Über Blätter mit der Funktion von Stützorganen.

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

Hierzu 2 Abbildungen im Text.

An den senkrechten Felswänden der das Eisenacher Rotliegende durchziehenden Waldschluchten beobachtete ich folgende auffallende Erscheinung: Das hier häufige Geranium robertianum läfst eine deutliche Arbeitsteilung der grundständigen Blätter erkennen. Nur wenige sind nach oben gerichtet, wobei die Blattstiele schräg abstehen; weitaus die meisten sind senkrecht nach unten gewendet und ihre Blattstiele sind dem Substrat fest angepreſst. Zieht man sie von der Unterlage vorsichtig weg und läfst sie los, so kehren sie energisch in die ursprüngliche Lage zurück, d. h. sie federn, und ihre Biegungsfestigkeit ist in der Regel recht bedeutend. Die nach unten gewendeten Grundblätter, welche hier unzweifelhaft die Bedeutung von Stützorganen haben und welche wir dementsprechend kurzweg als Stützblätter bezeichnen wollen, haben ihre Funktion als Assimilationsorgane noch nicht vollkommen aufgegeben; der vordere (der Blattfläche zugewandte) Teil des langen Blattstiels ist bogenförmig gekrümmt und dadurch imstande, die Blattspreite in natürlicher, für die Assimilationsarbeit zweckmäfsiger Lage dem Lichte darzubieten. Freilich unterliegen zahlreiche Spreiten der Stützblätter einer frühzeitigen Zerstörung durch Schimmelpilze, deren Tätigkeit begünstigt ist durch die gleichmäfsige Feuchtigkeit der Unterlage. So beobachtete ich häufig Stützblätter, deren Spreiten mit Rasen von Botrytis cinerea bedeckt waren. Viel länger behalten ihre Funktion die Blattstiele bei. Dieselben haben oft noch lange nach dem Verfaulen oder Verwelken der Spreite ihre charakteristische rote Farbe und zeigen auch sonst ein ganz gesundes Aussehen.

Diese merkwürdigen Verhältnisse, welche ich, wie gesagt, zuerst an senkrechten Felswänden feuchter Waldschluchten beobachtet habe, veranlafsten mich, die Erscheinung etwas näher zu studieren, nachdem meines Wissens über diesen Fall von Arbeitsteilung noch nichts bekannt ist. — Die Fragen, die sich aufdrängten, waren:

1. Besteht ein Unterschied im anatomischen Bau der Stützblätter und gewöhnlichen Blätter?

2. Von welchen Ursachen hängt die Biegung der Grundblätter nach unten ab oder durch welche Reize wird sie ausgelöst?

I. Anatomische Untersuchung.

Die Stützblätter unterscheiden sich von den gewöhnlichen (nach aufwärts gerichteten) Blättern in anatomischer Hinsicht folgendermafsen:

a) Das mechanische Gewebe der Stützblattstiele ist mächtiger entwickelt. Dies gilt von dem an der Peripherie des Blattstiels befindlichen collenchymatischen Gewebering sowie besonders von den an die Gefäfsbündel nach aufsen hin anschliefsenden Sklerenchymfaserbündeln, welche bei allen Blattstielen verholzt, bei den Stützblättern aber viel mächtiger entwickelt sind als bei den übrigen Grund- und Stengelblättern.[1])

b) Der Gehalt an Gerbstoff ist im Blattstiel der Stützblätter viel bedeutender als in dem der anderen Blätter. Es kann wohl als sicher angenommen werden, dafs dieser hohe Gerbstoffgehalt damit zusammenhängt, dafs die Stiele der Stützblätter in höherem Grad der Gefahr des Angriffes von Tieren und Pilzen ausgesetzt sind als die frei in die Luft ragenden.

c) Weniger leicht ist zu verstehen, warum die Blattstiele der Stützblätter so aufserordentlich reich sind an Stärke. Dieselben enthalten etwa 4—5 Mal so viel Stärke als die aufwärts gerichteten Blattstiele; nicht selten übertreffen die in den Stützblattstielen aufgespeicherten Stärkekörner diejenigen der anderen Blätter sogar an Gröfse nicht unbeträchtlich; auf ihre verschiedenartige Lagerung in den Zellen komme ich später zurück.

2. Ursache und Vorgang der Abwärtskrümmung.

Ehe ich über die von mir angestellten experimentellen Versuche berichte, welche den Zweck hatten, die Veranlassung der Abwärtskrümmung zu ermitteln, möchte ich noch einige in der freien Natur gemachte Beobachtungen vorausschicken.

Zunächst sei erwähnt, dafs schon die Keimblätter unter Umständen die Neigung zeigen, mit ihren langen Blattstielen sich dem Substrat anzulegen und so der jungen Pflanze als Stützorgan zu dienen. Der Vorgang der Keimung ist folgender: Nach der Entfaltung des Keimes erfolgt eine mehr oder weniger starke Streckung

---

1) Um die kräftigere Entwickelung des mechanischen Gewebes an den Blattstielen der Stützblätter zu konstatieren, ist eine anatomische Untersuchung eigentlich nicht nötig. Man überzeugt sich davon leicht, wenn man vergleicht, welche Kraft nötig ist, um den Blattstiel eines Stützblattes oder eines gewöhnlichen Blattes zu zerbrechen.

des hypokotylen Gliedes, wodurch die Keimblätter auch aus tiefen Moosrasen oder Felsspalten an das Tageslicht gehoben werden können. Sind dieselben trotzdem dem Substrat noch (bis zur Berührung?) nahe, so erfolgt Krümmung der Blattstielbasis und zu gleicher Zeit der Blattstielspitze. Durch erstere legt sich der Blattstiel dem Substrat federnd an, durch letztere wird das Keimblatt in eine der Assi-



Fig. 1. Geranium robertianum. An einer senkrechten Felswand gewachsen; nach der Natur gezeichnet. *A.* Axe; *ng* Grundblätter schräg aufwärts gewendet (nur die Blattstiele sind angedeutet); *st* Blattstiele der Stützblätter (die Blattspreiten sind schon verwelkt, die Stiele noch frisch); *stv* ein solches Blatt mit eben verwelkender Spreite; *sta* ein solches Blatt mit noch assimilierender Spreite; *w* die aus einem Felsspalt herausgezogene Wurzel mit daran haftenden Erdteilchen.

milationsarbeit günstige Lage gebracht. Sind dagegen die Keimblätter soweit gehoben, dafs sie vollkommen frei in die Luft ragen, so erfolgt keine Krümmung des Keimblattstiels.

Nicht nur die Keimblätter und die Mehrzahl der Grundblätter zeigen das Bestreben, sich nach abwärts zu krümmen, auch einzelne

Blätter des nächst oberen Knotens legen sich zuweilen dem Boden federnd an, freilich nur dann, wenn die Hauptachse annähernd horizontal gewachsen oder durch fremde Eingriffe horizontal gelegt worden ist.

Aus all dem geht hervor, dafs die Neigung die Rolle eines Stützorganes zu spielen allen Blättern innewohnt und nur durch einen äufseren oder inneren Reiz ausgelöst zu werden braucht. Zu welch merkwürdigen Verhältnissen dies speziell bei den Grundblättern, deren Reaktionsfähigkeit offenbar am gröfsten ist, führt, sei noch kurz erwähnt. Selbst auf vollkommen ebenem und festem Boden legen sich die Grundblätter zum Teil dem Substrat an, ohne dafs die Erscheinung hier einen sichtbaren Nutzen für die Pflanze hat. Anders ist es, wenn Geranium robertianum in Felsspalten oder auf Felsvorsprüngen zum Keimen kommt, was bei der weiten Verbreitung, welcher die Samen unterliegen, und bei der Anspruchslosigkeit der Pflanze oft der Fall ist. Dann gewährt eine erwachsene Pflanze folgendes Bild: alle oder nahezu alle grundständigen Blätter sind senkrecht abwärts gerichtet, ihre Blattspreiten gröfstenteils vertrocknet, nur die Blattstiele haben sich zum grofsen Teil frisch erhalten und die ganze Pflanze steht jetzt auf einem aus Blattstielen gebildeten Stelzengerüst, welches noch den weiteren Vorteil bietet, dafs sich in ihm Geröll, Detritus, Staub u. dgl. ansammelt, genügend Material, um der anspruchslosen Pflanze als Nährboden zu dienen; für die solide Befestigung der Pflanze mag neben der gewissermafsen „abstemmenden“ Wirkung der Stützblattstiele noch die bekannte Verkürzung der Wurzel in Betracht kommen (s. Fig. 1).

Es erübrigt nun noch zu ermitteln, was die Veranlassung für die Rückwärtskrümmung der Blattstiele ist.

Wie schon erwähnt, erfolgt dieselbe an den grundständigen Pflanzen auch da, wo ein Bedürfnis dazu kaum vorzuliegen scheint, d. h. auch dann, wenn die Pflanze in vollkommen ebenem und tiefgründigem Boden wurzelt. Nicht so bei den Keimblättern oder bei den Blättern der oberen Knoten. Dieselben legen sich nur unter gewissen Bedingungen dem Substrat an — unter gleichzeitiger S-förmiger Krümmung des Blattstiels. Zunächst könnte an einen Berührungsreiz gedacht werden, welcher etwa diese Krümmung auslösen würde. Die Perception dieses Reizes könnte entweder in der Blattfläche oder im Blattstiel selbst stattfinden.

Um diese Frage zu entscheiden, stellte ich folgende Versuche an:

1. In der Nähe einer in kräftigem Wachstum befindlichen Pflanze von G. robertianum war ein pendelnder Körper, welcher durch den geringsten Luftzug in Bewegung gesetzt wurde, so befestigt, dafs ein Blatt des ersten Knotens, welches sich in natürlicher Lage befand, fortwährend sanfte Stöfse erhielt und zwar nur die Blattspreite, während der Blattstiel selbst niemals berührt wurde.

2. Eine ähnliche Einrichtung wurde so getroffen, dafs stets nur der Blattstiel, nie aber die Blattspreite mit dem Fremdkörper in Kontakt kam.

NB. Wenn überhaupt Berührungsreiz die Ursache der Krümmung der Blattstiele sein sollte, so war anzunehmen, dafs nur intermittierende Reize, welche wohl auch in der Natur in Betracht kämen, diese Wirkung haben könnten. Vgl. die Versuche Hartigs[1]) über Rotholzbildung, welche gleichfalls nur durch intermittierende Druckwirkung zustande kommt.

Der Erfolg meiner Versuche war ein negativer. In keinem der beiden Fälle reagierte das gereizte Blatt auf den Kontakt. Demnach scheint Berührungsreiz nicht die Ursache der Krümmung der Blattstiele zu sein.

Noch an einen anderen Reiz als Veranlassung zur Abwärtsdrehung der Blattstiele kann gedacht werden, nämlich den Schwerkraftreiz.

Besonders weist darauf die Erscheinung hin, dafs an Keimpflanzen, deren hypokotyles Glied nicht senkrecht steht, das eine Keimblatt als Stützblatt funktioniert.

Es wäre demnach denkbar, dafs der Schwerkraftreiz im hypokotylen Glied perzipiert, der Reiz nach der Basis des einen Keimblattes fortgeleitet und dieses dadurch veranlafst würde, die bewufste Bewegung auszuführen.

Was die Keimblätter anlangt, so trifft dies nicht zu, wie aus folgendem Versuch hervorgeht.

Keimpflanzen, deren hypokotyles Glied bisher die Richtung des Erdradius hatte und deren Keimblätter frei in die Luft ragten, wurden so gestellt, dafs das hypokotyle Glied mit der Lotlinie einen Winkel von etwa 45^0 bildete. Keines der Keimblätter veränderte seine Richtung, nur die Spitze des Keimblattstieles wurde schwach gekrümmt, um das Blatt in eine für die Belichtung günstige Lage zu bringen.

---

1) Hartig R., Holzuntersuchungen. Altes und Neues. 1901.

Ein abweichendes Resultat lieferte der folgende Versuch:

Wurden an einer in kräftiger Entwickelung befindlichen Pflanze die Stützblätter weggenommen, so dafs die Achse sich senkte und mit der stark geneigten Unterlage einen Winkel von etwa 90° bildete, also annähernd horizontal in die Luft ragte, so zeigte sich nach 2—3 Tagen folgende Erscheinung. Die Krümmung der Achse, welche den Zweck hat, wieder in die Richtung der Lotlinie zu gelangen, hatte am nächsten Knoten (am ersten von unten gerechnet) stattgefunden, so dafs der untere Teil der Axe mit dem oberen einen Winkel von ca. 90° einschlofs. Zugleich hatte eines (zuweilen auch 2—3) der bisher schräg aufwärts gerichteten Blätter dieses Knotens und zwar das (oder die) am meisten nach aufsen gelegene(n) eine senkrecht abwärts gerichtete Lage angenommen und sich ziemlich genau in die untere Verlängerung der jetzt wieder vertikal stehenden oberen Hälfte der Achse gestellt. Gleichzeitig hatte eine halbkreisförmige Krümmung der Blattstielspitze des betreffenden Blattes stattgefunden, welche die Spreite in die fixe Lichtlage brachte.

Die meisten anderen Blätter hatten mit der Spitze ihrer Blattstiele nur unbedeutende Krümmungen zur Regelung der Lage der Spreite gegenüber dem diffusen Licht ausgeführt, sonst aber ihre Richtung im Raum nicht verändert.

Das eben beschriebene Experiment gelingt stets vorzüglich.

Das (von der Pflanze offenbar angestrebte) Resultat dieses Vorganges ist, dafs das nach abwärts gewendete Blatt in der Regel Fühlung gewinnt mit der Unterlage oder anderen Pflanzen und auf diese Weise als Stützorgan der sonst fast freischwebenden Achse dienen kann.

Für die Blätter der oberen Knoten — d. h. für die nicht grundständigen Blätter — scheint demnach der Mechanismus der Abwärtsdrehung ziemlich klar zu liegen.

Derselbe ist wohl als Korrelationsvorgang, abhängig von einer Knickung der Achse, aufzufassen, d. h. ändert die Achse unter dem Einflufs der Gravitation ihre Richtung — was stets an einem Knoten (selten im Internodium) stattfindet, so tritt zu gleicher Zeit an der äufseren (konvexen) Seite der geknickten Achse durch ungleiches Wachstum der Blattstielbasis Abwärtskrümmung eines oder mehrerer Blätter des betreffenden Knotens ein.

Dafs gerade die nach aufsen gewendeten Blätter — also diejenigen, welche überhaupt nur in Betracht kommen um als Stützorgane zu dienen — diese Krümmung ausführen, scheint mir ein schönes Beispiel zu sein für das Empfindungsvermögen der Pflanze

für Form und Lage ihrer Organe, eine Eigenschaft, für welche Noll[1]) die Bezeichnung „Morphaestesie“ eingeführt hat, und kann wohl mit der bekannten Erscheinung der Entstehung von Seitenwurzeln an der Konvexseite gekrümmter Hauptwurzeln verglichen werden.

Was nun schliefslich die grundständigen Blätter anlangt, so scheinen für diese z. T. andere Gesetze zu gelten als für die stengelständigen. Dieselben führen unter gewissen Umständen die beschriebene Krümmung ohne jede äufsere Veranlassung aus. Das Wachstum des Rupprechtkrautes vom Keimstadium an nimmt folgenden Verlauf: Die ersten auf die Keimblätter folgenden Laubblätter sind schräg aufwärts gerichtet und behalten diese Lage ziemlich lange bei. Mit der zunehmenden Entwickelung der Hauptachse beginnen die untersten Grundblätter sich nach unten zu krümmen und setzen diese Bewegung fort, bis sie die Bodenunterlage erreicht haben, was an senkrechten Felswänden unter Umständen erst eintritt, wenn die Blätter einen Bogen von nahezu 180° beschrieben haben. Schneidet man die dem Boden angepreſsten Blätter ab und sorgt dafür, dafs die jetzt unsicher balancierende Pflanze nicht umfällt (etwa durch Befestigung der Achse an einem Stäbchen), so treten in der Regel die anderen Grundblätter an die Stelle der eben beseitigten, bis die Pflanze wieder sozusagen „auf festen Füfsen steht“.

Auch in der Natur kommt es vor, dafs bisher aufrechte Grundblätter die Krümmung nach unten nachträglich ausführen. Dies ist der Fall, wenn die ersten Stützblätter verwelkt sind oder wenn das Achsensystem eine solch üppige Entfaltung erfahren hat, dafs die Herstellung einer möglichst breiten Basis für die Pflanze notwendig wird. Und so kommt es vor, dafs nicht selten sämtliche grundständige Blätter als Stützblätter fungieren.

Dafs übrigens alle Grundblätter — auch diejenigen, welche von Anfang an nicht dazu prädestiniert erscheinen — Stützblätter werden können, geht noch aus folgendem Versuch hervor:

Ich entfernte an einer auf geneigtem Boden wachsenden Pflanze die Stützblätter samt Blattstielen, drehte dann die Pflanze um 180° um ihre eigene Achse, so dafs die Aufgabe als Stützorgan zu funktionieren zunächst denjenigen Blättern zufallen mufste, welche ohne die Drehung der Pflanze der Böschung zugekehrt, also sicher aufrecht geblieben wären.

---

1) Noll, F., Über die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1900.

Und richtig: Nach acht Tagen waren zwei der ebengenannten Blätter nach unten gekrümmt und lagen dem Boden fest an. Es hatte dadurch eine gewaltige Umwälzung der Orientierung der Pflanze im Raume stattgefunden; wieder ein schönes Beispiel für die „Morphaesthesie“ der Pflanze.

Ich habe oben erwähnt, daſs die Blattstiele der Grundblätter von Ger. robertianum im Grundgewebe auffallend groſse Anhäufungen von ansehnlichen Stärkekörnern aufweisen (der Stärkegehalt der Stützblätter übertrifft auſserdem denjenigen der Assimilationsblätter).

Diese Stärkekörner müssen ein im Verhältnis zum übrigen Zellinhalt hohes spezifisches Gewicht besitzen; wenigstens liegen sie stets der räumlich unteren Zellwand in dicken Haufen an. Die Vermutung liegt nahe, daſs diese Stärkekörner von Bedeutung sind für die Perception des Schwerkraftreizes, einen für die Nutationsbewegung der Blätter sicher wichtigen Vorgang.



Fig. 2. Stellaria nemorum. *st* Stützblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Wenn auch bisher, meines Wissens, der eben beschriebenen Erscheinung keine andere an die Seite gestellt werden kann, bei welcher in so unzweideutiger Weise ein Teil der Blätter als Stützorgan funktioniert, so ist doch andererseits kaum anzunehmen, daſs dies der einzige derartige Fall in unserer einheimischen Flora sein sollte. Zunächst sei erwähnt, daſs sich genau ebenso wie Geranium robertianum — wenigstens bezüglich der Grundblätter — das an den Felsen der Wartburg häufige G. lucidum verhält. Ferner beobachtete ich noch bei einigen Caryophyllaceen unzweifelhafte Stützblätter, am deutlichsten bei Stellaria nemorum, besonders dann, wenn diese Pflanze an stark geneigten Felswänden, z. B. in der Drachenschlucht (bei Eisenach), wächst.

Die Stützblattbildung kommt hier auf folgende Weise zustande (ich betrachte einen besonders prägnanten Fall, welchen ich auch in Fig. 2 dargestellt habe): Die zuerst annähernd horizontal wachsende Achse richtet sich an einem der unteren Knoten auf; von den an diesem Knoten stehenden Blättern, welche mit dem horizontalen Teil der Achse einen Winkel von 90° einschliefsen, bleibt nur eines — das obere — seiner ursprünglichen Aufgabe treu und sucht demnach in die zum diffusen Licht günstigste Lage zu kommen, das andere verzichtet hierauf vollständig, sondern stellt sich in die untere Verlängerung des senkrechten Teiles der Achse, d. h. es wird Stützblatt.

Es ist offenbar, dafs dieses Blatt für die Assimilation nichts oder fast nichts leisten kann, da es von dem von oben einfallenden Licht nicht getroffen wird. Aufserdem taucht es häufig tief in Moosrasen ein und ist dann von dauernder Dämmerung umgeben. Der Umstand, dafs die Pflanze gar keine Anstrengung macht, jene nach unten ragenden Blätter in eine günstigere Lage zum diffusen Licht zu bringen, beweist, dafs sie darauf verzichtet, mittelst dieser Blätter zu assimilieren. Dieselben müssen demnach eine andere Aufgabe haben. Dafs ihre Funktion jetzt eine mechanische ist, geht aus ihrer auffallenden Starrheit (besonders auch der Blattstiele) hervor. Zuweilen dienen auch noch einige weiter oben befindliche Blätter teilweise als Stützorgane, indem sie mit der Spitze mehr oder weniger nach unten geneigt sind. In ähnlicher Weise machen sich die untersten Blätter von Stellaria holostea zur Befestigung der Pflanze im umgebenden Dickicht nützlich.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

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

Artikel/Article: Über Blätter mit der Funktion von Stützorganen 371-379