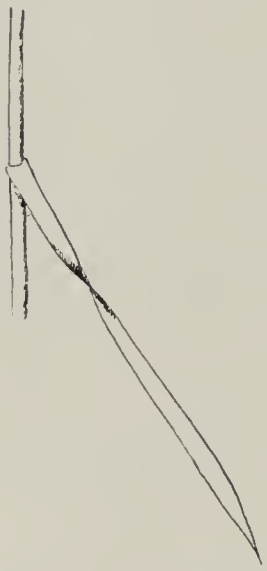


Fig. 6. Blatt von Poa nemoralis in Feuchtkultur, stark resupiniert.



Fig. 6 *a*. Junge Gerstenpflanze in feuchter Luft gezogen mit mehrfach resupinierten Blättern; linkes Blatt einmal, das mittlere Blatt zweimal, das rechte Blatt dreimal resupiniert.

Der Drehungswinkel beträgt in der Regel 90—180°, in einzelnen Fällen sogar noch mehr, nämlich bis 270°.

Daß diese Torsion nicht mit der Transpirationsregulierung in Zusammenhang stehen kann, leuchtet ohne weiteres ein. Es wäre höchst unzweckmäßig, wenn — bei der im feuchten Raum ohnehin herabgesetzten Transpirationstätigkeit — diejenige Seite, welche die Hauptmasse der Spaltöffnungen trägt, der Transpiration fördernden Wirkung des Lichtes entzogen würde.

Wenn wirklich der hohe Feuchtigkeitsgehalt der Luft, wie es den Anschein hat, die Veranlassung ist zur Resupination der Poa nemoralis-Blätter, so müssen unter den gleichen Kulturbedingungen Gräser, deren Blätter sonst nur einmal resupinieren, eine mehrfache Torsion zeigen. Der Versuch bestätigte diese Vermutung. Viele Schattengräser machen im Feuchtraum einen Anlauf zu widerholter Blattresupination; überaus auffallend war dieser Vorgang auch bei Gerste zu beobachten, wie Fig. 6 a zeigt. Auch hier kann naturgemäß Transpirationsschutz nicht Zweck der Torsion sein.

Die wahre Bedeutung der Resupination der Poa-Blätter und der verstärkten Resupination anderer Gräser im feuchten Raum ergibt sich aus einer vergleichenden Betrachtung der Querschnitte eines im Freien und eines im Feuchtraume erwachsenen Blattes.

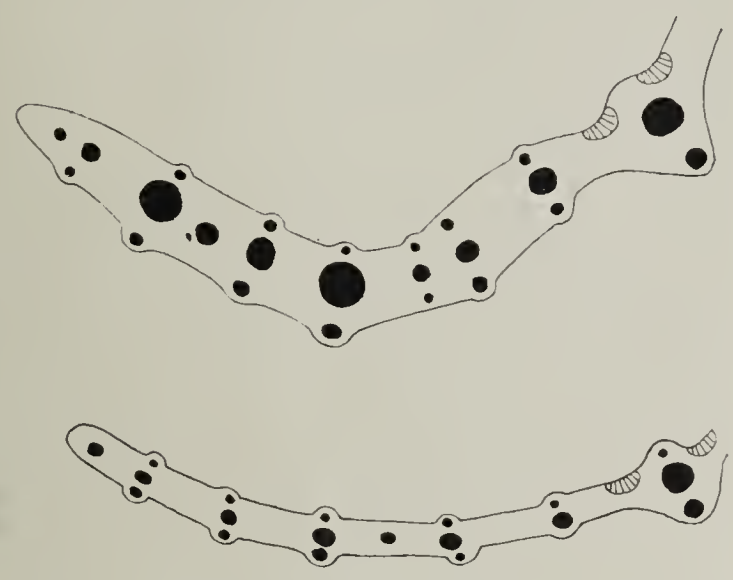


Fig. 7. Blattquerschnitte von Poa nemoralis; oben Trockenblatt, unten Feuchtblatt (linke Blatthälfte), beide bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; mechanische Elemente schwarz.

Es besteht hier ein ähnlicher Unterschied wie zwischen Licht- und Schattenblatt der Buche.

Die im Freien erwachsenen Blätter von Poa nemoralis sind etwa doppelt so dick wie die im Feuchtraume gebildeten, zudem beträchtlich breiter (Fig. 7).

Daß die mechanischen Elemente beim „Feuchtblatt“ im Verhältnis schwächer entwickelt seien wie beim „Trockenblatt“, möchte ich nicht direkt behaupten. Absolut besteht natürlich ein großer Unterschied. Es ist aber schwer zu beurteilen, ob die schwächer entwickelten mechanischen Elemente des zarteren „Feuchtblattes“ weniger oder ebenso viel leisten wie die kräftigeren mechanischen Gewebe des schwereren „Trockenblattes“. Dagegen wissen wir von anderen Pflanzen, daß bei Kultur in

feuchter Luft eine dürftigere Ausbildung der mechanischen Gewebe (Collenchym, Bast) erfolgt als in trockener Luft (Mentha aquatica, Thalictrum galioides, Menyanthes trifoliata)[1]).

Was die „Feuchtblätter" der Poa nemoarlis an innerer mechanischer Festigkeit durch schwächere Ausbildung der Festigungsgewebe eingebüßt haben, das ersetzen sie durch Torsion, und sind dadurch genau ebenso in der Lage, ihre Blätter horizontal auszustrecken und so das diffuse Licht aufzufangen, wie kräftigere, dickere „Trockenblätter".

Ein einfacher Versuch lehrt, daß Torsion in mechanischer Hinsicht ganz Erstaunliches leistet.

Von einem kräftigen, äußerst gleichmäßig dicken Briefpapier wurden zwei gleich breite und gleichlange und dementsprechend auch gleichschwere[2]) Streifen geschnitten. Der eine derselben wurde spiralig in weiten (steilen) Windungen um einen Glasstab gewickelt, der andere blieb flach. Beide Streifen wurden sodann in einen horizontal befestigten Holzstab eingeklemmt; der flache nahm die vertikale Lage an infolge seines Eigengewichtes, der andere neigte sich nur sehr wenig, obwohl sein Gewicht mit dem des anderen Papierstreifens vollkommen übereinstimmte (Fig. 8).

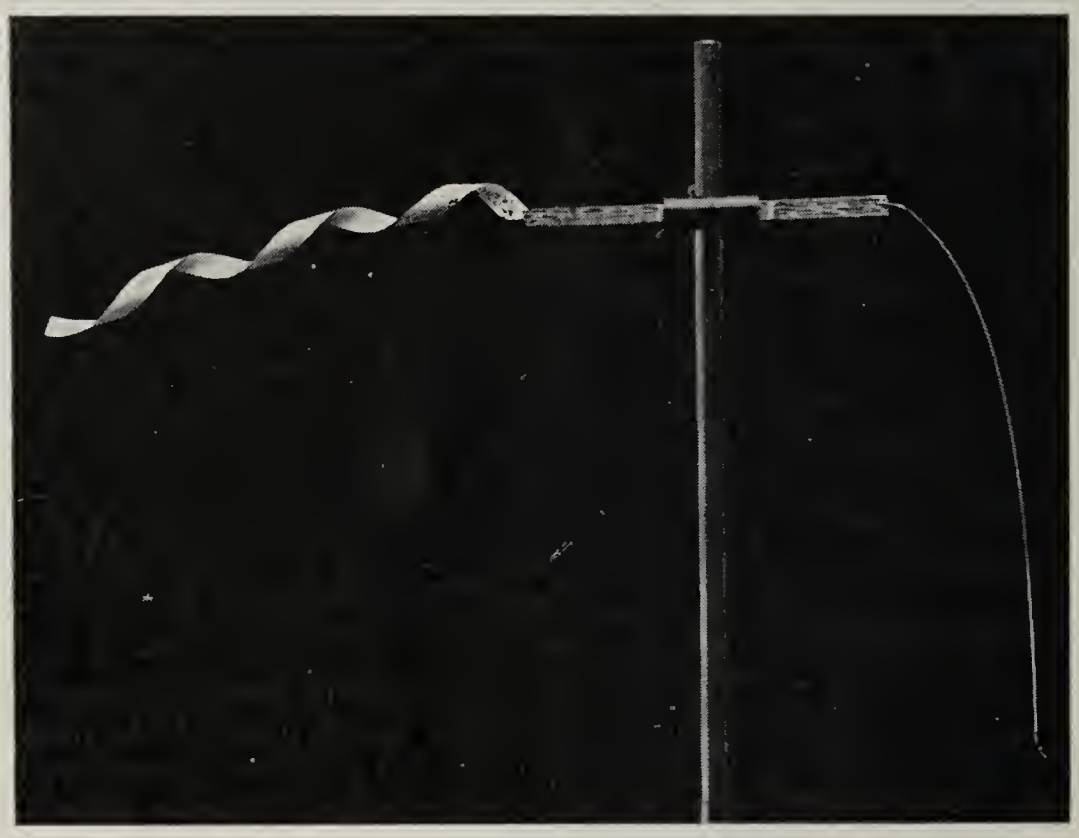


Fig. 8. Erklärung im Text.

Die physikalische Erklärung dieser Erscheinung ergibt sich leicht, wenn wir uns die Formel für die Abhängigkeit der Biegungselastizizät eines leistenartigen Gebildes (Stabes) vergegenwärtigen. Dieselbe heißt:

$$E = \frac{p \cdot L^3}{e \cdot b \cdot h^3}$$

1) G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886.

2) Dies wurde übrigens noch durch Wägung bestätigt.

wobei E die Biegungselastizität,
p die rechtwinkelig zur Länge der Leiste angreifende Kraft,
L die Länge der Leiste,
e der Elastizitätsmodul,
b die Breite } der Leiste
h die Höhe }
bedeutet.

Je kleiner L ist, um so kleiner ist auch E. Nun kommt für die Biegung an einem einfach oder mehrfach resupinierten Blatt als L offenbar nicht die ganze Blattlänge in Betracht, sondern nur ein kleiner Teil derselben, nämlich jene Teilstrecke, deren Fläche gerade senkrecht steht zur Richtung der angreifenden Kraft.

Denn jener Teil des gedrehten Blattes dessen Flächenausdehnung in der Richtung der angreifenden Kraft liegt, setzt offenbar der Biegung einen derartig großen Widerstand entgegen, daß der tatsächliche Erfolg nahezu gleich 0 ist (h^3!). Als biegende Krafte kommen an einem Blatt außer dem Eigengewicht namentlich der Wind und der Regen in Betracht und es ist klar, daß die Wirkungen dieser Kräfte um so weniger zur Geltung kommen, je vollkommener die Torsion des Blattes ist.

Ich sehe also in der Torsion der Blätter von Poa nemoralis im Feuchtraum ein Mittel, die mechanische Festigkeit der überaus zarten Blätter zu erhöhen[1]).

Nicht nur zarte Beschaffenheit, sondern große Länge bei verhältnismäßig geringer Breite kann die Veranlassung der Torsion sein. So erklärt sich einfach, warum die oberen, aber kürzeren Blätter bei einigen Schattengräsern, ebenso wie die untersten, gleichfalls kürzeren Blätter an der Resupination nicht teilnehmen. Für ihre Länge reichen die mechanischen Elemente aus, um Horizontalstellung zu sichern.

Für die übrigen — längeren — Blätter genügt in der Regel eine Resupination, um die zur Assimilation günstige Lichtlage herzustellen und festzuhalten. Diese Blätter bringen, indem sie einmal überschlagen, ihre Blattfläche in eine derartige Lage, daß sie von verschiedenen Seiten Licht auffangen. Übrigens beobachtete ich bei verschiedenen Schattengräsern

---

1) Die gleiche Deutung hat Stahl der Resupination der Alstroemeriablätter zu geben versucht, ohne indessen hierfür eine experimentelle Begründung beizubringen. Er sah in der Umkehrung der Blattspreite ein Mittel zur Schwächung der Wirkung des Regenanpralles („Regenfall u. Blattgestalt“ in Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1893).

Freilich kann nicht behauptet werden, daß die Blätter dieser Pflanzen in besonders hohem Grad dieser Schutzeinrichtung bedürften.

— Triticum caninum u. a. — einen mehr oder weniger deutlichen Ansatz zu einer weiteren Torsion, durch welche eine abermalige Auswechslung der beiden Blattseiten erfolgt. Diese Erscheinung leitet über zu jenen Gräsern, bei welchen eine wiederholte Resupination die Regel ist[1]).

Mehrfache Resupination der Blätter verschiedener Wiesengräser.

Triticum repens, seltener Arrhenatherum elatius zeigen in ausgezeichneter Weise die Erscheinung der wiederholten Resupination und zwar vorwiegend an den sterilen, weniger an den fertilen Sprossen.

Vollkommen auf die sterilen Sprosse scheint die mehrfache Torsion beschränkt zu sein, bei Lolium perenne, Aira caespitosa sowie bei einigen anderen Arten. Die letztgenannten Gräser leisten in dieser Hinsicht aber ganz Unglaubliches. Die Fig. 4, 5 geben hiervon eine deutliche Vorstellung.



Fig. 9. Blattquerschnitte von Aira caespitosa (rechte Blatthälfte); oben Trockenblatt, unten Feuchtblatt, beide bei gleicher Vergrößerung gezeichnet; mechanische Elemente schwarz.

Daß gerade die dem Boden nahen im Innern des Grasrasens erwachsenden Blätter so sehr zur Resupination neigen, ist nach dem oben Gesagten leicht verständlich. Sie leben in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre und ihr anatomischer Bau (Fig. 9) entspricht diesen Wachstumsbedingungen. In der Tat fand ich derartig vielfach resupinierte Blätter von Aira caespitosa, wie sie in Fig. 4 abgebildet sind, nur an sehr schattigen feuchten Standorten[2]).

---

1) Eine Andeutung der Resupination beobachtete ich ferner bei den außerordentlich langen Blättern von Carex ampullacea, ein-, zweifache Resupination bei Molinia coerulea, während die verhältnismäßig breiten und kräftigen Blätter von Phalaris arundinacea die Resupination in der Regel vermissen lassen.

2) Überaus starke Drehung fiel mir auch bei vielen Gräsern in den „ewigfeuchten“ Küstengegenden des westlichen Norwegens (Hardanger, Sognefjord) auf.

Die Verteilung der Spaltöffnungen auf morphologische Ober- und Unterseite unterliegt bei diesen Gräsern noch weniger Gesetzmäßigkeit, wie bei den Schattengräsern.

Bei vielen der hierher gehörigen Arten haben die Blätter nahezu isolateralen Bau, indem die Unterseite fast ebenso viel Spaltöffnungen besetzt wie die Oberseite, z. B. Triticum repens, Holcus lanatus, Dactylis glomerata u. a. Dagegen ist bei anderen die Unterseite sehr arm an Spaltöffnungen, z. B. Lolium perenne, Aira caespitosa. Allerdings ist die Beschaffenheit der Blattoberseite in anderer Hinsicht von der der Unterseite oft recht verschieden, z. B. durch starken Wachsüberzug, Riefenbildung und dergleichen.



Fig. 10. Sproß von Triticum repens mit stark resupinierten Blättern.

Es wäre schließlich die Frage zu erörtern: in welcher Weise die Resupination mechanisch zu erklären sei, ob sie etwa in irgend einer Beziehung steht zu jenen Zellen, welche wesentlich die Einrollung der Grasblätter bewirken, oder ob sie nur durch ungleiches Wachstum zustande kommt.

Parlatore[1]) bringt die Resupination mit der ungleichen Fähigkeit der beiden Blattseiten, Wasser aufzunehmen, in Zusammenhang.

Wenn dies der Fall wäre, mußte der Grad der Resupination bei benetzten und ausgetrockneten Blättern bedeutenden Schwankungen unterworfen sein. Das trifft aber nur in beschränktem Maße zu. Ich brachte Blätter von Aira caespitosa, deren Resupination 180° betrug, in den Exsiccator und hierauf wieder in Wasser. Im Exsiccator erfolgte Einrollung, im Wasser Entfaltung (infolge der Tätigkeit der Gelenkzellen und anderer mechanischer Gewebe), aber der Grad der Resupination blieb stets der gleiche.

---

1) Parlatore, Movimenti fogliari nelle graminacee (Rendiconto della R. Academia di Bologna 1894).

Etwas anders verhielt sich Triticum repens. Der auf Figur 10 photographierte Sproß hatte mehrere Stunden in Wasser gelegen, ohne daß die Torsion (von 360°) aufgehoben worden wäre. Wenn der Sproß dann in einen trockenen Raum gebracht wurde, so erfolgte allerdings eine weitere Einrollung derart, daß die Spitze des Blattes um eine halbe Drehung (ca. 180°) mehr gegen die Basis gedreht erschien als am feucht gehaltenen Blatt.

Demnach ist die Resupination eine Folge ungleichen Wachstums; sie findet aber durch die bei der Einrollung tätigen Kräfte eine nicht unbeträchtliche Steigerung.

II. Allgemeine ökologische und phylogenetische Betrachtungen über die Resupination der Grasblätter.

Die bisher allgemein verbreitete Annahme, die Resupination der Blätter stehe im Dienst des Transpirationsschutzes, kann nach den obigen Ausführungen nicht mehr in voller Ausdehnung aufrecht erhalten werden.

Es kommen offenbar folgende ökologische Faktoren in Betracht:

a) Licht, und zwar ausschließlich: beim Überschlagen der Blätter von Poa nemoralis, nebenbei: beim Überschlagen der (ohnehin resupinierenden) Blätter von Melica nutans, Milium effusum u. a.

b) Transpirationsschutz beim Resupinieren der (infolge ihrer Schwere) übergeschlagenen Blätter von Luzula albida, Luzula maxima; vielleicht auch bei der seltener eintretenden Profilstellung der nicht übergeschlagenen Blätter von Poa nemoralis.

c) Mechanische Festigung bei der Mehrzahl der Gräser, namentlich bei jenen Gräsern (und grasähnlichen Pflanzen), welche infolge mangelnder innerer mechanischer Festigkeit oder außerordentlicher Länge der Blätter durch Torsion einen höheren Grad von Biegungsfestigkeit[1]) anzustreben.

Ein wichtiger Prüfstein einer Hypothese ist, daß sie sich dem Gesamtbild der Erscheinungen harmonisch einfügt und bei der Erklärung scheinbarer Widersprüche gute Dienste leistet.

---

1) Hierin ist vermutlich auch die ökologische Bedeutung des Drehwuchses vieler Bäume zu suchen. Es fällt jedenfalls auf, daß die Kiefer an sehr windigen Standorten oft besonders stark gedreht ist.

Sehen wir zu, inwieweit die an dritter Stelle genannte rein mechanische Deutung der Resupination dieser Forderung genügt:

1. Die auffallende Erscheinung, daß bei vielen Schattengräsern gerade jene Blätter von der Resupination ausgeschlossen sind, welche sich durch geringere Länge auszeichnen, es sind, wie oben ausgeführt wurde, die untersten und obersten, findet durch jene Hypothese eine befriedigendere Erklärung als durch die alte Transpirationsschutzhypothese.

2. Die Blattresupination fehlt, wo in anderer Weise die mechanische Festigkeit des Blattes gesichert ist, z. B. bei Blättern mit stark entwickelter innerer Festigung, beim Rollblatt, bei sehr breiten Blättern (Phalaris arundinacea) bei wellblechartigem Bau des Blattes (Mais), oder bei winkeleisenartigem Querschnitt des Blattes (Scirpus silvestris u. a.). Dagegen ist sie vorhanden bei vollkommen senkrecht stehenden Blättern, wo die Inversstellung als Transpirationsschutz überhaupt nicht in Betracht käme, z. B. Gerste (junge Blätter bei Beleuchtung von oben), Aira caespitosa (an in dichten Rasen wachsenden sterilen Sprossen), Iris-Arten, Acorus calamus, Typha latifolia; sogar bei einer Umbellifere mit sehr langen, grasähnlichen Blättern fand ich starke Drehung der Blattspreite, nämlich bei dem chilenischen Eryngium paniculatum.

3. Das einfach oder mehrfach resupinierte Blatt ist viel besser befähigt, das Ober- und Seitenlicht auszunutzen als das nicht resupinierende. Es vermag die bei Seitenbelichtung eng begrenzte fixe Lichtlage viel besser aufzusuchen als das wenig bewegliche, unbeholfene, nicht resupinierte Blatt. Ich möchte geradezu behaupten, daß die Resupination den Grasblättern den Grad von Beweglichkeit verleiht, welcher ihnen infolge des Mangels eines Blattstieles von Haus aus abgeht.

Zum Schluß noch einen kleinen phylogenetischen Seitenblick!

Goebel meint (l. c.), daß Gräser mit resupinierten Blättern sich von solchen mit Rollblättern ableiteten.

Dem ist entgegenzuhalten, daß die meisten Gräser mit Rollblättern an der konvexen Außenseite der Spaltöffnungen vollkommen entbehren (z. B. Aira flexuosa).

Bei der Mehrzahl der Gräser mit resupinierten Blättern trifft das nicht zu. Im Gegenteil, viele besitzen an der morphologischen Unterseite recht zahlreiche Spaltöffnungen (z. B. Triticum repens, Milium effusum, Calamagrostis-Arten u. a.). Welchen Sinn hätte aber die Verlegung von Spaltöffnungen auf die morphologische Unterseite, wenn diese doch infolge

der Resupination zur physiologischen Oberseite wird, und wenn die Resupination im Dienst des Transpirationsschutzes stände?

Ich möchte daher glauben, daß die von Goebel vermutete Ableitung keine Allgemeingültigkeit hat, wenn sie auch in einzelnen Fällen zutreffen mag.

Allem Anschein nach haben sich viele Waldgräser mit einfacher Resupination aus Wiesen- oder Steppengräsern mit mehrfacher Blatttorsion entwickelt und dabei die Neigung, zu resupinieren, beibehalten.

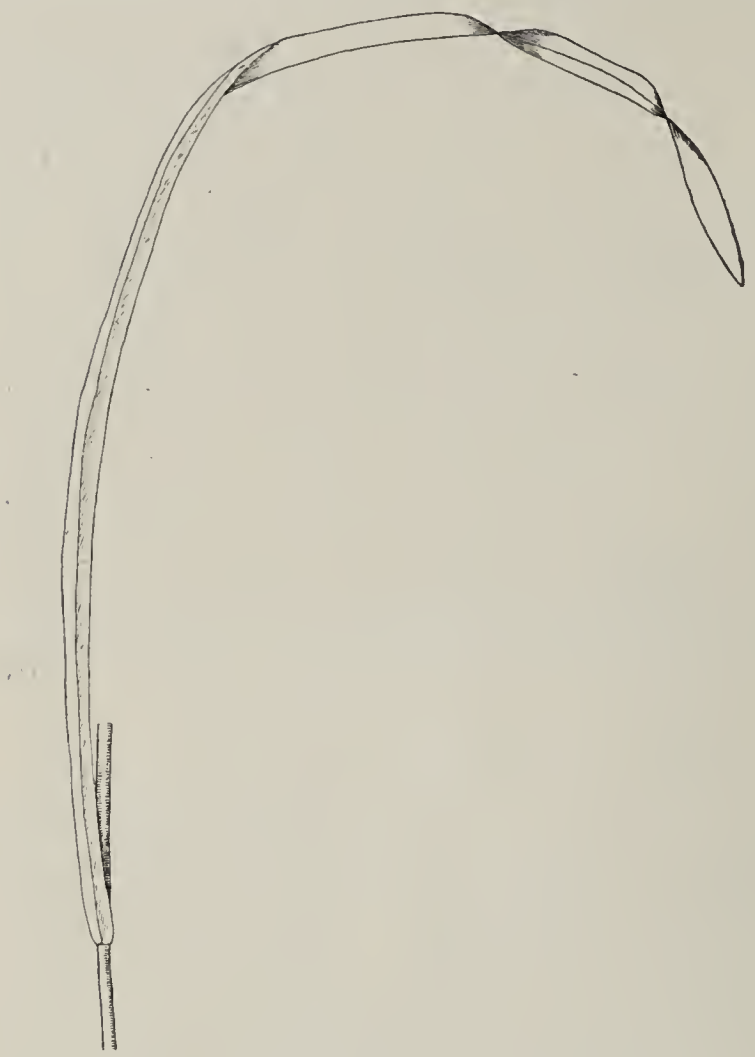


Fig. 11. Schattenblatt von Dactylis glomerata, an der Basis übergeschlagen, an der Spitze resupiniert.

Die besonderen Beleuchtungsverhältnisse der neu besiedelten Standorte gaben dann Anlaß zu einer mehr dorsiventralen Ausbildung der Blätter, wobei die morphologische Oberseite zur physiologischen Unterseite wurde und umgekehrt und die wiederholte Umdrehung natürlich unterblieb. Im kleinen kann diese Wandlung noch jetzt beobachtet werden, wenn typische Wiesengräser sehr schattige Standorte besiedeln. In sehr auffallender Weise geschieht dies bei Dactylis glomerata. Bei freier Exposition kommt neben der gewöhnlichen einfachen, zuweilen auch mehrfache (mindestens 1½ fache) Resupination zustande. An sehr schattigen Standorten werden die Blätter sehr lang, die Resupination nimmt den Charakter des Überschlagens wie bei anderen Waldgräsern an und nur an der Spitze zeigt sich noch ein Rest der Neigung zur wiederholten Resupination (Fig. 11).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

Autor(en)/Author(s): Neger Franz Wilhelm

Artikel/Article: Studien über die Resupination von Blättern 102-122