

Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.

Bd. XXXVI.

20. Februar 1916.

№ 2 u. 3.

Inhalt: Goebel, Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. — Linsbauer, Die physiologischen Arten der Meristeme.

Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke.

Von K. Goebel.

Mit 28 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung: Das Rumphius-Phänomen; Verwechslung von *Ph. Niruri* mit *Phyllanthus*-Arten, welche andere nyktinastische Bewegungen zeigen als diese.
- II. Schilderung von *Ph. Urinaria*.
- III. Die Reizbewegungen der Blätter von *Ph. Urinaria*. 1. Traumatonastische, 2. seimonastische, 3. thermonastische, 4. hygronastische, 5. photonastische. — Biologische Bedeutung dieser Reizbewegungen. Vergleich mit *Oxalis*-Arten, *Robinia*, *Calliandra*, Gramineen, Bewegung der Leersiablätter.
- IV. Die primäre Bedeutung der Blattgelenke (als Entfaltungsorgane). Scheiden- und Spreitengelenke bei Gräsern. Verschiedene Art der Blattentfaltung. Beziehungen von Knospenanlage und nyktinastischen Bewegungen. „Korrelationen“ bei der Blattentfaltung, Versuche mit *Robinia*, *Cassia*, *Mimosa*. künstliche Umwandlung von Seitenfiedern in Endfiedern. — Reizbare Entfaltungsmechanismen in Blüten (*Berberis*, *Centaurea*) bei Insektivoren (*Dionaea*, *Drosera*), Kritik der Ansichten über die biologische Bedeutung der Stoßreizbarkeit von *Mimosa*. Ableitung der Reizbewegungen von anderen Bewegungen (Mac-Farlane, Ch. Darwin). Zusammenfassung.

I. Einleitung.

Es liegt in der Natur der Dinge, dass von den Reizbewegungen der Blätter die rasch verlaufenden vor allem die Aufmerksamkeit auf sich zogen. Demgemäß liegt über *Mimosa pudica* und andere *Mimosa*-Arten, *Dionaea* u. a. eine umfangreiche Literatur vor. Dagegen werden die langsam sich abspielenden seimonastischen und anderen Reizbewegungen mehr nur beiläufig erwähnt und für keine der Pflanzen, welche sie zeigen, liegt meines Wissens eine einigermaßen eingehendere Beobachtung über ihr Gesamtverhalten gegenüber den verschiedenen äußeren Reizen vor. Für „ökologische“ Betrachtungen — namentlich für die Frage, welche Bedeutung denn diese Reizbewegungen für die Pflanze haben — ist das aber selbstverständlich wichtiger als z. B. die Frage, ob die Bewegungen Variations- oder Wachstumsbewegungen sind u. s. w.



Fig. 1. *Phyllanthus Urinaria*, oberer Teil einer Pflanze in Schlafstellung. Nur die obersten Blätter der Pflanze haben typische Schlafstellung. Bei den zwei unteren sind die Blattspitzen statt nach aufwärts etwas nach abwärts gekehrt.

Die folgenden Zeilen sollen auf eine Pflanze hinweisen, welche zu derartigen Untersuchungen ebenso wie zu Vorlesungsdemonstrationen ganz besonders geeignet erscheint. Das Bild, welches von ihr entworfen wird, erscheint freilich zunächst nur in rohen Umrissen. Aufgabe späterer Untersuchungen wird es sein, diese zu berichtigen und näher auszuführen. — Die Pflanze, um welche es sich handelt, ist ein tropisches Unkraut, das sich auch in unseren Gewächshäusern selbst aussät, *Phyllanthus Urinaria*.

Auf die Reizbarkeit dieser Pflanze wurde Verf. aufmerksam, als er Pflanzen ausriss. Nach einiger Zeit waren an ihnen die scheinbaren Fiederblättchen (in Wirklichkeit die an den, einem gefiederten Blatte ähnlichen, Kurztrieben, den Phyllokladien, stehenden Blätter) nach oben hin zusammengefaltet (Fig. 1). Später stellte sich heraus, dass diese Beobachtung nichts weniger als neu ist.

Denn schon der ehrwürdige Eberhard Rumpf (1627—1702) hat sie gemacht. In seinem „Herbarium amboinense“¹⁾ finden wir die vollständigsten Beobachtungen, welche bis heute über die Biologie dieser Pflanze vorliegen. Es heisst dort: „Exstirpata planta sua quoque claudit foliola sursum supra pinnam.“ Weiter: „foliola tenerrima sunt atque in abruptis ramis mox sese claudunt, parum supra pennam elevata et contracta, quod etiam peragunt post solis occasum, perque totam noctem sic clausa manent, sed per diem expansa sunt nec alterantur ut in herba sentiente. Si jam solis occasu clausa sit haec planta videtur moesta esse de solis absentia, atque huic nomen obtinuit suum (Herba moeroris, het droevige kruid).“

Rumphius beobachtete also die Blattbewegung nach dem Abreißen und die „nyktinastische“ oder Schlafbewegung, die er auch abbildet und — freilich naiv anthropomorphistisch — deutet. Er hebt aber ausdrücklich hervor, dass die erstere keine Reizbewegung sei, wie die bei der „planta sentiens“ (des *Biophytum sensitivum*, dessen seimonastische Reizbewegungen er eingehend beschrieben hat) „quum vero hujus mirabilem ac singularem proprietatem non habeant, quod nempe foliola ad tactum peregrini cujusdam corporis non contrahant“. Das war indes, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, ein Irrtum.

Außerdem schildert Rumphius den Standort der zwei von ihm beobachteten im malaiischen Archipel verbreiteten *Phyllanthus*-Arten (*Ph. Niruri* und *Ph. Urinaria*) und teilt auch mit, dass die Blätter oft „erucis et vermiculis“ gefressen werden.

Seine Beobachtung, dass infolge eines Abtrennens der Zweige oder Ausreißens der ganzen Pflanze eine „Schlaf“bewegung der Blätter erfolgt, mag der Kürze halber das „Rumphius-Phänomen“ heißen. Spätere Angaben über die Schlafbewegungen von „*Ph. Niruri*“ stimmen mit denen von Rumphius nicht überein.

So sagt Pfeffer²⁾, dass bei der nyktinastischen Bewegung eine Drehung der *Phyllanthus*-Blätter eintrete. „Am Abend bewegen sich die Blättchen abwärts, legen sich aber nicht mit ihrer Rückenfläche, sondern ihrer Vorderfläche aufeinander, während sich der Neigungswinkel gegen einen horizontal gestellten Stengel um 30—50° verkleinert.“

Nach dieser Beschreibung schloss Darwin³⁾, *Phyllanthus* schlafe wie *Cassia* („for they sink downwards at night and twist round). Während also nach Rumphius die Blätter von *Phyll.*

1) Rumphius hat zwei *Phyllanthus*-Arten beobachtet und unterschieden. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass es sich (wie auch Haßkarl u. a. annehmen) um die auch jetzt noch im malaiischen Archipel weitverbreiteten *Ph. Niruri* und *Ph. Urinaria* handelt.

2) W. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875, p. 159.

3) Ch. Darwin, The power of movements in plants. 1880, p. 385.

Niruri in der Schlafstellung sich nach aufwärts bewegen, sollen sie nach Pfeffer sich nach abwärts drehen.

Dasselbe gibt Stahl⁴⁾ an, und Hansgirg⁵⁾ stellt sogar einen „*Phyllanthus*-Typus“ auf: „Pflanzen, deren Blätter oder Blättchen abends oder nach erfolgter Reizung sich abwärts krümmen, zugleich aber auch um ihre Längsachse sich drehen, so dass sie mit ihren Vorderflächen und der Oberseite unter dem Blattstiele oder an diesem aufeinander zu liegen kommen.“

Ein Blick auf die Abbildung von Rumphius würde gezeigt haben, dass verschiedene *Phyllanthus*-Arten sich in ihren Reizbewegungen verschieden verhalten, also ein „*Phyllanthus*-Typus“ nicht aufgestellt werden kann.

Es ist aber zu betonen, dass die beiden Typen doch nicht scharf voneinander getrennt sind. Es kommt nämlich auch bei *Ph. Urinaria* vor, dass die Blätter mit ihren Spitzen beim Zusammenlegen abwärts gerichtet sind (vgl. z. B. Fig. 1 und deren Erklärung).

Der Widerspruch zwischen den Angaben für *Ph. Niruri* erklärt sich daraus, dass Pfeffer und Stahl eine mit Unrecht so bezeichnete Pflanze vor sich gehabt haben. Ihre Angaben sind selbstverständlich ganz richtig, beziehen sich aber nicht auf den asiatischen *Ph. Niruri*, sondern auf den unter diesem Namen in botanischen Gärten (so, wie ich mich überzeugte, auch jetzt noch in Berlin-Dahlem, Leipzig, Jena) kultivierten südamerikanischen *Ph. lathyroides*⁶⁾. — *Ph. Niruri* verhält sich nach Rumphius ebenso wie *Ph. Urinaria*. Da diese *Phyllanthus*-Arten öfters verwechselt werden⁷⁾, mag zunächst eine Schilderung der untersuchten Pflanzen gegeben werden.

II. Gestaltungsverhältnisse von *Ph. Urinaria*.

Keimpflanzen von *Ph. Urinaria* (und anderen *Phyllanthus*-Arten) findet man in den Gewächshäusern vielfach auf Töpfen, in denen andere Pflanzen gezogen werden, angesiedelt, da durch den unten zu erwähnenden Schleudermechanismus der Früchte (der auch bei den anderen Arten der Gattung sich findet) die in reichlicher Zahl gebildeten Samen auch ausgiebig verbreitet werden.

4) Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeit., 1897, p. 84.

5) A. Hansgirg, Die Verbreitung der Reizbewegungen der Laubblätter, Ber. der deutschen botan. Gesellsch. VII, 1890, p. 303. — Der Verf. scheint die Phyllokladien für Blätter gehalten zu haben.

6) Müller-Argov. in Decandolle Prodrômus sagt bei *Ph. lathyroides* ausdrücklich: „In hortis botanicis hinc inde pro *Ph. Niruri* colebatur“ (a. a. O. XV, 2, p. 403).

7) *Ph. Niruri* und *Ph. Urinaria* lassen sich leicht durch die Beschaffenheit der Antheren, der Samen und die Verteilung der Blüten unterscheiden. *Ph. Urinaria* hat seinen Namen „ob singularem vim Medicam, qua urinam pellere valet“ (Burmänn, *Thesaurus ceylanicus*, p. 231).

Die Keimung stimmt mit der anderer „krautiger“ *Phyllanthus*-Arten überein⁸⁾. Es treten also nach den Kotyledonen an der epikotylen Axe einige Laubblätter auf (meist 4—5). Es sind die größten und die einzigen symmetrischen der Pflanze. Später bringt diese nur noch Niederblätter hervor, in deren Achseln die mit zwei Zeilen asymmetrischer Blätter versehene Phyllokladien stehen.

Diese Niederblätter sind von eigentümlicher Gestalt. Sie bestehen aus drei Teilen: einem mittleren kleinen Blättchen, welches an seinem Achselspross, dem Phyllokladium, emporgewachsen ist und zwei größeren seitlichen, mit herzförmigem Grunde. Letztere werden gewöhnlich als die Nebenblätter des Deckblattes des Phyllokladiums aufgefasst. So wird es — trotz der Verschiedenheit in der Höhe der Einfügung (welche dazu veranlassen könnte, die zwei

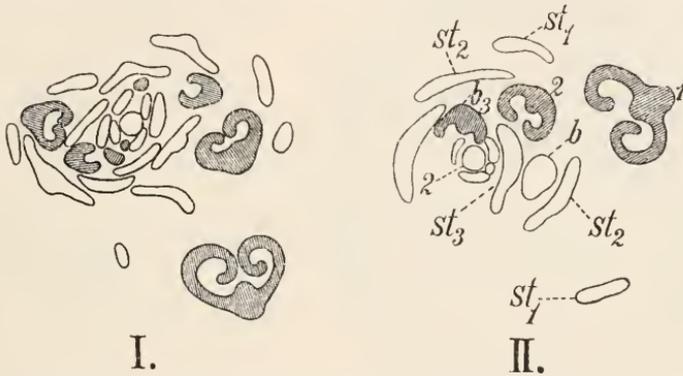


Fig. 2. I Querschnitt durch eine Phyllokladienspitze, die Blätter schraffiert, ihre Nebenblätter nicht. II Tiefer geführter Querschnitt (nur die eine Hälfte gezeichnet). *b* Achselspross von Blatt 1 (*st*₁, *st*₂ dessen Nebenblätter). 2 Achselspross von Blatt 3).

seitlichen Blättchen als Vorblätter zu betrachten) — wohl auch hier sein. Jedenfalls machen diese Nebenblätter zusammen mit der blattstielartigen Ausbildung der Phyllokladienachse den Eindruck, als ob sie Nebenblätter eines gefiederten Blattes (des Phyllokladiums) wären. Die Blattähnlichkeit der Phyllokladien ist deshalb hier besonders groß, weil deren Dorsiventralität stärker ausgeprägt ist als sonst. Sie zeigt sich in der schmal geflügelten und dadurch besonders blattstielähnlichen Achse, der Asymmetrie der Blätter und der Anordnung der Blüten. Die Blätter stehen in der Knospe in zwei gedrehten Reihen (Fig. 2), sie sind bei guter Ernährung bis 2 cm lang und 7 mm breit (bei schlecht ernährten Pflanzen 9 : 2 mm).

8) Vgl. über die Keimung von *Ph. lathyroides* H. Dingler, Die Flachspresse der Phanerogamen (München 1885. p. 138); Goebel, Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, p. 87, Fig. 35. In Lubbock's Werk „On seedlings“ (1892, p. 451) (in welchem die Literatur nur höchst unvollständig berücksichtigt ist), findet sich eine wenig genaue Beschreibung der Keimung von *Ph. flaccidus*.

Vegetative Achselsprosse treten an den Phyllokladien mit Ausnahme eines einzigen basalen nicht auf, wohl aber schon sehr frühzeitig nach der Keimung Blüten. Diese stehen aber nicht in den Achseln der Blätter, sondern dem unteren Nebenblatt des Blattes genähert (Fig. 2 II, b). Man sieht dementsprechend frühzeitig die Blüten in zwei Reihen an der Unterseite der Phyllokladien hervortreten⁹⁾. Im oberen Teil des Phyllokladiums befinden sich männliche — einzeln oder mit einer Seitenblüte —, im unteren weibliche Blüten, Zwitterblüten traf ich nicht an. Beide Blüten haben ein sechszähliges Perigón, die männlichen drei Staubblätter, die weiblichen drei Fruchtblätter ohne Griffel.

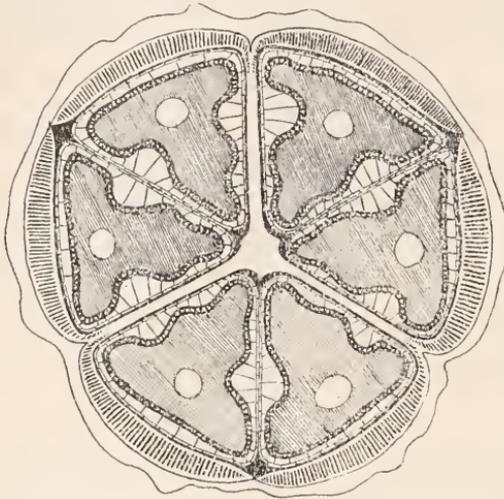


Fig. 3. *Ph. Urinaria*. Querschnitt einer jungen Frucht mit 6 Samen. Endosperm schraffiert, Hartschicht der Fruchtwand gestrichelt.
(Gesz. von Dr. Schüepp.)

davon vergrößert ihre Zellen an den Einbuchtungen sehr erheblich (Fig. 3). Ob etwa diese fleischigen Zellen bei der Verbreitung der Samen (Verschleppung durch Ameisen?) mitwirken, kann nur im Heimatlande der Pflanze sicher ermittelt werden, äußerlich ist von diesen Zellen an der Schale des reifen Samens nichts mehr zu bemerken.

Die reife Frucht bietet insofern einen eigenartigen Anblick, als sie weiß mit 6 dunklen Streifen erscheint (Fig. 4 II). Man könnte zunächst glauben, es sei dies bedingt dadurch, dass die 6 Perigon-

Der Fruchtknoten ist mit warzigen Hervorragungen besetzt. Er misst etwa 2 mm im Durchmesser.

Die dreieckigen braunen Samenschalen haben auf der nach außen gekehrten Fläche Querstreifen, die teilweise miteinander im Zusammenhang stehen. Die Seitenflächen haben einige Vertiefungen, bedingt dadurch, dass frühzeitig die Zellschicht, welche zur Hartschicht der Samenschale wird (es ist die dritte von außen), sich nach innen ausbuchtet (Fig. 3). Darüber liegen zwei äußere Zellschichten. Die untere da-

9) Dagegen sind die Phyllokladien von *Ph. lathyroides* viel weniger dorsiventral, die Sprossachse ist zwar auch abgeflacht, aber die Achselsprosse (Blütenstände) stehen in der Blattmediane. Es ist anzunehmen, dass durch die Stellung der Blüten von *Ph. Urinaria* einerseits ihre Sichtbarkeit erhöht, andererseits die Verbreitung der Samen erleichtert wird.

blätter nach der Befruchtung noch heranwachsen. Aber dies ist nicht der Fall. Vielmehr wird die Farbenverschiedenheit dadurch bedingt, dass der äußere fleischige Teil des Perikarps von dem inneren Steinkern in 6 Streifen durch Schrumpfung sich ablöst. Der weiße Steinkern tritt dann auffallend hervor, bleibt aber noch an 6 Stellen von dem geschrumpften Fruchtfleisch bedeckt (Fig. 4 II). Er teilt sich dann zunächst in 3 Stücke; jedes davon spaltet sich von der Spitze her in 2 Klappen (Fig. 4 I), die nun die Samen auf eine Entfernung von 30—50 cm fortschleudern. Manche fallen auch unter die Mutterpflanze selbst. Da die Samenbildung eine sehr reichliche ist (schon das erste Phyllokladium kann blühen und fruchten), so erklärt sich daraus und aus der Art der Samenverbreitung auch die von Rumphius beobachtete Tatsache, dass man auf Ödländern ganze Felder von *Ph. Urinaria* antrifft, die aussehen, als ob sie künstlich angebaut worden wären.

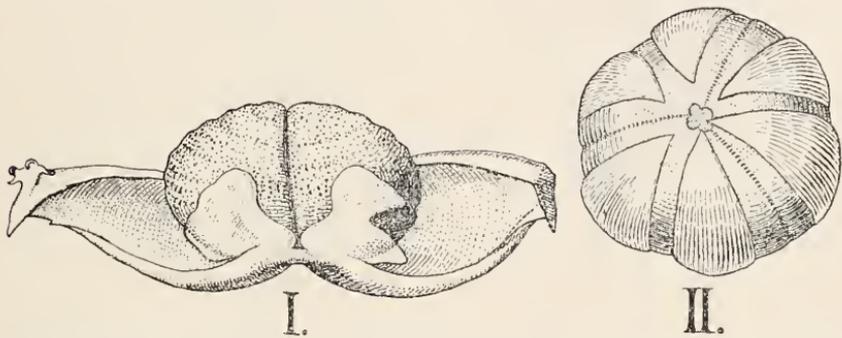


Fig. 4. *Phyllanthus Urinaria*. I Geöffnetes Drittel einer unreifen Frucht (vergr.).
II Reife Frucht (schwach vergr.).

Das eigentümliche Verhalten des Perikarps erklärt sich aus seinem anatomischen Bau. Es ist offenbar zurückzuführen auf Spannungen, welche auftreten beim Austrocknen. Die Ablösung des äußeren Perikarpgewebes erleichtert das Austrocknen. Man kann eine langsam verlaufende Öffnungsbewegung, an Teilstücken unreifer Früchte, an denen das grüne Gewebe sich noch nicht abgelöst hat, herbeiführen (Fig. 4 I). Diese zeigt sogar besonders deutlich die Gestaltveränderungen, die sonst so rasch sich abspielen, dass man sie nicht unmittelbar verfolgen kann.

Im Perikarp findet sich eine Steinschicht, aus Prismenzellen bestehend, der außen und innen je eine Schicht dickwandiger, in schiefer Richtung verlaufender Fasern anliegt. Die Richtung dieser Fasern ist bei den äußeren annähernd rechtwinklig zu den inneren. Sie verkürzen sich beim Austrocknen am stärksten in der Längsrichtung, offenbar aber ungleich stark. Dadurch wird die Steinschichtplatte, mit der sie beide verbunden sind, in zwei einander entgegengesetzten Richtungen gespannt — wobei auch Schrumpfungen

der Steinzellen selbst mitwirken mögen. Jedenfalls schnell die gespannte Hartschicht schließlich los und springt mit den Samen ab. Ist die Abschleuderung auch keine so energische wie bei *Hura crepitans* — deren als Briefbeschwerer benützte, mit Blei ausgegossenen Früchte noch 2 Jahre, nachdem ich sie 1890 aus Südamerika mitgebracht hatte, mit schussartigem Knall explodierten —, so genügt sie doch zur Weiterverbreitung der Samen.

Von den anatomischen Verhältnissen der Vegetationsorgane sei hier nur der Bau der Blattgelenke erwähnt, welche die Reizbewegungen vermitteln.

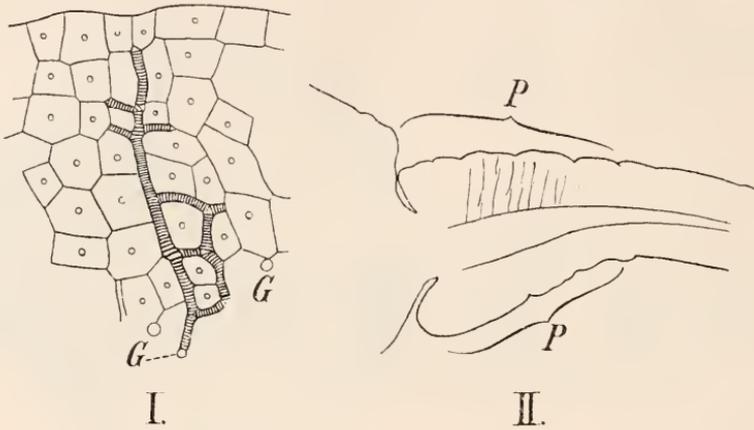


Fig. 5. *Ph. Urinaria*. I Stück eines Gelenkes im Längsschnitt. G Spiraltracheen im Quer- und Längsschnitt. II schwach vergrößertes Blattgelenk im Längsschnitt, oben die Spiraltracheen durch Striche angedeutet.

Das Gelenk ist asymmetrisch ausgebildet. Außerdem ist die Oberseite anders ausgebildet als die Unterseite.

Vor allem spricht sich dies darin aus, dass in das Schwellgewebe der Gelenkoberseite Züge von Spiraltracheiden (oder -Gefäßen) ausstrahlen, welche untereinander anastomosieren (Fig. 5) und bis zu den Oberhautzellen vordringen. Es ist das eine Eigentümlichkeit, die meines Wissens an keinem anderen Gelenk bekannt ist.

Es ist klar, dass die Spiraltracheiden (bezw. -Gefäße) aus den Gelenkzellen Wasser aufnehmen und dem Leitbündel, von dem sie ausstrahlen, zuführen können und umgekehrt.

Im übrigen sind die Gelenkpolsterzellen ohne Interzellularräume. Solche finden sich nur rechts und links von dem das Gelenk durchziehenden Leitbündel.

III. Die Reizbewegungen von *Phyllanthus Urinaria*.

1. Traumatonastische Bewegungen (veranlasst durch Verletzungen).

Dass das „Rumphius-Phänomen“ eine durch Verletzung der Wurzeln verursachte Reizbewegung darstellt, ist ohne weiteres klar. Rumphius hat damit — freilich ohne es selbst zu erkennen¹⁰⁾ — zum ersten Male beobachtet, dass eine Reizbewegung oberirdischer Organe durch Reizleitung von den Wurzeln aus veranlasst werden kann. Denn die Bewegung erfolgt auch wenn jede Erschütterung der Sprosse vermieden wird. Dasselbe wurde sehr viel später von Dutrochet für *Mimosa pudica* festgestellt¹¹⁾. Nach Borzi¹²⁾ dauerte es bei dieser Pflanze 3—5 Minuten, bis das unterste Blatt am Stengel nach Verwundung einer Seitenwurzel (in einer Entfernung von 15—20 cm von der Wundstelle) sich schloss.

Ph. Urinaria ist für Wundreize ebenso wie für Stoßreize weniger empfindlich als *Mimosa pudica*, aber übertrifft diese, wie gezeigt werden soll, an photonastischer und hygronastischer Reizbarkeit.

Zunächst sei erwähnt, dass alle *Phyllanthus*-Blätter nicht nur die an den Phyllokladien stehenden reizbar sind. Reisst man eine Keimpflanze aus der Erde, so schließen sich die Kotyledonen, d. h. sie bewegen sich aufwärts bis sie mit ihren Oberseiten sich berühren, falls sie nicht durch die zwischen ihnen stehende Knospe gehemmt werden. Unter günstigen Umständen erfolgt dies innerhalb einer Minute vom Zeitpunkt des Ausreissens an; selbstverständlich haben so junge Pflanzen keine so langen Wurzeln wie die Borzische *Mimosa*. die Reizleitung erfolgt also nicht rascher als bei *Mimosa*. Ebenso zeigen an älteren Keimpflanzen die Primärblätter eine Aufwärtsbewegung. Was die Geschwindigkeit der Reaktion betrifft, so sei folgendes bemerkt:

Eine Pflanze wurde ohne Erschütterung durch einen Schnitt mit einem scharfen Messer abgeschnitten. Sie besaß drei ausgewachsene Phyllokladien, in 1,5 cm, 9 cm und 13 cm Entfernung von der Schnittstelle. Das letzte war das empfindlichste, wie denn allgemein die jüngeren Phyllokladien stärker reizbar sind als die älteren. Schon nach 1 Minute zeigte es Hebung der basalen Blätter, in 4 Minuten waren fast sämtliche Phyllokladien geschlossen. Wenn man hiernach die Reizleitung auf 2,1 mm in der Sekunde berechnen wollte, so würde das natürlich nicht zutreffend sein, da ja nicht

10) Die einzigen damals bekannten Reizbewegungen waren (außer den Schlafbewegungen) die durch Stoßreize bedingten (seimonastischen), die bei *Phyllanthus* so langsam verlaufen, dass Rumphius sie übersah.

11) Dutrochet, Recherches anatomiques et physiologiques, Paris 1824. Dutrochet gibt an, dass zuerst Desfontaines *Mimosa* durch Begießen der Wurzeln mit Schwefelsäure gereizt habe.

12) Zitiert bei Fitting. Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen, II (Ergebnisse der Physiologie, herausgeg. von Asher und Spiro, V, 1906, p. 188).

die Reizleitung als solche, sondern nur die Zeit bis zum Eintritt der Reaktion beobachtet wurde, außerdem ist die Geschwindigkeit der Reizleitung bei starken Reizen offenbar eine raschere als bei schwachen. Wenn man einen *Phyllanthus* mit der Wurzel herausreißt (die Schlafbewegung ging dann bei zwei verglichenen Pflanzen rascher vor sich als beim Durchschneiden des Stämmchens), so muss natürlich der Reiz von der Wurzel in den Spross geleitet werden. Eine bloße Verletzung des Wurzelsystems durch Abschneiden einzelner Wurzeln führt zu keiner oder einer unbedeutenden Blattreaktion, während Keimpflanzen, die aus dem Kies, in dem sie gewachsen waren, herausgerissen wurden, ihre Blätter in 1 Minute schlossen. Die Fortleitung nach oben erfolgt rascher als die nach unten. Von einem Phyllokladium wurde durch einen scharfen Schnitt der obere Teil mit Blättern abgeschnitten. Diese führten die Schließbewegung in $1\frac{1}{2}$ Minuten aus. An dem unteren, stehengebliebenen Teil des Phyllokladiums erhoben sich erst später die zwei obersten Blätter, schlossen sich aber nicht, sondern breiteten sich nach 10 Minuten wieder aus¹³⁾.

Die Verletzung führt aber eine erhöhte Reaktion für andere Reize herbei. Wenn man die Blättchen des verletzten Phyllokladiums mechanisch reizt, so schließen sie sich rascher als gleich stark gereizte unverletzte. Ebenso wenn man sie an die Sonne bringt (vgl. unten); es summiert sich dann der Verletzungsreiz mit dem Lichtreiz oder im ersten Falle mit dem Stoßreiz. Eine Pflanze von *Ph. Urinaria*, welcher an zwei Phyllokladien morgens ein Stück abgeschnitten worden war, zeigte nachmittags 4 Uhr, dass diese Blätter fast ganz in die Schlafstellung übergegangen waren, während die anderen Phyllokladien derselben Pflanze und die daneben stehender unverletzter Pflanzen noch Tagesstellung aufwiesen.

Es geht daraus hervor, dass der Wundreiz auch auf die Blätter einwirkte, die keinen Reizerfolg durch Blattbewegung aufwiesen¹⁴⁾ und

13) Dabei ist freilich auch zu beachten, dass der obere Teil eines noch nicht ganz alten Phyllokladiums reizbarer ist als der untere. Schneidet man die sämtlichen Blätter auf einer Hälfte des Phyllokladiums ab, so heben sich zunächst nur die jüngsten Blätter (also die gegen die Spitze zu stehenden) der Gegenseite.

14) Das geht auch aus folgender Beobachtung hervor: in zwei Fällen wurden verletzte jüngere Phyllokladien welk, so dass sie schlaff herunterhängen — erst später erholten sie sich wieder. Setzt man auf ein Blatt einen Tropfen Karbolsäure (5%), so findet an der betupften Stelle eine Bräunung statt. Diese breitet sich längs der Nerven an von der Säure nicht berührte Stellen aus. Dann findet eine Erschlaffung des Gelenkpolsters statt. Das Blatt sinkt nach unten. Ferner: als ich ein noch nicht ausgewachsenes Phyllokladium mit der Spitze in Eiswasser tauchte, wurde es welk, der Turgor der Phyllokladienachse war aufgehoben oder stark vermindert. Merkwürdigerweise zeigte sich aber dasselbe auch bei dem nächsthöheren, jüngeren Phyllokladium. Der „Reiz“, der zum Welken führte, war also weitergeleitet worden. Eine Schlussbewegung trat nur andeutungsweise ein. Nach 20 Minuten war wieder alles frisch.

dass er lange andauerte. Erst wenn ein schwacher Wundreiz sich mit einem anderen kombiniert, tritt er in die Erscheinung. Er ist auch noch vorhanden, wenn die (an den obersten Blättchen des Phyllokladienstummels) durch ihn veranlasste Bewegung schon wieder rückgängig gemacht worden ist. Er war nur nicht mehr stark genug, um gegen die auf Ausbreitung der Blätter gerichtete „Tendenz“ ankommen zu können. Außerdem wirkt er stundenlang nach.

Dass der Verwundungsreiz in geradliniger Richtung am schnellsten geleitet wird, zeigt folgende Beobachtung:

An einer *Phyllanthus*-Pflanze (die im Gewächshaus bei 32° stand) wurde ein den Holzkörper treffender, aber nicht durchtrennender Schnitt angebracht. Eine Minute später erfolgte „Schluss“ der Blätter eines 37 mm gerade über der Wunde stehenden Phyllokladiums. Das der Schnittwunde näher, aber seitlich vom Schnitt stehende Phyllokladium zeigte erst viel später eine unvollständige Aufrichtung der Blätter. Nach abwärts war auch $\frac{1}{4}$ Stunde nach der Verletzung noch keine Reizbewegung zu bemerken. Bei einer anderen Pflanze dauerte es über 3 Stunden, bis die unterhalb der Schnittwunde stehenden Blätter sich geschlossen hatten. Das am stärksten gereizte Phyllokladium oberhalb der Wunde wurde später welk — was hier angeführt sein mag, weil es zeigt, dass Unterbrechung des Transpirationsstromes und Reizung offenbar nahe Beziehungen zueinander haben.

So ging denn auch eine Pflanze, deren Stämmchen oberhalb der Primärblätter durch eine Klemme stark zusammengedrückt wurde, nach 2 Stunden in Schlafstellung über. Hier könnte man annehmen, dass nicht die Zusammendrückung der Wasserleitungsbahnen, sondern die Verletzung der Parenchymzellen als Reiz gewirkt habe. Bei einer so dünnstengeligen und mit besonders dünner Rinde versehenen Pflanze wie *Ph. Urinaria* ist es nicht leicht zu entscheiden, ob eine Verletzung nur dann wirksam ist, wenn sie die Leitbündel — sei es Siebteil oder Gefäßteil — (oder den Holzkörper) trifft oder ob auch eine Verletzung des Parenchyms genügt.

Dass aber die Hemmung der Wasserbewegung von erheblichem Einfluss auf die Blattbewegungen ist, zeigen folgende Beobachtungen:

Die geklemmte Pflanze geht später in Tagesstellung und früher in Nachtstellung über als die anderen, verhält sich also wie die unten anzuführenden Pflanzen der Wasserkulturen mit geschädigtem Wurzelsystem, und wie die mit einem queren Einschnitt in die Sprossachsen versehenen. Dabei ist vielfach eine Verschiedenheit im Verhalten der einzelnen Blätter wahrnehmbar. Z. B. war morgens 8^h 30 an einer solchen Pflanze das unmittelbar über dem Einschnitt stehende Blatt noch fast geschlossen, die darüber stehenden waren weiter offen, die unter dem Einschnitt stehenden ebenso

wie die daneben stehenden unverletzten Pflanzen ganz in Tagesstellung. Damit ist zu vergleichen, was später über die hygro-nastischen Bewegungen anzuführen sein wird.

Eine Pflanze (Wasserkultur), bei der die Nährlösung durch 1%ige Salpeterlösung ersetzt wurde, zeigte nur schwache, bald rückgängig gemachte Schlussbewegung der Blätter.

Viel weniger für Verletzungen reizbar ist *Ph. lathyroides* — was, wie wir sehen werden, auch für andere Reize gilt.

Wenn man ein Phyllokladienblatt ansengt, tritt keine Reizbewegung ein. Aber der „Reiz“ wird doch fortgeleitet. Denn es werden die der Wundstelle nächsten (bei stärkerem Reiz auch alle anderen) Blätter des Phyllokladiums welk. Später erheben sie sich dann wieder. Dass der Wundreiz wahrgenommen wird, kann auch hier durch Summierung mit dem Lichtreiz gezeigt werden. Noch träger ist *Ph. mimosoides*, der auch keine Schlafbewegungen ausführt. Er ist aber für Wundreize sehr empfindlich, trotzdem er darauf nicht mit Bewegungen antwortet. Wenn die Endblättchen eines Phyllokladiumzweiges¹⁵⁾ angesengt werden, sterben die anderen unter Bräunung ab, ja es können sogar noch Blätter gegenüberliegender Phyllokladienäste beschädigt werden. Wir sehen hier deutlich eine Fortleitung ohne eine Bewegungsreaktion. Sie entspricht der oben für die Veränderung mit Karbolsäure angeführten und beruht wahrscheinlich auf Übertritt von Zerfallsprodukten von Zellinhaltsstoffen in die Leitungsbahnen — Stoffen, die nun an den unverwundeten Stellen, an welche sie gelangen, Schädigungen hervorrufen, seien es dauernde oder vorübergehende.

Es mag hier bemerkt werden, dass keine Reizung eintrat bei Pflanzen, die unter Glasglocken standen, unter welche geringe Mengen von Leuchtgas gebracht wurden. Auch durch Betupfen der Gelenkpolster mit Ammoniumkarbonat trat eine solche nicht ein. Indes wurden solche Versuche nur beiläufig ausgeführt, da es sich darum handelte zu ermitteln, wie die Pflanze sich den natürlich auf sie einwirkenden Reizen gegenüber verhalte. Es lag also keine Veranlassung vor, die Einwirkung abnormer Einflüsse eingehender zu prüfen.

2. Reizbarkeit für Stoß (seismonastische Bewegungen).

Aus der oben angeführten Bemerkung von Rumphius geht hervor, dass die „seismonastische“ Reizbarkeit von *Ph. Urinaria* eine geringere ist als die von *Biophytum sensitivum*¹⁶⁾, womit auch

15) Die Phyllokladien sind hier verzweigt, vgl. die Abbildung in Goebel, Organographie, 2. Aufl., p. 227, Fig. 221.

16) Auch Bose (Plant response, 1906, p. 43) sagt: „The plant appears on casual inspection to be wholly insensitive, ordinary mechanical stimulation having no effect on its leaves.“ Nur für starke thermische und elektrische Reize seien die Blätter (gemeint sind die Phyllokladien) empfänglich.

gesagt ist, dass sie noch mehr hinter der von *Mimosa pudica* u. a. zurücksteht. Sie ist aber dadurch von Interesse, dass sie (auch ohne Anwendung von Induktionsschlägen) gestattet, das Prinzip der Reizsummierung ohne weiteres zu demonstrieren. Reizt man die Phyllokladien durch wenige schwache Schläge mit dem Finger¹⁷⁾, so bewegen sich die Blätter nur wenig nach aufwärts (Fig. 7), lässt man in kurzen Intervallen mehr Schläge einwirken, so findet ein „Verschluss“ statt, indem die Blätter sich mit den Oberseiten berühren (Fig. 8). Es dauert aber auch bei kräftigen Reizungen und optimaler Temperatureinige Minuten (4—5) bis dies stattfindet. Ebenso verstreicht viel längere Zeit als bei *Mimosa* für die Öffnungsbewegung. Bei einem Phyllokladium, dessen vordere Blätter infolge von Stößen 8^h 15 ganz zusammengeklappt waren, während die hinteren sich nur nach oben bewegt hatten, fingen die Blätter 8^h 50 an auseinander zu gehen. Sie hatten 9^h 20 die ausgebreitete Lage wieder angenommen.

Daraus erhellt zugleich, dass die Bewegung nicht vollständig ausgeführt zu werden braucht, ehe sie rückgängig gemacht wird. Vielmehr kann dies von jeder Erhebung aus geschehen. Ob dabei Oszillationen stattfinden, wurde nicht näher untersucht.



Fig. 6. *Ph. Urinaria*. Pflanze ungereizt.



Fig. 7. Dieselbe Pflanze wie Fig. 6 (die nicht sehr reizbar war). Das nach vorne gekehrte Phyllokladium durch zwei Stöße gereizt. Die Blätter haben sich (nach 5 Minuten) nur wenig erhoben.

17) Bei direkter Reizung des Gelenkes durch Reiben mit einer Stahlfeder wurde sowohl an der Ober- wie an der Unterseite eine Reizbewegung veranlasst.



Fig. 8. Dieselbe Pflanze wie Fig. 6. Das Phyllokladium rechts erhielt sofort 6 Stöße, das nach vorne gekehrte weitere 6 8 Minuten nach der Reizung.



Fig. 9. *Ph. Urinaria*. Pflanze in vollständiger Reizstellung (Sonne + Stoßreiz). An den beiden Phyllokladien rechts und links sieht man je ein Blatt, welches die Bewegung nicht vollständig ausgeführt hat. Es findet erst eine Hebung, dann eine Senkung der Blattspitze statt, die aber meist nur bis zu (annähernd) horizontaler Lage des Mittelnerven führt. Letztere ist bei den beiden Blättern unterblieben.

Dass mechanische Reize sich mit Lichtreizen u. a. summieren können, wird später zu erwähnen sein.

Ph. lathyroides reagiert auf Stoßreize in kaum merklicher Weise; dass er dafür doch empfindlich ist, zeigt sich, wenn man die Pflanze verfinstert; die mechanisch gereizten Phyllokladien nehmen dann früher die Schlafstellung ein als die ungeritzten. Der Reiz wurde also wahrgenommen, war aber nicht stark genug um zu einer Reaktion zu führen. Ob sich die Stoßreize ohne Beschädigung der Pflanze so verstärken lassen, dass sie (ohne Mitwirkung eines anderen Reizes) eine Blattbewegung veran-

lassen, bleibe dahingestellt. Stärkeren Stößen als den angewandten dürfte die Pflanze in der Natur kaum ausgesetzt sein. Es genügte für unsere Zwecke der Nachweis, dass die Pflanze für Reize empfindlich ist, auf welche sie scheinbar gar nicht antwortet.

3. Reizbewegungen infolge von Temperaturschwankungen (thermonastische Bewegungen).

Ein „Schluss“ der Blätter kann auch durch Tempe-

raturerniedrigung und -erhöhung herbeigeführt werden. Eine Pflanze, die von Luft von 31° in Wasser von 17° gebracht wurde, zeigte nach 3 Minuten fast vollständige Schließbewegung. Ebenso tritt diese ein, wenn man eine Pflanze in einen Wärmekasten mit 40° stellt. Noch einfacher lässt sich die thermonastische Bewegung an abgeschnitten auf Wasser schwimmenden Phyllokladien zeigen¹⁸⁾, wenn die Wassertemperatur entsprechend erhöht wird.

Wie bei der mechanischen Reizung kann auch hier die Reizung von der Wurzel aus erfolgen. Es genügt, den Topf, in welchem die Pflanze wächst, stark abzukühlen. Bei einer Pflanze, die in einem kleinen Topf bei 31° gestanden war (dieselbe Temperatur hatte auch die Erde im Topfe angenommen), genügt eine Abkühlung des Topfes (durch Eispackung) auf 19° um Schluss der Blätter hervorzurufen — eine ebenso behandelte *Mimosa pudica* zeigte keine Reizbewegung der Blätter.

Nicht alle Pflanzen von *Ph. Urinaria* waren aber so empfindlich: zwei andere wurden mit Eispackung versehen. Die eine 3^h 37, die andere 3^h 49. Geschlossen war die erste 4^h 6 bei einer Temperatur im Topf von 2° . Die zweite 4^h 13 bei einer Temperatur im Topf von 10° , die Lufttemperatur betrug 28° . Eine daneben stehende, nicht mit Eis gekühlte Pflanze zeigte keine Blattbewegung.

Die Temperatur der Pflanze selbst wurde nicht bestimmt. Indes erscheint es wenig wahrscheinlich, dass eine erhebliche Abkühlung der oberirdischen Pflanzenteile durch Vermittlung der Wurzel stattfand: es liegt jedenfalls näher (schon nach Analogie mit dem Rumphius-Phänomen) anzunehmen, dass es sich nicht um direkte Einwirkung der Temperaturerniedrigung auf die Phyllokladien, sondern um die Weiterleitung eines auf die Wurzeln ausgeübten Reizes handelt.

Man könnte auch daran denken, der durch Temperaturerhöhung ausgeübte Reiz bestehe eigentlich in einer plötzlichen Transpirationssteigerung, der durch Abkühlung des Topfes erfolgte aber wirke ähnlich, insofern als hierbei durch Herabsetzung der Wasseraufnahme aus dem Boden gleichfalls ein Sinken der Wasserbilanz stattfindet¹⁹⁾. Indes ist diese Annahme nicht zutreffend. Die Bewegungen durch Temperaturerhöhung erfolgen auch in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum. Auch kann sich der durch Temperaturabfall ausgeübte Reiz mit anderen summieren — ein durch Verwundung oder Erschütterung gereiztes Phyllokladium zeigt also die Wirkung von Temperaturabfall rascher als die nicht anderweit gereizten.

18) Ebenso z. B. auch an abgeschnittenen Blättern von *Marsilia quadrifolia*.

19) Das ergab sich bei der ersten der beiden Pflanzen sehr einfach dadurch, dass ihre Phyllokladien welk wurden, nachdem der Topf aus der Eispackung ge-

Es genügt übrigens, ein Phyllokladium in der warmen Hand zu halten, um eine Reizbewegung herbeizuführen. Doch ist dabei natürlich nicht ohne weiteres klar, ob es sich um einen Temperatur- oder einen anderen Reiz handelt. — Auflegen von Eisstückchen auf die Gelenkpolster hatte keinen deutlichen Erfolg.

Auch als die Nährlösung einer in Wasserkultur gezogenen Pflanze durch Wasser von 40° ersetzt wurde, erfolgte innerhalb von 5 Minuten keine Reaktion, sei es, dass die Zeit für die Leitung von der Wurzel in die Blätter zu kurz war, sei es aus anderen Gründen.

Ph. lathyroides erwies sich auch gegen Temperaturreize weniger empfindlich als *Ph. Urinaria*. Eintauchen der Phyllokladien in Eiswasser ergab nur leichte Senkung, ebenso ein Verbringen in den Wärmekasten von 40°. Bei *Ph. Urinaria* (die vorher in einem Raum, dessen Temperatur 25° betrug, gestanden hatte) erfolgte in diesem Schluss der Blätter in 9 Minuten. Die einzelnen Pflanzen reagieren aber verschieden.

4. Hygronastische Bewegungen.

Kultiviert man *Ph. Urinaria* unter einer Glasglocke, also in einem sehr luftfeuchten Raum (in einem Fall zeigte das Hygrometer 90% relative Luftfeuchtigkeit) und hebt die Glasglocke ab, so tritt rasch — in 1½ Minuten — Schlussbewegung ein. Die geringe Steigerung der Lichtintensität beim Abheben der Glasglocke kommt ebensowenig in Betracht wie etwa die dabei eintretende Luftbewegung, man kann dieselbe Wirkung auch hervorrufen, wenn man eine Pflanze aus einem Gewächshaus mit 75% relativer Luftfeuchtigkeit unter eine Glasglocke bringt, unter welcher durch Chlorcalcium die Luftfeuchtigkeit auf 20% herabgesetzt wurde.

Eine langsame Verringerung der Luftfeuchtigkeit führte dagegen keine Reizbewegung herbei. Diese unterblieb bei einer Pflanze, die (der Topf durch Guttaperchapapier gegen Wasserverdunstung geschützt) unter eine tubulierte Glasglocke mit Chlorcalcium gesetzt wurde. Die durchgesogene Luft strich gleichfalls über Chlorcalciumstücke. Die einzige Wirkung war, dass die unteren Phyllokladien frühzeitig vergilbten und vertrockneten. Offenbar geschah dies durch „korrelative Transpiration“, indem die oberen Phyllokladien den unteren Wasser entzogen.

Die hygronastische Reizbewegung kann auch durch Austrocknung des Bodens herbeigeführt werden. So war eine Pflanze, deren Topf nicht begossen wurde, bei hellem Himmel um 12^h vollständig

nommen worden war, trotz des Schlusses der Blätter. -- Die thermonastische Reizbarkeit kann auch durch Einwerfen von Eisstückchen in die Nährlösung von Wasserkulturen gezeigt werden.

in „Tagesschlaf“ übergegangen, während die daneben stehenden, mit gut bewässerten Töpfen, dies nicht taten. Begießt man eine derartige Pflanze, so erfolgt Öffnungsbewegung — vorausgesetzt, dass das nicht zu spät am Nachmittag geschieht, denn dann ist der durch Lichtabnahme bedingte Schließungsreiz zu stark, als dass er durch Wasserzufuhr überwunden werden könnte. Oft erfolgt dann eine kurze Öffnungsbewegung, die durch eine Schließbewegung abgelöst wird. So war bei einer Trockenpflanze, die 2^h 48 begossen wurde, schon nach 1 Minute die erste Öffnungsbewegung sichtbar. Nach 10 Minuten kam sie zum Stillstand und ging in Schließbewegung über. Wenn eine Pflanze durch Trockenhaltung des Topfes zum Schließen veranlasst wird, so ist charakteristisch, dass dies an der

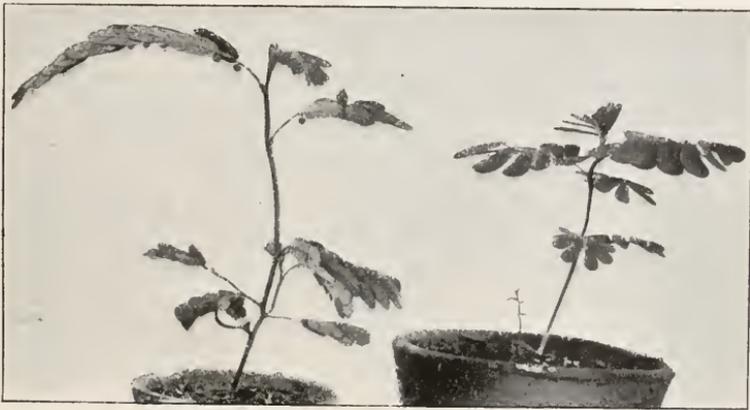


Fig. 10 (etwas verkleinert). 2 Pflanzen von *Ph. Urinaria*, die nebeneinander in demselben Gewächshaus standen. Links mit trockenem, rechts mit begossenem Topf.

Pflanze von unten anfangend erfolgt, während sonst die oberen, jüngeren Phyllokladien, als die reizbareren, zuerst zu reagieren pflegen. Umgekehrt, wenn die Öffnungsbewegung durch Begießen erfolgt, so beginnt damit der apikale Teil der Pflanze. Es ist also — obwohl auch hier die einzelnen Pflanzen ungleich sich verhalten —, zweifellos, dass durch Trockenhaltung Reizbewegung herbeigeführt werden kann, die natürlich noch mehr sich äußert, wenn ein anderer Reiz (Sinken oder Steigen der Lichtintensität) damit sich kombiniert. Es kann, wenn das Welken zu rasch eintritt, dieses auch ohne Blattschluss erfolgen; natürlich muss, wenn die Pflanze welk war und ihre Blätter geschlossen hatte, erst wieder Turgescenz eintreten, ehe die Öffnungsbewegung einsetzt. Eine Pflanze war z. B. (mit geöffneten Blättern) morgens 7^h im trockenen Versuchsgewächshaus ausgetopft stehen gelassen worden. 11^h waren die Blätter fast ganz geschlossen, die Pflanze welk. Begießen bewirkte nach 15 Minuten Herstellung der Turgescenz, die Blättchen waren

aber (mit Ausnahme des obersten Phyllokladiums) noch alle geschlossen. 37 Minuten nach dem Begießen waren sie alle wieder ausgebreitet — beim einzelnen Phyllokladium geht die Ausbreitung von der Spitze nach der Basis zu.

Damit stimmt überein, dass bei in Wasserkultur gezogenen Pflanzen solche mit beschädigten Wurzeln viel früher „schlafen“ als solche mit durchaus gesunden Wurzeln. Eine Pflanze der ersten Art war z. B. vormittags 11^h schon ganz in „Schlafstellung“ über-

gegangen und blieb so auch den Rest des Tages über. Es scheint nicht viel andere Pflanzen zu geben, die so deutlich hygronastische Bewegungen zeigen wie *Ph. Urinaria* — freilich sind darüber offenbar auch verhältnismäßig wenige Untersuchungen angestellt worden.

Ch. und Fr. Darwin²⁰⁾ berichten über Pflanzen von *Portiera hygrometrica*, die infolge von Trockenhaltung des Topfes gleichfalls hygronastische Schließbewegungen zeigten²¹⁾, für *Oxalis stricta* wird unten ähnliches zu berichten sein.

Bei *Mimosa* tritt nach den bisher vorliegenden Angaben bei trocken gehaltenen Pflanzen nur eine Abnahme der Reizbarkeit, aber keine Schließbewegung ein.



Fig. 11. 2 Pflanzen von *Ph. Urinaria* in einem ausgetrockneten Topf. Die rechts zeigt großenteils Welken ohne Blattschlaf, die links Blattschlaf.

Die Abbildungen (Fig. 11) beziehen sich auf zwei Pflanzen von *Ph. Urinaria*, die in einem längere Zeit nicht begossenen Topf standen. Die eine — wahrscheinlich die weniger gut bewurzelte — war morgens 9^h ganz in Schlafstellung, bei der anderen sind nur die untersten Phyllokladien geschlossen. 9^h 15 wurde der Topf begossen und 10^h wieder photographiert. Die dabei eingetretene Veränderungen (Fig. 11 u. 12) brauchen nach dem Obigen keine weitere Schilderung.

20) Darwin, Power of movement, p. 336.

21) Es verhalten sich aber auch hier keineswegs alle Exemplare gleich, es mag das vielleicht mit der verschiedenen Bewurzelung zusammenhängen.

Auf einer Steigerung des Wassergehaltes dürfte es auch beruhen, dass, wenn an in Schlafstellung übergegangenen Pflanzen alle Phyllokladien bis auf eines entfernt wurden, dieses in einigen Fällen (aber nicht bei allen so behandelten Pflanzen) eine deutliche, aber nicht vollständige und bald wieder rückgängig gemachte Öffnungsbewegung zeigte.

Eine Pflanze, deren Sprossachse mit einer Klemme versehen war, zeigte 9^h noch keine vollständige Tagesstellung und war 12^h 15 fast vollständig geschlossen. Wie weit Unterbrechung der Wasserbewegung und Wundreiz (vgl. p. 53) hier einwirkten, bleibe dahingestellt. Welk war die Pflanze nicht. Da bei geklemmter *Mimosa pudica* die Empfindlichkeit für Stoßreize herabgesetzt ist, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass der Wundreiz (der ja ohnedies nach einiger Zeit — wenigstens was die äußere Erscheinung betrifft — ausklingt) weniger in Betracht kommt als die Störung der Wasserbewegung.



Fig 12. Dieselben Pflanzen wie Fig. 11. $\frac{3}{4}$ Stunden nach Begießen. Die Pflanze links zeigt Öffnung der Blätter mit Ausnahme der zwei untersten Phyllokladien.

Erwähnt sei noch, dass *Ph. Urinaria*

tagelang untergetaucht im Wasser stehen kann, ohne zu leiden.

An einer 3 Tage mit dem Topf in Wasser gestellten Pflanze waren merkwürdigerweise die Blätter an den Phyllokladien nach abwärts²²⁾ gekrümmt, und zwar aktiv, nicht passiv — ob infolge von O-Mangel oder Transpirationsverhinderung, bzw. Wasserfülle in den Gelenken, bleibe dahingestellt. 9^h wurde die Pflanze aus dem Wasser genommen, 10^h 35 waren die Blätter wieder normal ausgebreitet. Dass die Pflanze nicht ganz ungestraft weggekommen

22) Also ähnlich wie dies bei den nyktinastischen Bewegungen von *Ph. lathyroides* der Fall ist. Auch bei anderen unter abnormen Bedingungen kultivierten *Ph. Urinaria*-Pflanzen wurde diese Abwärtskrümmung beobachtet.

war, zeigte sich daran, dass die Phyllokladien sich abends nicht vollständig schlossen, einzelne Blättchen waren sogar in ihrer Stellung geblieben. Am nächsten Abend trat aber wieder die normale Schlafstellung allgemein ein; die Pflanze hatte sich also wieder ganz erholt. Da die Blätter nicht benetzbar sind, sind sie im Wasser mit einer silberig erscheinenden Luftschicht umgeben.

Ob etwa durch längere Beträufelung die Benetzbarkeit zunimmt, wurde nicht untersucht.

5. Photonastische Bewegungen.

Dass *Ph. Urinaria* „Schlafbewegungen“ ausführt, war, wie oben erwähnt, schon Rumphius bekannt. Die Untersuchung ergab, dass die Pflanze für Lichtschwankungen stark empfindlich ist, viel mehr als z. B. *Mimosa pudica*. Das spricht sich auch darin aus, dass sie abends viel früher in Schlafstellung übergeht als letztere, und auch früher als *Ph. lathyroides*. Um 7^h abends waren an einem hellen Sommertag (im Juni) z. B. alle Exemplare von *Ph. Urinaria* schon längst (seit 5^h) in Schlafbewegung übergegangen; bei *Ph. lathyroides* die obersten jüngsten Phyllokladien im Übergang dazu, die unteren hatten noch Tagesstellung. Ebenso verhielt sich *Ph. pulcherrimus*, während bei *Ph. mimosoides* überhaupt keine Schlafbewegung eintrat. Eine solche war nach dem p. 60 Mitgeteilten ja auch nicht zu erwarten. Merkwürdig ist, dass Rumphius nicht beobachtete, dass *Ph. Urinaria* zu den Pflanzen gehört, die einen ausgesprochenen „Tagesschlaf“ zeigen²³⁾, d. h. bei steigender Lichtintensität eine Schließbewegung ausführen: Diese ist ganz unabhängig von der Richtung der Lichtstrahlen — sie geht genau ebenso vor sich, wenn man eine Pflanze von oben, von unten oder seitlich plötzlich starker Lichtintensität aussetzt, es handelt sich also um Induktion der gewöhnlichen, auch abends eintretenden Schließbewegung (ob in beiden Fällen die Veränderungen im Gelenk die gleichen sind oder nicht, ist für unsere Ausführungen nicht von Bedeutung).

Diese erfolgt um so rascher, je weniger die Pflanze vorher an starkes Licht gewohnt war. Wenn die Pflanzen vorher schattig gehalten waren, dann in volle Sonne gebracht wurden, so erfolgte der „Schluss“ so rasch, dass er mit bloßem Auge ganz leicht verfolgt werden konnte. Bei besonders empfindlichen Pflanzen und namentlich auch dann, wenn (durch Abnahme der Glasglocke) der

23) Stahl (Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen, Bot. Zeit., 1897, p. 91) beobachtete in Mexiko folgendes: „2—3 Stunden nach Sonnenaufgang hatten sich die Fiedern der Mimosen, Cassien, die Blätter kleiner *Euphorbia*- und *Phyllanthus*-Arten, wie in der Nachtstellung dicht aneinander geschmiegt, um in der Profilstellung zu verharrn bis zu den gewöhnlich trüberen Nachmittagsstunden, wo dann wieder Flächenstellung eintrat.“ In dem ungemein sonnigen Sommer 1915 öffneten sich die Blätter meiner *Phyllanthus*-Pflanzen, die sich infolge steigender Lichtintensität geschlossen hatten, meist nachmittags nicht, sondern gingen direkt vom Tagesschlaf in den Nachtschlaf über.

Trockenreiz mitwirkte, trat in 1 Minute Schluss der obersten, empfindlichsten Phyllokladien ein. Diesen folgte bei jüngeren Phyllokladien rasch eine konkave Einkrümmung der Achse nach unten — der Beginn des Welkens. Bei anderen Pflanzen erfolgte zwar eine Hebung der Blätter, aber nicht ein vollständiger Schluss. *Mimosa pudica*, die unter denselben äußeren Umständen kultiviert worden war, reagierte viel weniger stark. Man kann durch rasche Steigerung der Lichtintensität bei Pflanzen, die vorher sehr schattig standen, wohl auch hier „Schluss“ der Blättchen herbeiführen, *Phyllanthus* aber erwies sich als empfindlicher und schon wegen der geringen Stoßreizbarkeit zur Demonstration viel geeigneter als *Mimosa*. Die genannte *Phyllanthus*-Art kann also durch geeignete Vorbehandlung für plötzliche Lichtsteigerung fast so empfindlich gemacht werden, wie manche *Mimosa*-Arten es für Stoßreize sind.

Eine Anzahl von Pflanzen wurden im Freien bei starker Besonnung gezogen. Es zeigte sich (obwohl sie nicht alle gleich sich verhielten), dass sie trotz der Einwirkung der Sonne ihre Blätter nicht schlossen. Diese waren nur aufgerichtet, aber nicht einander bis zur Berührung der Oberseiten genähert. Die neugebildeten Blätter blieben kleiner als die der Schattenpflanzen und erschienen durch Anthocyanbildung bräunlich. Wurden derartige Pflanzen in den Schatten gebracht, so dauerte es viel länger bis sie ihre Blätter ausbreiteten als bei Schattenpflanzen, die an die Sonne gebracht ihre Blätter schlossen, in den schattigen, feuchten Raum zurückgebracht aber schon nach 5 Minuten eine Rückwärtsbewegung der Fiedern zeigten.

Die Pflanzen sind also durch starke Beleuchtung in ihrer Reaktionsfähigkeit heruntersetzt, in eine Art Starrezustand übergegangen²⁴⁾, der erst aufhört, wenn die Pflanze wieder einige Zeit in schwächerer Beleuchtung war. Es zeigte sich das auch z. B. als nachmittags ein Gewitter aufzog. Die im Gewächshaus stehenden Pflanzen gingen sofort, infolge der Helligkeitsabnahme, in Schlafstellung über, die auf der Terrasse danebenstehenden Sonnenpflanzen nicht, wohl aber war dies durch Verbringung ins Dunkle zu erzielen.

Vielleicht ist diese Abnahme der Empfindlichkeit bei Sonnenpflanzen der Grund dafür, dass Rumphius den „Tagesschlaf“ seiner „*planta moeroris*“ nicht beobachtete. Es sind selbstverständlich zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder der Tagesschlaf ist ihm entgangen oder er war bei seinen Pflanzen nicht wahrnehmbar.

Das erstere ist bei einem so ausgezeichneten Beobachter nicht eben wahrscheinlich. Wenn er Sonnenpflanzen vor sich hatte, so konnte durch die geringe Hebung der Blätter, welche diese in voller

24) Dass auch eine „Kältestarre“ vorkommt, also z. B. Pflanzen, die im Freien standen, bei 10° C. morgens noch „schlafen“, braucht kaum erwähnt zu werden.

Sonne zeigen, der „Tagesschlaf“ um so weniger hervortreten, als bei meinen Versuchspflanzen teilweise die schief aufgerichtete Stellung auch bei geringeren Lichtintensitäten beibehalten wurde.

Was zutrifft, kann natürlich nur in der Heimat der Pflanze entschieden werden²⁵⁾ — die Beobachtungen an kultivierten Pflanzen sprechen aber dafür, dass die Pflanzen an ihren natürlichen Standorten sich ebenso verhalten wie die von Stahl in Mexiko beobachteten. — Pflanzen, die unter Glasglocken mit Rupfenbedeckung kultiviert wurden, gingen abends früher in Schlafstellung über als solche, die unter hellen Glocken standen: Offenbar waren die ersteren



Fig. 13. *Ph. lathyroides* stark besonnt (verkl.).

für Abnahme der Lichtintensität empfindlicher geworden als letztere. Andererseits kommt wohl auch die Größe des „Gefälles“ in Betracht. Pflanzen, die in einem hellbeleuchteten Gewächshaus standen und hier ihre Blätter so aufgerichtet hatten, dass sie einen stumpfen Winkel bildeten, gingen, in das beschattete Gewächshaus gebracht, in Schlafstellung über, obwohl die Pflanzen, die von Anfang an in diesem standen, nicht schliefen.

Auch Pflanzen, die 3 Tage bei konstanter Beleuchtung oder in konstanter Finsternis gestanden hatten, zeigten eine stark geminderte Reizbarkeit für Lichtab- bzw. -zunahme. Bei den in konstanter Beleuchtung gestandenen trat bei Verfinsternung nach 2 Stunden nur in der oberen Hälfte der Pflanze „Schluss“ der Blätter ein. Ähnliches zeigte in auffallendem Maße auch *Ph. lathyroides*. Pflanzen,

welche aus dem feuchten, schattierten Gewächshaus in ein trockenes, stark besonntes gebracht worden, lassen ihre Blätter, wie Fig. 13 zeigt, fast in Vertikalstellung eintreten; es sieht aus, als ob sie schlaff herunterhingen. In Wirklichkeit ist aber, wie ein Umdrehen der Pflanze zeigt, eine aktive Krümmung vorhanden. Lässt man die Pflanzen längere Zeit in dieser Stellung, so werden die Blätter starr. In ein schattiertes Gewächshaus gebracht, zeigten die Pflanzen

25) Nach von Herrn Dr. v. Faber neuerdings aus Buitenzorg erhaltenen Mitteilungen verhalten sich die javanischen *Phyllanthus*-Arten ebenso wie die mexikanischen (Nachtr. Anm.).

zwar eine allmähliche Hebung der Blätter. Aber es dauerte 10 Tage, bis die (an ihrer anderen Färbung leicht kenntlichen) Blätter aus der Sonnenstellung bei gedämpftem Lichte wieder in die normale Horizontalstellung übergegangen waren — bei einer in trockener Zimmerluft stehenden Pflanze war auch nach dieser Zeit noch nicht die Normallage erreicht.

Es scheint also, als ob diese Art (die für Reize viel weniger empfindlich ist als *Ph. Urinaria*) einmal empfangene Beeinflussung auch weniger leicht ausgleichen kann.

Von *Ph. Urinaria* wurde die Spitze einer Pflanze in einen dunklen Zylinder geleitet. Es entwickelten sich darin vollständig chlorophyllose Phyllokladien, aber von wesentlich normaler Gestalt. Sie entfalteten im Dunkeln ihre Blätter, zeigten aber keine Schlafbewegungen — wenigstens waren sie nachts 9^h geöffnet, während die im Freien stehenden Pflanzenteile alle Schluss der Blätter (Schlaf) aufwiesen. Man kann daraus noch nicht schließen, dass keine Beeinflussung der im Dunkeln befindlichen Teile durch die dem Lichtwechsel unterworfenen stattfindet, da ja die beobachteten Phyllokladien vielleicht nur im Zustand der „Dunkelstarre“ sich befanden. Die eingehendere Prüfung der Frage sei auf eine spätere Gelegenheit verschoben, aus äußeren Gründen war eine öftere Beobachtung der etiolierten Phyllokladien nicht möglich.

Fragen wir uns, ob den beschriebenen Reizbewegungen von *Ph. Urinaria* eine ökologische Bedeutung zukomme, so ist die Beantwortung der Frage dadurch erschwert, dass die Pflanze nicht in ihrer Heimat, sondern in der Kultur beobachtet wurde.

Indes liegen doch einige Anhaltspunkte vor, und zum Vergleich sollen auch die mit ähnlicher Langsamkeit verlaufenden Reizbewegungen einheimischer Pflanzen kurz besprochen werden.

Pfeffer²⁶⁾ lässt es dahingestellt, ob den langsamen Reizbewegungen von *Oxalis* u. s. w. eine ökologische Bedeutung zukommt oder nicht. Bei *Phyllanthus* scheint mir zweifellos, dass die langsame seimonastische Reizbewegung weder Feinde abschrecken noch die Pflanze vor mechanischen Schädigungen schützen kann. Denn, wenn eine Reizbewegung selbst bei optimaler Temperatur so starke Anstöße braucht und so langsam sich abspielt wie bei *Ph. Urinaria*, so gehört schon ein starker Glaube an die Nützlichkeit alles Geschehens dazu, um auch hier eine solche Nützlichkeit zu mutmaßen. Auch wissen wir durch Rumphius, dass Insekten sich keineswegs vom Verzehren der Pflanzen durch Reize abschrecken lassen.

Ebensowenig ist ein Nutzen der traumatonastischen und thermonastischen Bewegungen einzusehen, was bei letzteren auch

26) A. s. O. p. 44 f.

für die Ranken, die gleichfalls solche Bewegungen ausführen, zu trifft.

Bei den hygronastischen Bewegungen könnte man annehmen, dass sie den Pflanzen über plötzliche Veränderungen — wie etwa greller Sonnenschein nach vorausgegangenem trübem Wetter — hinweghelfen. Zweifellos bedingt der Schluss der Blätter eine Transpirationsminderung. Aber wir sahen, dass gerade bei solchen Pflanzen, die ihn am meisten notwendig hätten, der Schutz, den das Schließen der Blätter gegen Vertrocknen gewährt, ein zweifelhafter ist, da die Transpiration auch bei geschlossenen Blättern erheblich ist. Außerdem ist trübes Wetter in den Tropen meist gleichbedeutend mit Regen. Wenn im Boden genug Feuchtigkeit vorhanden ist, braucht es aber doch wohl bei einer gut bewurzelten Pflanze keiner besonderen Schutzrichtungen gegen rasches Vertrocknen. Dasselbe gilt auch von den photonastischen Bewegungen. Die feine Empfindlichkeit von *Ph. Urinaria* kommt gerade bei den Sonnenpflanzen, die sie am meisten benützen könnten, nicht immer zur Geltung, weil diese in einen Zustand verminderter photonastischer Reizbarkeit geraten, ähnlich wie die Schlafbewegungen, die man teilweise als Schutz gegen Erfrieren aufgefasst hat, gerade in kalten Nächten unterbleiben. — Es soll durchaus nicht in Abrede gestellt werden, dass die photonastischen Bewegungen unter Umständen als Schutz gegen zu starke Bestrahlung u. s. w. dienen können. Es wird aber bei einer anderen, analog sich verhaltenden Pflanze, *Oxalis stricta*, darauf hingewiesen werden, dass sie ähnlich wie *Ph. Urinaria*, an sonnigen Standorten gerade dann, wenn man es für am nötigsten halten sollte, nicht schläft — ohne dabei Schaden zu leiden.

Was die „nyktinastischen“ Bewegungen anbetrifft, so sieht bekanntlich Stahl (a. a. O.) in der Schlafstellung der Blattspreiten „eine Schutzrichtung gegen Taubeschlag und zwar im Interesse der stomatären Transpiration, deren Aufgabe es ist, die Assimilationsorgane mit mineralischen Nährstoffen zu versorgen“. Durch Stahl's Versuche ist nachgewiesen, dass die Schlafbewegungen in vielen Fällen eine Förderung der Transpiration ergeben. Dass diese Förderung eine für die Pflanze vorteilhafte Erscheinung ist, ist wahrscheinlich. Aber wir wissen nicht, welche Bedeutung sie im Gesamthaushalt der Pflanze hat, worauf es beruht, dass die nyktinastischen Bewegungen unter den Pflanzen Mitteleuropas doch verhältnismäßig nur wenigen zukommen und dass Pflanzen ohne Schlafbewegungen der Blätter an denselben Standorten wie solche mit Schlafbewegungen vortrefflich gedeihen, z. B. die Farne unserer Wälder neben *Oxalis* und *Impatiens*. Diese beiden Pflanzen gehören übrigens ebenso wie *Ph. Urinaria* zu den mit Guttation versehenen. Die Guttation kann ja bekanntlich dann eintreten, wenn

die Transpiration erschwert oder verhindert ist. Wenn aber Stahl (a. a. O. p. 82) in der Schlafbewegung „eine im Kampf ums Dasein erworbene Einrichtung“ erblickt, so kann ich mich dieser Anschauung nicht anschließen, da durch den Kampf ums Dasein überhaupt nichts (durch Steigerung kleiner vorteilhafter Variationen) erworben, sondern nur Unvorteilhaftes ausgejätet werden kann, aber auch Gleichgültiges bestehen bleibt. Die Vorstellung, dass nur nützliche „Variationen“ erhalten bleiben, ist gewiss nicht haltbar. Wie nachts z. B. nach den Untersuchungen von Kraus der Durchmesser der Stämme anschwillt, ohne dass das eine Anpassung ist, so kann auch die ungleichmäßige Turgoranschwellung in den Gelenkpolstern eine mit deren (später zu erörternder) primärer Funktion zusammenhängende Erscheinung sein, die unter Umständen nützlich sein kann, aber — um weiter bestehen zu bleiben — nicht von vornherein nützlich zu sein braucht. Der dabei stattfindende Energieaufwand kann gegenüber den gesamten Betriebsmitteln der Pflanzen doch wohl kaum in Betracht kommen.

Jedenfalls gibt es auch Pflanzen, welche nyktinastische Bewegungen ausführen, bei denen ein „Nutzen“ derzeit nicht einzusehen ist. Nämlich einmal Wasserpflanzen und dann xerophile.

Die untergetaucht lebenden Wasserformen von *Myriophyllum proserpinacoides*²⁷⁾ und *Limnophila heterophylla* führen ebenso die Schlafbewegungen aus wie die Landformen.

Bei xerophilen Pflanzen sind Schlafbewegungen wohl verhältnismäßig selten. Indes treten sie in auffallender Weise hervor bei einer australischen Leguminose, *Eutaxia myrtifolia*. Die lederigen Blätter zeigen einen ausgesprochen xerophilen Bau: dickwandige Epidermis (mit Schleimbildung), auf der Unterseite großes Hypoderm, Spaltöffnungen auf die Oberseite beschränkt, dichtes Mesophyll, Sklerenchymbündel an den Blattnerven²⁸⁾.

Bei Tag (Fig. 14 I) stehen die Blätter (an der im Münchener botanischen Garten kultivierten Pflanze) in einem Winkel von



Fig. 14

27) Abbildung bei Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie, Fig. 19, p. 41.

28) Der hier nur kurz angeführte anatomische Bau stimmt nicht ganz mit den Angaben Reinke's (J. Reinke, Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XXX, 1897, p. 35), indes zeigten die Pflanzen des Münchener Herbars denselben Blattbau, so dass die Bestimmung unserer Pflanze richtig sein dürfte.

etwa 45° von der Sprossachse ab. Nachts richten sie sich — soweit sie nicht etwa durch ihre Achselknospen daran gehindert werden — so auf, dass ihre spaltöffnungsführende Oberseite der Sprossachse anliegt (Fig. 14 II). Um einen Schutz gegen Betauung kann es sich hier wohl nicht handeln — ganz abgesehen von der Frage, ob Taubildung an den Standorten der Pflanze in Betracht kommt. Die Blätter lassen nämlich auch in der Tagstellung Wassertropfen ablaufen, nur im Winkel zwischen Blatt und Sprossachse können sie sich allenfalls halten, kommen dort aber kaum in Betracht. Die Nachtstellung der Blätter aber würde wohl jeder „Ökologe“ zunächst eher für eine auf Transpirationsminderung als auf Transpirationssteigerung „berechnete“ betrachten²⁹⁾. Dass die letztere (durch höhere Temperierung der Pflanze) eintritt und von Bedeutung ist, erscheint zwar als möglich, aber doch als unwahrscheinlich. Man kann hier wie bei den genannten Wasserpflanzen die nyktinastische Bewegung der Blätter als eine früher nützlich gewesene, jetzt nur noch als Erbstück in Betracht kommende betrachten. Aber damit ist die Tatsache, dass (anscheinend) nutzlose nyktinastische Bewegungen vorhanden sind, natürlich nicht aus der Welt geschafft.

Dass solche nutzlose Reizbewegungen gar nicht selten sind, geht, wie mir scheint, auch aus Beobachtungen an einigen anderen Pflanzen hervor, die hier angereicht werden mögen.

*Oxalis*³⁰⁾.

Seit Morren und Cohn die Aufmerksamkeit auf die Reizbarkeit der Blätter von *Oxalis Acetosella* lenkten, sind deren seimonastische und photonastische Bewegungen öfters besprochen worden. Es sei erwähnt, dass starke wiederholte Stöße (an einem Sommertag im Freien) in meinen Versuchen in 4 Minuten zu einer Senkung der Teilblättchen führten, nach Ansengen eines Blättchens trat die Senkung schon nach 1 Minute ein. Eine Fortleitung des Reizes wird aber in Abrede gestellt. So gibt z. B. Kniep³¹⁾ an, „Reizübertragung von einem Blättchen zum anderen findet bei *Oxalis Acetosella* auch nach Verwundung nicht statt.“

Das trifft nicht zu. Vielmehr kann man sich von der Reizfortleitung schon am unverwundeten Blatt leicht überzeugen. Hält man ein Blättchen längere Zeit zwischen Daumen und Zeigefinger, so tritt eine Senkung aller drei Blättchen ein. Wahrscheinlich handelt es sich hier um einen Temperaturreiz. Pflanzen, die aus einem

29) Tatsächlich richten sich die Blätter an sonnigen Tagen auch auf.

30) Vgl. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen, 1873, p. 68 ff.

31) H. Kniep, Reizerscheinungen der Pflanzen in Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. VIII, 1913, p. 291.

Räume von 21° in einen Wärmekasten mit 40° gebracht wurden, zeigten schon nach 5 Minuten deutliche Senkung der Blättchen und schließlich Schlafstellung. Die Temperatur im Topf war dabei von 21° auf 37° gestiegen, ohne dass das der Pflanze (deren Wurzeln im Freien wohl nie solchen Temperaturen ausgesetzt sind) irgend schadete. Schneidet man eines der drei Blättchen sorgfältig, unter Vermeidung einer Erschütterung, ab, so krümmt sich (bei einigermaßen empfindlichen Pflanzen) nicht nur das Gelenkpolster des abgeschnittenen Blättchens nach unten, sondern auch die unverletzten führen eine, wenn auch oft nicht erhebliche Senkung aus.

Viel stärker ist der Ausschlag, wenn man eines der drei Blättchen vorsichtig zwischen den Fingern zerquetscht. Das eine der beiden anderen Blättchen hatte in einem solchen Falle innerhalb von 10 Minuten, das andere innerhalb von 14 Minuten eine Senkung um 90° ausgeführt.

Auch das Rumphius-Phänomen tritt an *O. Acetosella* auf, nur viel langsamer als bei *Ph. Urinaria*. Bei einigen im Walde entwurzelten Pflanzen dauerte es 25 Minuten, bis ausgesprochene Schlafstellung der Blätter eintrat³²⁾. Eine Reizleitung hat also auch hier anscheinend stattgefunden und zwar durch den Stamm in die Blätter. Es ist für unsere Zwecke gleichgültig, ob der Wundreiz mehr von den verletzten Wurzeln oder dem beim Ausreißen leicht abbrechenden kriechenden Rhizom ausging. Die Langsamkeit der Reaktion mag neben der Langsamkeit der Leitung auch dadurch bedingt sein, dass die Bewurzelung gegenüber der von *Ph. Urinaria* eine verhältnismäßig schwache ist, also auch die Verletzung eine weniger ausgiebige und damit der Reizanstoß ein geringerer.

Auch indirekt lässt sich die Reizleitung erweisen, selbst an weniger empfindlichen Pflanzen, bei denen infolge des Abschneidens eines Blättchens keine deutliche Senkung der anderen Blättchen eintrat. Diese gingen nämlich abends früher in die Schlafstellung über als die ganz unversehrt gebliebenen (bei denen übrigens die jungen früher „schlafen“ als die alten). Es war dies auch dann der Fall, wenn der Wundreiz 6 Stunden zurücklag. Die Zeit, welche nötig ist, um ihn „ausklingen“ zu lassen, wurde nicht bestimmt.

Man könnte gegen die Annahme, dass es sich hier um eine Summierung von Lichtreiz und Wundreiz handle, denselben Einwand machen wie bei dem unten zu erwähnenden Versuche mit *Robinia Pseudacacia*.

Für diese Pflanze hatte Mohl angegeben, dass Ansgen der Fiederblättchen, Verwundung, galvanische Ströme, keine Reizbewegung bedingen.

32) Bei so langsamer Reaktion liegt der Einwand nahe, dass es sich um eine hygronastische, nicht um eine traumatonastische Reizbewegung handle.

Dass verschiedene Pflanzen den verschiedenen Reizen gegenüber sich verschieden verhalten, geht auch aus den oben mitgeteilten Tatsachen hervor. So ist auch *Robinia Pseudacacia* für Wundreize verhältnismäßig wenig empfänglich. Doch konnte gezeigt werden, dass solche nicht nur wahrgenommen, sondern auch weitergeleitet werden.

Wenn man nämlich Blätter abschneidet, so erhält man eine sehr energische Abwärtskrümmung der Fiederblätter, wenn man dafür sorgt, dass die Blätter frisch bleiben. Es geschah dies dadurch, dass sie mit der Basis in Wasser gestellt und unter eine Glasglocke gebracht wurden. Junge Blätter sind dabei reizbarer als ältere. So hatte ein 8^h 30 abgeschnittenes, noch hellgrünes Blatt seine Fiedern 10^h 45 stark nach unten gekrümmt, während diese Bewegung bei einem älteren noch kaum wahrnehmbar war. Es ist klar, dass, wenn diese Bewegungen traumatonastische sind, eine Fortleitung des Reizes von der Schnittfläche aus stattgefunden haben muss. Dabei brauchen natürlich die untersten Fiederblättchen keineswegs zuerst sich zu bewegen. Wenn die obersten (jüngeren) reizbarer sind als die unteren, werden jene früher als diese die Bewegung ausführen, obwohl den letzteren der Reiz früher zugeleitet wurde.

Wenn an den festsitzenden Blättern die eine seitliche Reihe der Fiederblättchen entfernt wurde, führt die andere (namentlich bei jüngeren Blättern) die nyktinastische Bewegung früher aus als dies an unverletzten Blättern der Fall war. Es war also der Wundreiz nicht nur wahrgenommen, sondern auch weitergeleitet worden.

Gegen die Auffassung dieser Bewegungen als traumatonastische ließe sich einwenden, dass sie nicht direkt durch die Verwundung bedingt seien, sondern infolge einer Turgorsteigerung eintreten. Diese würde bedingt teils (im ersten Fall) durch Wasserzufuhr und Transpirationsminderung im Blatte, teils (im zweiten) durch eine Verminderung der transpirierenden Oberfläche bei gleichbleibender Wasserzufuhr. Ein solcher Einwand würde gerechtfertigt erscheinen, wenn es gelingen würde, an einer unverletzten Pflanze durch Vorgänge, welche die Turgescenz erhöhen, die Senkung der Fiedern (durch ungleich starke Steigerung der Turgescenz der Gelenkpolster auf Ober- und Unterseite) herbeizuführen. Bis jetzt liegt dafür kein experimenteller Beleg vor, es gelang mir z. B. nicht, *Oxalis* durch Versenkung in Wasser in Nachtstellung überzuführen; deshalb glaube ich die beschriebenen Vorgänge als traumatonastische betrachten zu sollen.

Ansengen der Blätter (das sonst ja stark wirkt) scheint bei *Robinia* — entsprechend Mohl's Angaben — kaum eine Reiz-

bewegung zu bewirken. Die Blätter verhielten sich indes nicht alle gleich. An einem Ast zeichneten sich die angesengten Fiederblättchen (die keine traumatonastische Bewegung ausgeführt hatten) dadurch aus, dass sie abends nicht in die Schlafstellung übergingen, am nächsten Tage dagegen eine Aufwärtskrümmung aufwiesen. An einer anderen Pflanze nahmen dagegen die angesengten Blätter an der Schlafbewegung teil — ob sie früher in diese übergingen, wurde nicht beobachtet.

Dass den seimonastischen und traumatonastischen Bewegungen von *Robinia* eine ökologische Bedeutung zukomme, ist sehr unwahrscheinlich — man müsste denn für die ersteren Schutz gegen Hagel oder starken Regen vermuten. Darauf wird bei Besprechung der seimonastischen Bewegungen von *Mimosa pudica* zurückzukommen sein. Trotz der anscheinenden Bedeutungslosigkeit der Reizbewegungen findet aber auch hier wie bei *Oxalis Acetosella* eine Reizleitung statt, wenn auch eine langsame.

Beispiele für langsame Leitung von Wundreizen finden sich auch bei anderen Pflanzen. Wenn z. B. (bei einer Temperatur von 20°) die obersten Fiedern von *Aeschynomene indica* versengt wurden, so wurde der Reiz zwar in basipetaler Richtung weitergeleitet, aber es dauerte 12 Minuten, bis ein Zusammenklappen der Fiedern eintrat.

Zur Demonstration langsam verlaufender seimonastischer Bewegungen (namentlich im Winter) sei *Calliandra tetragona* empfohlen.

Es bedarf erheblicher mechanischer Reizungen um eine Bewegung der Blättchen nach oben und eine (schwache) Senkung der Fiedern des doppelt gefiederten Blattes herbeizuführen.

Dabei zeigt die Pflanze sehr schön die Reizfortleitung.

Ein Blatt, dessen Endfiedern 3^h 4 an der Spitze versengt worden war (so dass etwa drei Fiederpaare verletzt bzw. getötet waren), zeigte 3^h 6 (bei 18½° C.) schwache Erhebung der den versengten Fiedern benachbarten Blättchen. Später waren die Fiedern alle steil aufgerichtet, 3^h 40 fast geschlossen (doch verhalten sich die einzelnen Fiedern nicht gleich). Außerdem war der Reiz auf das nächst untere und das nächst obere Blatt fortgeleitet. 3^h 53 war er im nächst unteren schon beinahe nicht mehr sichtbar, die gereizten Fiederblättchen (der Reiz geht selbstverständlich von der Blattbasis aus) waren beinahe in die Normalstellung zurückgekehrt. Es war aber auch das zweitnächst obere (von der Einfügungsstelle des gereizten etwa 3 cm, von der Verwundungsstelle etwa 17 cm entfernte Blatt) durch Steilaufrichtung seiner Fiederblättchen stark in Reizstellung übergegangen — ein Zeichen dafür, dass die Reizfortleitung nach oben intensiver erfolgt als nach unten.

Mag auch die Temperatur von $18\frac{1}{2}^{\circ}$ für die Schnelligkeit der Reizbewegungen keine optimale sein, so ist doch nicht zu bezweifeln, dass die seimonastischen und traumatonastischen Reizbewegungen sehr langsam verlaufen und trotz der schönen Reizleitung keine besondere Bedeutung für die Pflanze haben.

Ein Blatt von *Calliandra*, das morgens vor 9^h durch Ansen gen gereizt worden war, seine Fiedern aber wieder ausgebreitet hatte, zeigte (an einem trüben Dezembertag) $3\frac{3}{4}$ 5^h abends schon deutliche Aufrichtung der Fiederblättchen — also den Beginn der Schlafbewegung — während die anderen Blätter noch vollständige Tagstellung zeigten — eine Beobachtung, welche ganz mit dem oben für andere Pflanzen Mitgeteilten übereinstimmt.

Oxalis Acetosella ist bekanntlich eine Schattenpflanze, welche auf Steigerung der Lichtintensität durch Abwärtsbewegung der Fiedern reagiert.

Pflanzen, welche ich in den sonnigen Juni- und Julitagen dieses Jahres in voller Sonne zog (die Blätter bleiben dabei kurz, die Blattflächen nehmen die „Schlafstellung“ an und zeigen eine heller grüne Farbe als die normalen Pflanzen), zeigten ihre Blätter in einem Starrezustand, d. h. sie reagierten, auch wenn sie in den Schatten gebracht wurden, zunächst nicht durch Erhebung der Fiedern. Erst nachdem sie längere Zeit (einen halben Tag und eine Nacht) im Schatten bzw. der Dunkelheit verweilt hatten, trat bei allen Blättern wieder Erhebung der Fiedern ein.

Oxalis stricta, das bekannte, bei uns eingeschleppte Unkraut dagegen zeigte in den ununterbrochen aufeinander folgenden Sonnentagen des Juni und Juli 1915 auch bei stärkstem Sonnenschein keinen „Tagesschlaf“. An einer anderen Stelle, wo nach Süden eine Mauer stand, die Hitze „spie“, waren die Blättchen nach unten gesenkt, sonst waren an ganz freigelegenen Standorten die Fiederblättchen nur etwas mit dem Rand nach oben gekrümmt. Dagegen zeigten auf dem ersten Beet, als nach einigen trüben Tagen wieder heller Sonnenschein eintrat, eine ganze Anzahl von Blättern mittags den „Tagesschlaf“ (Senkung der Teilblättchen).

Um zu prüfen, ob diese Erscheinung eine auf geringer Lichtempfindlichkeit beruhende sei, kultivierte ich Topfpflanzen unter einer Glasglocke in gedämpftem Lichte. Brachte ich sie in die Sonne und hob die Glocke ab, so trat nach wenigen Minuten Senkung der Blättchen ein, die der jüngeren nach 2 Minuten, die der älteren später. Nach 10 Minuten trat Welken ein. Übrigens erträgt *Oxalis stricta* Welken sehr gut, selbst Pflanzen und deren Teile, die man durch Austrocknen abgetötet glaubt, erholen sich wieder, nur die untersten Blätter gehen dabei zuweilen zugrunde.

Die Empfindlichkeit von *Oxalis Acetosella* wurde aber von *O. stricta* in meinen Kulturen bis jetzt nicht erreicht³³). Eine Pflanze von *O. Acetosella* hatte 14 Tage neben einer solchen von *O. stricta* schattig gestanden. Als sie in volle Sonne gebracht wurden, reagierten die ersten Blätter von *O. Acetosella* schon nach $\frac{1}{2}$ Minute. Nach 2 Minuten waren an 16 Blättern die Blättchen mehr oder minder nach unten geschlagen, *O. stricta* begann erst nach 9 Minuten an einzelnen Blättern die Schlafbewegungen.

Wenn Pflanzen, die schattig und feucht standen, in die Sonne gebracht werden, so wirken zwei Reize zusammen ein: der durch die Steigerung der Lichtintensität gegebene und der durch plötzliches Sinken der Luftfeuchtigkeit verursachte. Dasselbe dürfte auch für die erwähnten vor und an einer Südmauer stehenden Pflanzen anzunehmen sein.

Dass *O. stricta* für „Trockenheit“ reizbar ist, also hygronastische Bewegungen ausführt, lässt sich, wie bei *Phyllanth. Urinaria*, leicht zeigen. Lässt man die Töpfe stark austrocknen, so nehmen die Pflanzen auch am Tage Schlafstellung an oder behalten die Schlafstellung der Nacht bei.



Fig. 15. *Oxalis stricta*. Pflanze morgens 10^h Blätter wegen Trockenheit in Schlafstellung.

Die in Fig. 15 abgebildete *Oxalis stricta* war (während daneben stehende feucht gehaltene Pflanzen längst in Tagesstellung übergegangen waren) morgens 9^h noch in Schlafstellung. Sie wurde dann begossen und brauchte einige Stunden bis sie „erwachte“³⁴). Trocken gehaltene Pflanzen nahmen auch die Schlafstellung gegen Abend früher an als feucht gehaltene, verwundete Blätter früher als unverwundete, offenbar durch Summation zweier Reize³⁵).

33) *O. stricta* ist ja auch viel mehr „Sonnenpflanze“ als *O. Acetosella*, die als typische Schattenpflanze in der Sonne auch mehr gefährdet ist als *O. stricta*.

34) Die Öffnung der Blätter erfolgte von den obersten ausgehend und war nach 3 Stunden noch nicht ganz vollständig.

35) Macfarlane (Irritococontractility in plants, Biological lectures delivered at the marine biol. laboratory of Wood's Holl, Boston 1894) meint, dass die Temperatur des Bodens in erster Linie in Betracht komme und dass die Bewegungen

Die Verhältnisse liegen also ganz ähnlich wie bei *Ph. Urinaria* — das amerikanisch-europäische Unkraut stimmt mit dem asiatischen überein. Seine Reizbewegungen hängen ab von den Verhältnissen, unter denen sich die Pflanze befindet: Bei längerer Dauer von starker Sonnenwirkung gerät sie in eine Art Starrezustand und führt keine Schlafbewegungen aus, war sie vorher schattig und feucht kultiviert, so nimmt sie bei direkter Exposition rasch die Schlafstellung an. Sie transpiriert aber auch in dieser stark, wie das rasche Welken zeigt. Die Empfindlichkeit der Blätter für die genannten Faktoren wird ihr wohl nicht viel nützen, um so weniger, als sie stark austrocknen kann, ohne viel Schaden zu leiden und auch etwaige Verluste durch Ausläufer und Samenbildung leicht ersetzt.



Fig. 16. Dieselbe Pflanze wie Fig. 15 nach dem Begießen.

Ganz nutzlos erscheint ferner, dass auch *O. stricta* das Rumphius-Phänomen zeigt, wenn auch die Nachtstellung bei den daraufhin untersuchten Pflanzen nicht vollständig erreicht wurde. Man könnte einen Nutzen herbeiziehen, indem man sagt: eine Wurzelbeschädigung könne durch Tiere eintreten. Die Pflanze entgehe dann der Vertrocknungsgefahr durch Senkung der Blätter. Das

wäre aber eine durch keinerlei Beweise gestützte Konstruktion, zumal, wie wir sahen, die Transpiration auch noch an Blättern mit gesenkten Blättchen noch sehr lebhaft ist.

Einen erheblichen Nutzen dürften auch bei *O. Acetosella* die

von *Oxalis* „parathermotropisch“ (jetzt würde man sagen thermonastisch) seien, während Mangel an Feuchtigkeit nur insofern in Betracht komme, als er „flaccidity and a want of tone in the tissues“ veranlasse. Das ist meiner Ansicht nach nicht zutreffend. Die thermonastische Empfindlichkeit von *O. stricta* war in meinen Versuchen keine erhebliche. Eine Pflanze, die ich in den Wärmekasten von 40° brachte, zeigte zwar eine Abwärtskrümmung der Blättchen, aber diese war nicht stark und war von der Schlafstellung weit entfernt. Stärker reagierte auf Temperatursteigerung eine Pflanze, welche ich durch einen Querschnitt an der Sprossachse verletzt hatte. Trocken gehaltene Pflanzen von *O. stricta* nahmen auch die Schlafstellung früher an als feucht gehaltene. Das alles zeigt, dass die hygronastische Reizbarkeit von *O. stricta* eine größere ist als die thermonastische.

meisten Reizbewegungen der Blätter nicht haben. So vor allem nicht von seimonastischen und traumatonastischen. Man kann, was die ersteren betrifft, zwar leicht beobachten, dass bei starkem Regen die Blättchen sich senken. Aber auch ohnedies werden sie wegen ihrer Kleinheit und ihrer Beweglichkeit an den Gelenken durch das Anprallen der Tropfen nicht beschädigt werden (wenigstens fehlt jeder Beweis für eine solche Beschädigung) und „Ombrophobie“ (vgl. unten bei *Mimosa*) kann in unserem Klima doch nicht in Betracht kommen. Was aber sollte durch die Reizleitung bei Verwundung, die, wie wir sahen, auch hier vorhanden ist „bezweckt“ werden?

Für die photonastischen Bewegungen lässt sich besser ein Nutzen einsehen. Dass die Profilstellung bei starker Beleuchtung den Blättern dieser Schattenpflanze nützlich sein kann, ist nicht zu bezweifeln. Indes wird ein solcher Schutz nur bei vorübergehender starker Beleuchtung in Betracht kommen. Wenn z. B. die Bäume, in deren Schatten *O. Acetosella* wuchs, stürzen oder abgeschlagen werden, so verschwinden die Pflanzen trotz der Profilstellung der Blätter nach einiger Zeit, einerseits wohl deshalb, weil der Boden in seinen oberen Schichten für die wenig tiefgehenden Wurzeln zu trocken wird, andererseits weil andere für offene Standorte besser geeignete Pflanzen den Sauerklee verdrängen. Betreffs der Schlafbewegungen sei auf das oben Gesagte verwiesen.

Gramineen.

In dieser großen Familie sind reizbare Blätter nur bei zwei Arten angegeben: 1. Brongniart beschrieb³⁶⁾ Schlafbewegungen bei *Olyra (Strephium) guianensis*. Die Blätter dieser Pflanzen gehören zu der unter den Gräsern nicht häufigen Ausbildungsform, bei der zwischen Blattscheide und Blattfläche ein stielartiges Gelenk vorhanden ist — eine höhere Ausbildung des unten zu erwähnenden „Spreitengelenks“. Dieses ermöglicht nicht nur die phototropische Einstellung der Blätter am Tage — welche an den schräg aufsteigenden Sprossen so orientiert sind, dass das Ganze einem gefiederten Blatte gleicht —, sondern auch die Schlafbewegung. Nachts liegt nämlich die Blattspreite den Sprossen an, so dass die Blattoberseite der Unterseite des darüberstehenden Blattes sich anschmiegt. Wie bei *Ph. Urinaria* beginnt die Schlafbewegung schon am Tage (an Sommertagen zwischen 4—6 Uhr). Offenbar ist die Pflanze auf schwache Lichtintensitäten gestimmt. Damit würde auch (wenn man sich Stahl's Ansicht über die Bedeutung der Schlafbewegungen anschließt) stimmen, dass sie Schlafbewegungen

36) A. Brongniart, Note sur le sommeil dans une plante de la famille des Graminées. Bullet. de la soc. botanique de France VII (1860), p. 470.

ausführt, während die an offenen Standorten wachsenden mit ähnlicher Blattform ausgerüsteten *Bambusa*-Arten, soweit mir bekannt, keine Schlafbewegungen zeigen³⁷). Ob es sich bei *Olyra* um eine durch Wachstumsdifferenzen oder durch Turgordifferenzen im Gelenk ausgeführte Bewegung handelt, bleibt festzustellen. Ersteres erscheint wahrscheinlicher.

Der zweite Fall bezieht sich auf *Leersia oryzoïdes* (*Oryza clandestina*). Duval Jouve³⁸) betrachtete die Blätter dieses Grases als „irritables“, weil sie, abgeschnitten oder noch in Verbindung mit der Pflanze, zerknittert sich einrollen.

Irgendwelche seimonastische Reizbarkeit liegt hier aber nicht vor. Ein Reiben festsitzender Blätter führt nicht zur Einrollung. Schnitt ich Sprosse von *Leersia* an der Basis ab und schüttelte sie, so erfolgte im Freien (bei geringer Luftfeuchtigkeit) eine Einrollung an der Blattspitze schon nach $\frac{1}{2}$ Minute. Nach 1—2 Minuten war das ganze Blatt, von der Spitze aus fortschreitend, eingerollt, so dass es den in Fig. 17 abgebildeten Querschnitt aufweist. Länger dauert es in einem feuchten Raume bis die Einrollung erfolgt. Wurde ein nicht abgeschnittener Spross gleich lang und gleich stark geschüttelt, so trat keine Einrollung ein. Legt man ein eingerolltes Blatt in Wasser, so öffnet es sich nach einiger Zeit wieder.



Fig. 17. Querschnitt eines eingerollten Blattes von *Leersia oryzoïdes*. Schwach vergr.

Aus dem Angeführten geht ohne weiteres hervor, dass es sich um eine, allerdings auffallend rasche, durch Transpirationsverlust bedingte Bewegung des Blattes handelt, die natürlich auch eintritt, wenn man Blätter oder Sprosse ohne Erschütterung abschneidet. Das Schütteln befördert die Transpiration. Dass an den geschüttelten, nicht abgeschnittenen Sprossen keine Einrollung eintrat, beruht gewiss darauf, dass der Transpirationsverlust hier rasch wieder gedeckt wird. Es sind in dem dünnen Blatte die Gefäße in den größeren Blattnerven auffallend weit, auch die Entfaltungszellen erreichen eine Höhe, welche fast der Hälfte der Blattdicke gleichkommt. Dass die Einrollung nicht ganz bis zur Blattbasis fortschreitet, möchte ich weniger (wie Duval Jouve a. a. O., p. 328) dem Umstande zuschreiben, dass die auf der Unterseite befindlichen „bandes bulliformes“ — . . . „font résistance à la contraction de celles de la face supérieure“ —, sondern dem Umstande, dass sich an der Basis des Blattes ein (von Duval

37) Aber auch nicht eine (kultivierte) *Pharus*-Art, die ähnliche Blattform hat und ähnliche Standorte bewohnt wie *Olyra*. Bekanntlich hat *Pharus* inverse Blätter.

38) Duval Jouve, Histotaxie des feuilles de Graminées. Ann. des scienc. nat. 6 sér., t. I (1875), p. 325, 328.

Jouve nicht erwähntes) Spreitengelenk befindet (s. u.), dessen Vorhandensein schon genügt, um die Einrollung zu verhindern.

Auch bei anderen Gräsern kann die Wasserverschiebung rasch eintreten. Dies zeigte auch ein breitblättriges Gras aus Kamerun (ein *Paspalum* oder *Oplismenus*)³⁹). Begoss ich den Topf längere Zeit nicht, so falteten sich die Blätter der Länge nach zusammen. Nachdem der Topf begossen war, zeigte sich in überraschend kurzer Zeit eine Öffnungsbewegung. Einzelne Blätter beginnen damit schon nach 1 Minute. In 8 Minuten war die Mehrzahl geöffnet. Und zwar beginnt wie bei *Ph. Urinaria* die Öffnungsbewegung meist von den Sprossspitzen aus. Bei *Sesleria coerulea* fand Duval Jouve an Pflanzen, deren Blätter gefaltet waren, erst 6 Stunden nach Begießen wieder Ausbreitung.

Gegenüber den typischen Roll- und Faltblättern anderer Gräser zeigt *Leersia* jedenfalls eine Verschiedenheit, die zu beachten ist, wenn man die Frage nach der biologischen Bedeutung der Rollbewegung erörtert. Jene Gräser sind xerophil. Sie haben Spaltöffnungen nur auf der Oberseite, auf der Unterseite, die beim Einrollen oder Einfalten die Außenseite darstellt, dagegen meist eine dickwandige Epidermis und einen Panzer von Sklerenchymfasern. So z. B. *Stipa*, *Lygeum*, *Festuca*-Arten u. a.

Leersia dagegen ist ein sumpfbewohnendes Gras. In der Umgebung Münchens wächst es zusammen mit *Phragmites*, *Scirpus lacustris*, *Cicuta virosa* u. a. Die Blätter sind dünn und haben Spaltöffnungen auf beiden Seiten⁴⁰).

Wenn Tschirch⁴¹) meint, *Leersia* werde sich „durch die Fähigkeit, ihre Blätter durch Einrollen gegen Verdunstung schützen zu können, bei Niveauschwankungen der Gewässer, an denen sie wächst, bei welchen sie wiederholt auf trockenen Boden gelangen kann, leicht den veränderten Lebensbedingungen anpassen können“, so schwebt diese Annahme ohne experimentellen Beleg in der Luft. Nimmt man an, dass beide Blattflächen bei *Leersia* annähernd gleich viel verdunsten, so würde die Transpiration durch die Einrollung um die Hälfte heruntersetzt. Damit stimmen die Ergebnisse einiger Wägungen auch gut überein. Gewogen wurde der Transpirationsverlust von eingerollten Blättern und (unter gleichen

39) Die Pflanze ist auch dadurch von Interesse, dass die Blätter kein „Scheidengelenk“ haben. Die unteren Teile der Sprossachse ersetzen die mechanische Leistung des Scheidengelenkes durch Ausbildung von Collenchym. Die niederliegenden Sprosse scheinen nur schwach geotropisch zu sein.

40) Th. Holm (A study of some anatomical characters of North-American Gramineae Bot. Gaz. XVII, 1892) gibt an „Stomata are present in largest number on this, the inferior face of the blade“ (a. a. O., p. 59).

41) A. Tschirch, Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus der Grasblätter (Jahrb. f. wiss. Bot. XIII, 1882, p. 547, Anm.).

äußeren Bedingungen) der von solchen, welche durch eingesteckte Glasfäden am Einrollen verhindert waren:

1.	a) Eingerollt:	8 ^h 45	0,1056
		9 ^h 45	0,0952
	b) Ausgebreitet:	8 ^h 50	0,0685
		9 ^h 50	0,0562

(Gewicht der Glasfäden: 0,0084).

Bezogen auf das Blattgewicht betrug der Transpirationsverlust bei a) 9,8 %, bei b) 20,5 % in 1 Stunde.

2.	a) Eingerollt:	8 ^h 56	0,1046
		9 ^h 56	0,0925
	b) Ausgebreitet:	9 ^h 1	0,1038
		10 ^h 1	0,0912

Gewicht der Glasfäden: 0,0177.

Also Transpirationsverlust bei a) 11,6 %, bei b) 14,6 %.

3.	a) Eingerollt:	3 ^h 50	0,0766
		4 ^h 50	0,0710
	b) Ausgebreitet:	3 ^h 45	0,0913
		4 ^h 45	0,0786

Gewicht der Glasfäden: 0,117.

Transpirationsverlust bei a) 7,3 %, bei b) 15,95 %.

4.	a) Eingerollt:	9 ^h 27	0,1142
		10 ^h 30	0,0997
	b) Ausgebreitet:	9 ^h 23	0,1608
		10 ^h 35	0,1256

Gewicht der Glasfäden: 0,0146.

Transpirationsverlust bei a) 12,7 %, bei b) 24,1 %.

Mit Ausnahme der Wägung 2, bei der besondere Umstände obgewaltet haben mögen (vielleicht frühzeitiger Spaltenverschluss des Blattstückes) stimmte also das Ergebnis mit der Annahme überein.

Im Freien konnte ich eine Einrollung der *Leersia*-Blätter bis jetzt nicht beobachten. Bei Topfpflanzen erfolgte sie erst, nachdem die Töpfe mehrere Tage hindurch nicht begossen worden, also die Erde trocken geworden war. Die Einrollung der Blätter war keine vollständige, sie verschwand nach dem Begießen und zwar auch hier sehr rasch: innerhalb von 6 Minuten nach dem Begießen waren die Blätter der Hauptsache nach wieder flach, selbst ein Blatt, das 32 cm über dem Boden (am Spreitengelenk gemessen) stand und ganz röhrenförmig eingerollt gewesen war, war nach dieser Zeit, von einer leichten Einkrümmung abgesehen, wieder flach.

Die Ein- und Aufrollbewegungen der *Leersia*-Blätter eignen sich also zur Demonstration in Vorlesungen, nicht nur um die Blattbewegung, sondern auch um die Geschwindigkeit der Wasserbewegung zu zeigen.

Wenn man auch in der Annahme, dass die Fähigkeit, den Transpirationsverlust auf etwa die Hälfte herabsetzen zu können, für *Leersia* unter Umständen von Vorteil sein könne, nicht fehlgehen wird, so fehlt es doch an eingehenderen Beobachtungen der Lebensverhältnisse an anderen als an mitteleuropäischen Standorten, an welchen dies Gras doch jedenfalls sich außerhalb seines eigentlichen Verbreitungsbezirkes befindet. Bei uns erscheint die Ausrüstung des Blattes mit dem rasch verlaufenden Ein- und Ausrollmechanismus nicht von größerer Bedeutung.

Leersia besitzt ein gut entwickeltes Wurzelsystem, kann also den Transpirationsverlust aus dem Boden rasch decken. Selbst wenn dieser stark austrocknet, wird das Weiterbestehen der Pflanze durch ihre Ausläufer gut gesichert sein. Ob in anderen Ländern für *Leersia* raschere Wechsel in der Wasserökonomie eintreten, muss dahingestellt bleiben, sie ist ja z. B. ein bekanntes Unkraut in Reisfeldern.

Ob man die Bewegungen als Reizbewegungen bezeichnen soll oder nicht, hängt natürlich nicht von ihrer Geschwindigkeit, sondern von der Art der Ausführung und der Definition des Begriffs Reizbewegung ab. An toten, wieder angefeuchteten Blättern beobachtete ich beim Eintrocknen wohl Faltungen und unregelmäßige Einrollungen, aber nicht die geregelte Rollbewegung wie an lebenden Blättern. Ich möchte daher mit Duval Jouve und Tschirch annehmen, dass die Bewegung durch Turgorverminderung in den Gelenkzellen der Oberseite zustande kommt. Ein Beweis dafür liegt nicht vor, denn auch der mikroskopische Vergleich der Gelenkzellen an entfalteten und gerollten Blättern ergab keine entscheidenden Anhaltspunkte. Man kann die Einrollung auch herbeiführen, indem man einen Tropfen Glycerin auf die Oberseite bringt. Nimmt man an, dass bei dem Wasserverlust der Gelenkzellen keine „Auslösung“ stattfindet, sondern nur eine den Außenbedingungen quantitativ entsprechende Verminderung, so wird man den Vorgang nach der gewöhnlichen Definition nicht als einen Reizvorgang bezeichnen, so wenig wie die beim Welken oder bei Wasseraustritt beim Gefrieren eintretenden Bewegungen. Für die ökologische Betrachtung ist aber, wie oben erwähnt, die Mechanik der Bewegung von untergeordnetem Interesse. Ihr „Nutzen“ ist erst noch festzustellen.

Hier war *Leersia* zu erwähnen, weil, wenn die Gelenkzellen die Bewegung vermitteln, bei ihr ebenso wie in den anderen behandelten Beispielen ein ursprünglich der Entfaltung dienendes

Strukturverhältnis später anderweitig verwendet wird. Bei dem oben erwähnten *Paspalum* ist dies nicht der Fall, hier haben die Blätter gerollte Knospenlage und zahlreiche Streifen von Gelenkzellen wie bei *Leersia*. Trotzdem rollen sie sich nicht ein, sondern falten sich beim Eintrocknen.

IV. Die primäre Funktion der Blattgelenke.

Im vorstehenden wurden die Reizbewegungen von *Phyllanthus* und zum Vergleich damit von einigen anderen Pflanzen, soweit sie dem Verf. bekannt geworden sind, beschrieben, daran schloss sich an die Erörterung der Frage, ob diese Bewegungen (alle oder ein Teil davon) für das Leben der *Phyllanthus*-Pflanze von Bedeutung seien oder nicht. Mit der Beantwortung dieser Frage werden viele von vornherein nicht einverstanden sein.

Denn man ist selbstverständlich geneigt, wenigstens den auffallenderen Reizbewegungen der Pflanzen eine besondere biologische Bedeutung zuzuschreiben, schon weil die der Tiere ja deutlich eine solche haben. Auch liegt ja die Bedeutung der geotropischen, phototropischen, chemotropischen u. a. Bewegungen klar zutage.

Bei den Variationsbewegungen, um welche es sich hier handelt, lag es um so näher, dasselbe anzunehmen, als man dabei besondere „Bewegungsorgane“, die Blattgelenke antrifft.

Nun hat man aber, soweit mir die Literatur bekannt ist, merkwürdigerweise übersehen, dass die primäre Funktion der Gelenke, d. h. die erste und allgemeinste gar nicht die der Ausführung von Variationsbewegungen ist⁴²⁾. Vielmehr sind die Gelenke in erster Linie Entfaltungsorgane, in zweiter tragen sie das Gewicht der Blätter oder Blatteile, und erst in dritter Linie sind manche davon (und zwar meiner Auffassung nach zunächst „zufälliger“weise) auch Organe für Variationsbewegung.

Die primäre Funktion eines Organs zu ermitteln ist aber bei allen Organismen für den Biologen eine der wichtigsten Aufgaben. Wenn man sie vernachlässigt, kommt man zu von vornherein unhaltbaren Auffassungen. Wer die Variationsbewegungen als die primäre Funktion der Blattgelenke ansieht, ist in einem ähnlichen Irrtum befangen wie jemand, der Pferde nur aus Abbildungen sich gegen Wölfe verteidigend kennt und nun meint, ihre Hinterhufe seien vor allem als Waffen, mit denen sie ausschlagen können, von Bedeutung. Selbstverständlich können sie als solche unter Umständen von Wichtigkeit sein. Aber ihre primäre Be-

42) Darwin (The power of movement) sagt z. B. von den Gelenkpolstern (p. 123): „and such long continued movements seem to be one chief end gained by the development of a pulvinus“, ferner (p. 397): „Besides the long continuance of the movements when effected by the aid of a pulvinus (and this appears to be the final cause of its development) . . .“

deutung ist natürlich eine ganz andere. Sie sind aber so ausgebildet, dass sie unter Umständen auch in anderer Weise verwendet werden können.

Die knollenförmigen Anschwellungen der Myrmecodien und die hohlen Rhizome mancher Farne (*Lecanopteris carnosa*, *Polypodium sinuosum*) hat man für besonders zur Beherbergung von Ameisen entwickelte Organe gehalten. Ihre primäre Funktion ist aber, wie Verf. vor Jahren nachwies⁴³⁾, die der Wasserspeicherung — erst sekundär kommen die tierischen Inquilinen in Betracht, deren Vorhandensein unter Umständen nützlich sein kann, aber nicht nützlich zu sein braucht.

Ein anderes Beispiel: Die bekannten ringförmigen Anschwellungen an der Basis der Blattscheiden der meisten Gräser (meist als „Grasknoten“ bezeichnet), sind bekanntlich für die Aufrichtung der aus ihrer orthotropen Richtung gebrachten Grashalme wichtig, weil sie imstande sind, auf ihrer Unterseite (auf dem Klinostaten auch allseitig) das Wachstum wieder aufzunehmen und so die „knieförmige“ Aufrichtung der Grashalme zu besorgen. Aber ihre primäre Funktion ist das nicht. Die ist zweifellos eine mechanische: die der Aussteifung der Halme gerade an der Stelle, wo infolge des interkalaren Wachstums der Internodien die schwächste Stelle vorhanden ist. Dazu sind sie vortrefflich geeignet durch ihren anatomischen Bau, namentlich die massig entwickelten Collenchymbündel, welche Festigkeit mit einer gewissen Dehnbarkeit vereinigen.

Gleichsam als wollte die Natur uns diese primäre Bedeutung der „Scheidengelenke“ an einem anderen Beispiel vor Augen führen, hat sie denselben Vorgang bei vielen Gräsern an der Basis der Blattspreite — dort, wo diese in die Scheide übergeht, wiederholt. Dort befindet sich das oft übersehene, aber durch seine Färbung, Gestalt und Bau bei vielen Gräsern sehr deutlich hervortretende Spreitengelenk⁴⁴⁾. Es ist in Fig. 18, von *Zea Mais*, abgebildet (G).

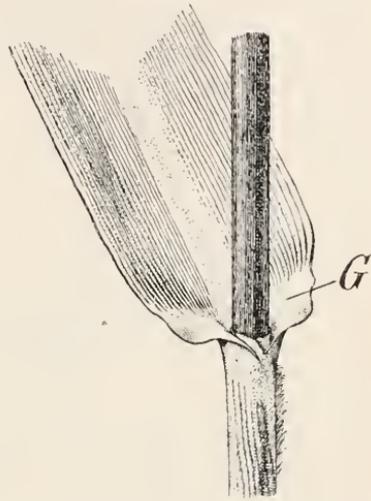


Fig. 18. Basis einer Blattspreite von *Zea Mais*. G das Spreitengelenk ($\frac{2}{3}$ nat. Gr.).

43) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg VII (1887), p. 16 und Pflanzenbiologische Schilderungen I (Marburg 1889), p. 204.

44) Die hier vorgeschlagene Bezeichnung ist der von Jessen gebrauchten „Blattgrund“ vorzuziehen. Die letztere ist unrichtig gebildet, das Spreitengelenk liegt ja nicht am Grunde des ganzen Blattes, sondern nur an dem der Spreite.

Es ist durch seine weißliche Farbe deutlich von der Spreite unterschieden. Bei anderen Gräsern ist es dunkel gefärbt. Die Spreite bildet ursprünglich die Verlängerung der Blattscheide, ist in der Knospenlage also (bei einem orthotropen Spross) aufrecht. Später biegt sich die Spreite von der Scheide ab. Das geschieht hauptsächlich durch die Entwicklung des Spreitengelenkes, welches in der Knospenlage noch äußerst kurz, später interkalar heranwächst und die Abbiegung der Spreite veranlasst, teilweise wohl auch die Entrollung von deren basalem Teile begünstigt.

Dieses Spreitengelenk zeigt wesentlich denselben anatomischen Bau wie das Scheidengelenk⁴⁵⁾. Nur hat das letztere als sekundäre Funktion, die aber keineswegs immer in die Erscheinung tritt — auch die der geotropischen Reaktionsfähigkeit. Diese ist offenbar dadurch begünstigt, dass das Gelenk als der zuletzt fertig gestellte Teil des Blattes (abgesehen von dem davon weit getrennten Spreitengelenk) auch die Wachstumsfähigkeit am längsten beibehält — schließlich erlischt sie auch hier. Es sollte mich nicht wundern, wenn man bei einigen Gräsern auch das Spreitengelenk zur Aufnahme des Wachstums veranlassen könnte, obwohl eine solche biologisch kaum von Bedeutung sein könnte.

Das Spreitengelenk ist also ein Entfaltungsorgan und hat nach der Entfaltung die Blattspreite zu tragen. Dass es dazu besonders geeignet ist, zeigt ein einfacher Versuch. Biegt man z. B. bei *Festuca gigantea* das Blatt so ab, dass der obere Teil der Blattscheide vom Halm absteht, und nun statt des Spreitengelenkes das Gewicht der Blattscheide zu tragen hat, so knickt er leicht unter diesem Gewicht ein: er ist also nicht imstande, es zu tragen. Das führt uns zurück zu der primären Bedeutung anderer Gelenke.

Die Entfaltung der Blätter und Sprosse — also der Übergang von der Knospenlage in den fertigen Zustand — kann (wenn wir von den Blattstielen hier absehen) vor sich gehen

1. durch diffus verteiltes stärkeres Wachstum der Oberseite,
2. durch besondere Entfaltungs(Gelenk)zellen (Gräser, manche Cyperaceen),
3. durch Gelenke. Und zwar
 - a) durch im ausgewachsenen Zustand starre,
 - b) durch im ausgewachsenen Zustand bewegliche Gelenke,
4. durch Schwellgewebe in Gestalt von Polstern, wie sie bei manchen Palmenblättern, den Inflorescenzästen vieler Gräser⁴⁶⁾ u. s. f. auftreten.

45) Vgl. darüber Volkart und Kirchner in: Loew, Kirchner und Schroeter, Lebensgeschichte der Pflanzen Mitteleuropas, Bd. I, 2. Abt. (1908), p. 57.

46) Vgl. Z. Woycicki, Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen, Beih. zum Botan. Centralblatt, Bd. XXVI (1910), Abt. I.

Hier haben wir es nur mit den unter 3. genannten Organen zu tun. Unter einem Gelenk oder Gelenkpolster verstehen wir bekanntlich eigenartig aussehende, meist polsterförmig angeschwollene Teile des Blattstiels⁴⁷⁾, die — wenigstens im primären Zustand — keine mechanischen Gewebe, wohl aber auf Ober- und Unterseite antagonistisch gespannte Parenchymgruppen aufweisen, welche zusammen mit dem passiv gedehnten, meist zentralen Leitbündelkörper, die Straffheit des Gelenkes bedingen. Die starren Gelenke sind durch den Besitz von Collenchym (manche auch von Sklerenchym) ausgezeichnet, sie führen vielfach, so lange sie noch wachstumsfähig sind, geotropische und heliotropische Krümmungen aus (Fig. 19). Dass die Gelenke die Entfaltungsbewegungen der Hauptsache nach durch Wachstum ausführen, ist leicht zu sehen. Indes sind bei *Mimosa pudica* z. B. die Gelenkpolster des Blattstiels schon reizbar, ehe die Entfaltungsbewegung fertig ist, in einem Stadium, in welchem der Blattstiel noch steil aufgerichtet, die Blattspreite noch unentfaltet ist. Es ist also wohl möglich, dass auch Turgorvariationen bei der Entfaltung dieser Blätter eine Rolle spielen. Da die Frage für die hier beabsichtigte Darlegung nicht von Bedeutung ist, wurde sie nicht näher untersucht. Jedenfalls geht aber aus dem Gesagten hervor, dass die Stoßreizbarkeit schon vorhanden ist, ehe sie dem *Mimosa*-Blatte zum Schutze gegen Beschädigungen durch Regen, Hagel u. dgl. irgend von Nutzen sein kann, was für die spätere Erörterung über die Bedeutung der *Mimosa*-Reizbarkeit von Interesse ist.

Dass der Bau der Gelenke im erwachsenen Zustand mit ihrer Funktion zusammenhängt, ist oft genug betont worden. Er ist aber offenbar auch ein für den Entfaltungsvorgang besonders geeigneter: der einzige zentrale Strang wird dem Wachstum des Grundgewebes gleichmäßiger (ohne Verzerrungen) folgen können als eine Anzahl getrennt verlaufender Stränge.

Bei der Entfaltung durch Gelenke wird vielfach die spätere Stellung der Blattfläche nicht sofort erreicht, sondern das Blatt führt hin und her

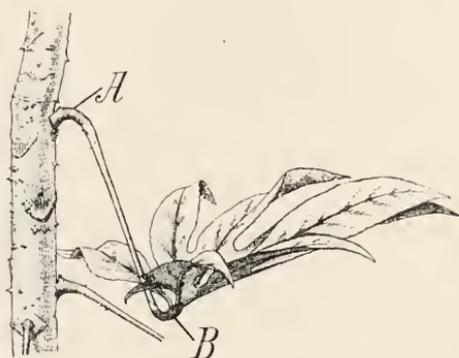


Fig. 19 (stark verkleinert). *Trevesia palmata*. Blattstiel mit zwei Gelenken (A u. B). Man sieht, dass die horizontale Lage der Blattspreite durch die Gelenke, namentlich B zustande kam.

47) Selbstverständlich gibt es auch Fälle, in denen die Gelenke nicht scharf vom Blattstiel unterschieden sind, auch an Sprossachsen können Gelenke sich ausbilden.

gehende Entfaltungsbewegungen aus. Ob diese übereinstimmen mit den später auftretenden „Schlafbewegungen“ wird weiter unten zu erörtern sein. Wie weit diese Bewegungen autonome oder durch äußere Einwirkungen bedingte sind, scheint sehr wenig untersucht zu sein, wie denn die Entfaltungsbewegungen überhaupt wenig die Aufmerksamkeit auf sich gezogen haben. Man hat wohl darauf hingewiesen, dass z. B. die (durch das unten an der Blattspreite befindliche Gelenk erfolgende) Abwärtskrümmung der jungen Blätter, von *Theobroma Cacao* (Fig. 20) — ähnlich verhalten sich manche andere Pflanzen — eine Schutteinrichtung für die jungen Blätter darstelle, die Tätigkeit der Gelenke aber nicht näher untersucht⁴⁸⁾. Es sei hier nur bemerkt, dass es sich bei *Theobroma* nicht etwa um schlaff



Fig. 20. *Theobroma Cacao*. (Stark verkleinert.) Am jungen Trieb die Blätter durch das obere Gelenkpolster aktiv abwärts gekrümmt.

herabhängende Blätter handelt wie bei *Brownea grandiceps*, *Amherstia nobilis* und anderen Holzpflanzen, die ihre Blätter „aus-schütten“, sondern um eine, durch Gelenke bewirkte aktive Krümmung.

Ähnlich verhält sich auch das doppelt gefiederte Blatt von *Poinciana regia* (Fig. 21). Die Fiedern sind ursprünglich an der aufrechten Blattspindel dicht gedrängt und nach oben ge-

richtet. Blattstiel und Blattspindel verlängern sich dann, der obere Teil des Blattes biegt sich nach unten, die Fiedern rücken auseinander und krümmen sich dann scharf nach unten. Jetzt tritt erst Auseinanderrücken, dann die Entfaltung der Fiederblättchen ein (die Ausbreitung der Blattfläche der letzteren erfolgt natürlich durch stärkeres Wachstum der Oberseite), schließlich streckt sich die Blattspindel wieder gerade, die Fiedern krümmen durch ihre Gelenke sich nach oben und nehmen ihre entfaltete Stellung ein.

48) So heisst es z. B. bei Pringsheim, Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin 1912. p. 31. von den Gelenken: „Sie kommen in großer Verbreitung bei den Leguminosen und Oxalideen, aber auch sonst vielfach vor und vermitteln deren Schlaf- und Reizbewegungen.“ Dass die Gelenke vor allem die Entfaltung vermitteln, wird hier ebenso wie in anderen Darstellungen nicht erwähnt.

Ähnliche Bewegungen führen auch die Fiedern von *Robinia Pseudacacia* aus. Sie sind in der Knospenlage zusammengefaltete und liegen einander schief nach vorne gerichtet an, wobei sie durch einen Haarüberzug geschützt sind. Dann werden sie durch Verlängerung der Blattspindel zwischen den einzelnen Fiederpaaren auseinander geschoben. Die einzelne (noch zusammengefaltete) Fieder streckt ihren kurzen Ansatzteil zum Gelenk und dehnt sich so, dass die aufeinanderliegenden Blattränder nach vorne sehen. Dann krümmt sich die Fieder nach unten (durch die Tätigkeit des Gelenkes), entfaltet sich und hebt sich nun in die (bei von oben



Fig. 21. *Poinciana regia*. Gipfel eines Sprosses. Am Blatte links die Fiedern aktiv abwärts gekrümmt.

einfallendem, zerstreutem Licht) annähernd horizontale Stellung. Die Entfaltung erfolgt also durchaus nicht auf dem kürzesten Wege. Vielmehr findet zuerst eine Abwärtsbewegung um fast 180° , dann eine Aufwärtsbewegung um etwa 90° statt, Bewegungen, die durch die Gelenke der Fiederblätter ihnen ermöglicht werden. Die Abwärtsbewegung der *Robinia*-Blattfiedern ist auch dadurch von Interesse, dass sie übereinstimmt mit der nyktinastischen Bewegung. Darauf wird noch zurückzukommen sein. Zunächst sei noch erwähnt, dass die Untersuchung der Entfaltungsvorgänge auch die sonderbare Stellung mancher Blätter im entfalteten Zustand aus ihrer scheinbaren Vereinzelung erlöst.

So ist z. B. eine höchst auffällige Erscheinung die Vertikalstellung der großen Blätter mancher *Anthurium*-Arten, welche mit

aus diesem Grunde auch in unseren Gewächshäusern gezogen werden. So bei *Anthurium Veitchii*, *A. Warocqueanum*, *A. leuconeuron* u. a. (Fig. 22). Bei ersterem erreichen die Blattspreiten eine Länge von über 2 m bei 30 cm Breite, bei *A. Warocqueanum* sind die Blätter (im Münchener botan. Garten) kürzer und breiter als bei *A. Veitchii*.

Es wäre nicht richtig, wenn man derartige Blätter als „Hängeblätter“ bezeichnen wollte⁴⁹⁾. Denn die Blattspreiten hängen keineswegs passiv, durch ihr Gewicht, herunter, sondern wenn man das Blatt aus seiner Lage bringt, stellt es sich (bei Pflanzen, deren Blattstiel ausgewachsen ist) durch die Tätigkeit des hinter der Blattspreite befindlichen Gelenkes wieder in die Vertikalebene ein.



Fig. 22. *Anthurium Veitchii* (im botan. Garten München, stark verkleinert).

Eine Vergleichung mit anderen Aroideen ergibt nun, dass diese (z. B. *Anthurium Lindenianum*, *A. regale*, *Monstera deliciosa*, *Philodendron*-Arten) die Vertikalstellung der Blattspreiten als vorübergehende Lage bei der Entfaltung aufweisen, ähnlich wie dies bei den erwähnten Dikotylen der Fall ist. Wir können also sagen: *Anthurium Veitchii* behält eine Lage der Blattspreite dauernd bei, die bei verwandten Formen nur vorübergehend bei der Blattentfaltung sich einstellt.

Da es mir von Wert schien, das Verhalten der Keimpflanzen zu prüfen, so zog ich solche von *Anth. Veitchii* (Fig. 23). Die Primärblätter zeigen die Vertikalstellung noch nicht, diese trat erst an späteren ein⁵⁰⁾. Auch das weist darauf hin, dass das Verhalten dieser Pflanzen mit vertikal gestellten Blättern ein abgeleitetes ist, und zwar ein, wie wir sahen, in seinem Zustandekommen noch deutlich verfolgbares.

49) Wie dies Hausgirt (Phyllobiologie p. 115) tut. In seinem „*Mangifera*-Typus der Hängeblätter“ sind nicht zusammengehörige Dinge vereinigt. So die (allein den Namen Hängeblätter verdienenden) jungen Blätter von *Amherstia* und *Brownea* mit aktiv gekrümmten Blättern u. s. w.

50) Legt man die Pflanzen um, so gewinnt die Blattspreite ihre Vertikalstellung durch Lagenveränderungen des Blattstiels wieder, wenn dieser noch wachstumsfähig ist.

Die biologische Bedeutung der sonderbaren Blattspreitenstellung dieser *Anthurium*-Arten würde sich nur dann erörtern lassen, wenn man die Lebensverhältnisse der Pflanze in ihrer Heimat genauer kennen würde.

In der Literatur war über die Standorte der Pflanze nichts zu ermitteln, nicht einmal, ob sie epiphytisch oder terrestrisch wächst. Wenn wir hören, die Pflanze stamme aus den Urwäldern am Ufer des Rio Murri in Kolumbien, so ist daraus nichts weiteres zu entnehmen.

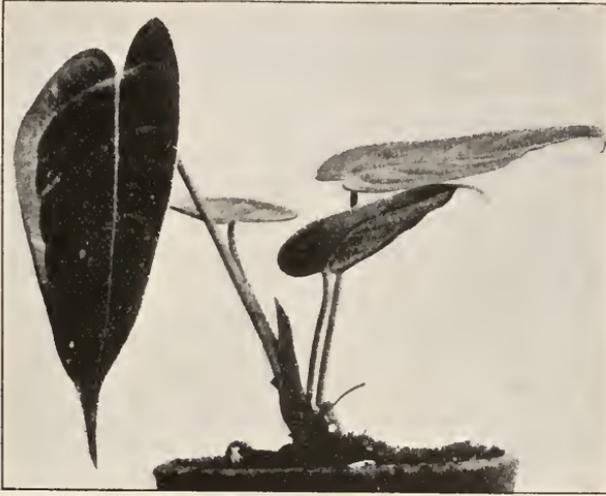


Fig. 23. Keimpflanze von *Anth. Veitchii*. (Schwächer verkleinert als Fig. 22.)
Die Spreiten der ersten Blätter stehen nicht vertikal.

Die Versuche, die „biologische Bedeutung“ der eigentümlichen Blattlage zu ermitteln, sind deshalb über Vermutungen nicht hinausgekommen.

Johow⁵¹⁾ fasst die Vertikalstellung der Blattspreiten einiger anderer Aroideen als Anpassung gegen die Schädigung durch hohe Lichtintensitäten auf.

Stahl⁵²⁾ sagt: „Man wird also wohl nicht irre gehen, wenn man die Hängelage mit der gewaltigen Entwicklung der ungeteilten Blattspreite in Zusammenhang bringt, denn je größer eine einfache Blattspreite, um so größer die Gefahr der Beschädigung durch Wind und Regen . . .“

Man könnte dem auch anfügen, dass eine vertikal gestellte Blattspreite in einem sehr regenreichen Klima rascher trocken ge-

51) Johow, Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen (Jahrb. f. wiss. Bot. XV, 1884).

52) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XI (1893), p. 150.

legt werden wird als eine (annähernd) horizontal gestellte. Die Tatsache, dass die Blätter von *A. Veitchii* „Träufelspitzen“, die von *A. Waroocquanum* eine „Sammt“-Epidermis besitzen — wie sie sonst bei Pflanzen regenreicher Standorte nicht selten ist — könnte man ebenfalls dafür geltend machen — ohne einen, der an der Richtigkeit dieser Deutung zweifelt, überzeugen zu können.

Hier sei nur noch hervorgehoben, dass, wenn man ein Blatt von *A. Veitchii* (ohne Stiel und Gelenk, also nur die Blattspreite selbst, an der Basis gefasst) horizontal hält, der Endteil des Blattes nach unten sinkt. Die an sich ziemlich derbe Nervatur ist also nicht imstande, das Gewicht des Blattes zu tragen. Auch ist der Blattstiel dünner als bei anderen großblättrigen Aroideen mit nicht vertikal gestellten Blättern (z. B. dem riesigen *Xanthosoma robustum*). Man kann daraus aber nicht die Annahme ableiten, dass die Vertikalstellung aus mechanischen Gründen besonders geeignet sei. Denn sie erfolgt bei den Keimpflanzen schon zu einer Zeit, wo die Blattspreiten noch klein sind und ihr Gewicht gut tragen können. Vielmehr ermöglicht nur die Vertikalstellung die mächtige Entwicklung der Blattspreiten ohne entsprechende Verstärkung der Blatttrippen. Die mächtige Entwicklung der Blattspreiten aber wird bei der für die Assimilation an sich nicht günstigen Stellung der Blattfläche von Bedeutung sein.

Das und die oben mitgeteilte Tatsache, dass die Vertikalstellung dieser Aroideenblätter eine „stehengebliebene Entfaltungsbewegung“ ist, ist das einzige, was wir bis jetzt über diese merkwürdige Erscheinung näheres wissen. Alles andere sind Vermutungen, welche vielleicht zutreffen, vielleicht auch nicht.

Johow (a. a. O., p. 11 d. S. A.) führt als besonders auffallendes Beispiel noch *Dalechampia* an, gibt aber leider über deren Standortsverhältnisse nichts an. In den Gewächshäusern haben entfaltete Blätter von *Dalechampia Roexliana* nicht die Vertikalstellung, sondern verhalten sich wie andere, euphotometrische Blätter.

Dagegen verhielt sich eine Umbellifere, *Hydrocotyle bonariensis*, im Münchener Garten (im Freien) wie *Anth. Veitchii*: Die Blattspreiten behalten die Vertikalstellung der Entfaltung bei und nahmen sie auch bei künstlich herbeigeführten Lageveränderungen wieder an.

In der älteren Literatur⁵³⁾ wird mehrfach darauf hingewiesen, dass die Lage, welche Blätter und Blättchen in der Schlafstellung einnehmen, übereinstimme mit der in der Knospelage.

53) Z. B. Meyen, Pflanzenphysiologie III, p. 477: „Hat man die Pflanze bei Tage genau angesehen, so wird man des Nachts bemerken, dass die jüngsten Blätter fast zum Knospenzustand zurückkehren, während die älteren oft nicht mehr die mindeste Veränderung zeigen.“

Das trifft tatsächlich vielfach⁵⁴⁾, aber durchaus nicht allgemein zu. Es ist auch kein Grund einzusehen, weshalb die durch Turgorvariation herbeigeführte Schlafstellung zurückgehen sollte in die Knospenlage, aus der sich das Blatt durch Wachstumsverschiedenheiten entfernt hat. So ist denn auch die Knospenlage bei *Phyllanthus Urinaria* dieselbe wie bei *Ph. lathyroides*, die Schlafbewegung aber bei beiden verschieden.

Es ist bei der antagonistischen Spannung der beiden Gelenkseiten gegeneinander offenbar Sache des Zufalls, ob die Oberseite oder die Unterseite bei der Einnahme der nyktinastischen Stellung die sich stärker verlängernde ist — an sich genügt es ja für die normale Tagesstellung, dass zwei antagonistisch sich verhaltende Seiten vorhanden sind, welche natürlich durchaus nicht genau mit Ober- und Unterseite zusammenfallen und auch nicht geradlinig zu verlaufen brauchen. Meist ist die sich verlängernde Seite des Gelenkpolsters bei den Blättchen wohl die Unterseite.

Darwin war der Meinung, dass es bei der Schlafbewegung vor allem auf den Schutz der oberen Blattfläche vor Strahlung ankomme und schloss dies namentlich aus der „wunderbaren“ Drehung, welche die nyktinastisch sich abwärts bewegenden Blättchen bei *Cassia* (und *Phyllanthus lathyroides*) ausführen. Man müsste dann freilich annehmen, dass diese Drehung sozusagen eine Korrektur der Abwärtsbewegung darstelle. Denn viel einfacher wird ja der „Schutz“ der Oberseite durch Aufwärtsbewegung erreicht, wie *Ph. Urinaria* zeigt. Die Stahl'sche Auffassung dagegen, welche die nächtliche Transpiration in den Vordergrund stellt, braucht eine besondere Schutzbedürftigkeit der Oberseite nicht anzunehmen.

Bei *Oxalis Acetosella* u. a. soll nach Darwin die Schlafbewegung (bei der die Blättchen ihre Oberseite nach außen kehren, während die Unterseiten durch Annäherung aneinander „geschützt“ sind⁵⁴⁾) dadurch bedingt sein, dass die Faltung der Blättchen nach oben ihnen ermögliche, nachts abwärts zu sinken. Man überzeugt sich aber leicht, dass eine Abwärtsbewegung um fast 90° auch ohne Faltung der Blätter möglich ist. Diese gestattet nur eine größere Annäherung der Blätter aneinander, sie entspricht der Knospenlage der Blätter. Ursprünglich, in der Knospenlage, sind nämlich die drei Blättchen der Länge nach eingefaltet, liegen dicht aneinander und sind durch eine Krümmung des Blattstiels vertikal nach ab-

54) Namentlich dürfte es zutreffen für die meisten der Fälle, in denen die nyktinastischen Bewegungen durch Wachstumsdifferenzen ausgeführt werden. Bei *Impatiens*, *Stellaria media* u. a. handelt es sich dabei offenbar nur um paratonische Entfaltungssoszillationen. Im allgemeinen aber lässt sich nur sagen, dass zwar die Art und Weise der Ausführung der nyktinastischen Bewegungen übereinstimmt mit der der Entfaltungsbewegungen, dass aber beide bei ein und derselben Pflanze nicht gleichartig zu sein brauchen.

wärts gerichtet. Der Blattstiel richtet sich dann auf, die Blättchen-gelenke treten in Tätigkeit, entfernen die Blättchen voneinander und heben sie in Horizontalstellung. Durch Epinastie der Blattflächen breiten sie sich aus, lange ehe sie ihre schließliche Größe erreicht haben — wie das ja bei einer normal an schattigen luftfeuchten Standorten wachsenden Pflanze ohne Schädigung möglich ist. Dann aber tritt eine — indes nicht vollständige — Senkung von kurzer Dauer ein, die dann von einer Hebung abgelöst wird⁵⁵). Es sind die Entfaltungsbewegungen also auch hier nicht so einfache, wie man zunächst annehmen könnte.

Wie oben erwähnt, sind auch die Blätter von *Mimosa* für Stoßreizbar, ehe sich die Blättchen entfaltet haben, ehe also ein Schutz gegen Hagel, Regen u. s. w. in Betracht kommen kann, genau so wie die Kotyledonen auch solcher Pflanzen Schlaf- und andere Bewegungen ausführen, bei denen ein Nutzen dieser Bewegungen nicht einzusehen ist, jedenfalls fehlt bis jetzt der Nachweis, dass entweder die Transpirationssteigerung dieser kleinen Blätter, oder der Schutz, den sie der ohnedies kleinen Stammknospe bei der Aufwärtsbewegung gewähren können, für die Keimpflanzen von Bedeutung ist. Darwin schloss aus der Verschiedenheit im nyktinastischen Verhalten von Kotyledonen und Blättern derselben Pflanze, und an Pflanzen derselben Gattung, und aus der weiten Verbreitung der nyktinastischen Bewegungen bei den Kotyledonen dikotyler Pflanzen, dass diese Bewegungen „for some special purpose“ erworben seien (a. a. O. p. 315), und zwar einerseits zum Schutz der Oberseite, andererseits zu dem der Knospe gegen nächtliche Wärmestrahlung. Da, wie erwähnt, dafür kein experimenteller Beweis vorliegt, handelt es sich derzeit nur um eine Vermutung, der man die gegenüberstellen kann, dass der Schlaf der Kotyledonen meist ohne Bedeutung sei, eine paratonische Wiederholung der Öffnungsbewegung bei der Entfaltung, aus deren weiter Verbreitung man keinen Schluss auf ihre Nützlichkeit ableiten kann, obwohl eine solche unter bestimmten Umständen eintreten kann.

Als eine durch die Schlafbewegungen bedingte Schutzeinrichtung betrachtete A. P. Decandolle⁵⁶) auch die eigentümliche Lage der Blütenstände von *Impatiens noli tangere*.

Sie ist auch eine recht merkwürdige. Betrachtet man junge Inflorescenzen (mit gut entwickelten Blütenknospen), so sieht man sie nicht oberhalb des Blattes, wo sie ihrem Ursprung nach

55) Die jungen, noch hellgrünen Blätter schlossen sich in meinen Kulturen bei Verfinsterung stets früher als die älteren, dunkler grünen.

56) Physiologie végétale p. 855 sagt er von den Blättern, die nachts sich abwärts bewegen: „lesquelles en se déjétant recouvrent et protègent les fleurs qui naissent de l'aisselle située au dessous d'elles.“ Letzteres ist wohl ein lapsus calami, denn es handelt sich um die über den Blättern entspringenden Inflorescenzen.

eigentlich stehen sollten, sondern unterhalb, in der Nähe der Mittelrippe der Unterseite dem Blatte anliegend. Das Blatt deckt also die junge Inflorescenz ganz zu. Das hat dazu geführt, in dieser sonderbaren Lage eine Schutzeinrichtung zu sehen. Aber gegen was sollen die jungen Blütenstände eigentlich geschützt sein? Weder Regen noch Austrocknung kann den vom Kelch fest umschlossenen Blütenknospen an den Standorten der Pflanze etwas anhaben. Man kann sich auch leicht davon überzeugen, dass die Bedeutung der abnormen Lage eine ganz andere ist. Man braucht nur einen Blütenstand, der eine der wundervollen großen gelben, zierlich an schwankem Stiele hängenden Blüten entfaltet hat, auf die Blattoberseite zu bringen, um zu sehen, dass dort die Blüten an dem kurzen, dünnen Inflorescenzstiele gar keinen Platz zur richtigen Entfaltung haben würden. Diesen können sie nur dadurch gewinnen, dass sie unter das Blatt gelangen⁵⁷⁾. Das geschieht schon sehr früh.

Die Blätter von *I. noli tangere* entfalten sich, lange ehe sie ausgewachsen sind. Die jungen Blütenstände bewegen sich nach unten (während das junge Deckblatt noch aufrecht steht) und seitwärts. Ob dabei etwa negativer Heliotropismus in Betracht kommt, bleibe dahingestellt. Das Blatt wächst nun, indem es sich vom Spross abbiegt über den Blütenstand her, der sich wieder etwas aufrichtet und eine Zeitlang der Blattunterseite anliegt. Dann senkt er sich wieder und die Blüten schweben nun, wenn sie sich entfalten, frei in der Luft, ohne durch das Deckblatt daran gehindert zu sein. Bei Pflanzen, die nur kleistogam blühen, unterbleibt manchmal die Drehung der Inflorescenzen.

Bei den *Impatiens*-Arten, welche ihre jungen Inflorescenzen nicht unter die Blätter verstecken, ist die Inflorescenzachse viel länger und kräftiger als bei *I. noli tangere*. Sie hebt die Blüten dann weit über die Stützblätter hinaus und die Blüten sind durch diese nicht in ihrer Zurschaustellung gehemmt. Wir sehen also, dass die primäre Bedeutung der Bewegungen der *Noli tangere*-Inflorescenzen die ist, trotz der Kürze und dem verhältnismäßig schwachen Baue der Inflorescenzachsen doch die Entfaltung der Blüten zu ermöglichen, dass aber ein „Schutz“ der Inflorescenzen, wenn überhaupt, so nur in zweiter Linie in Betracht kommt⁵⁸⁾. Mit den Schlafbewegungen aber hat — entgegen der Ansicht Decandolle's — die Stellung der Inflorescenzen nichts zu tun. Sie ist eine eigenartige Entfaltungsbewegung.

57) Ähnlich wie z. B. die Blütenstände der epiphytischen Stanhopeen durch Herabbiegen ihre großen Blüten viel sichtbarer machen als wenn sie aufrecht wären.

58) Kerner (Kerner's Pflanzenleben, 3. Aufl., II, p. 284, 285) fasst als schutzbedürftig gegen Regen den Blütenstaub auf. Es fehlt aber der Nachweis, dass der Pollen von *I. noli tangere* mehr eines solchen Schutzes bedarf als der anderer *Impatiens*-Arten.

Kehren wir zur Besprechung der Blattentfaltung zurück, so sei daran erinnert, dass bei den Entfaltungsbewegungen ein Zusammenwirken des Wachstums von Blattstiel, Blattspindel und der Gelenke, sowie der Epinastie der Blattspreite stattfindet, welche die Entfaltung bewirkt; die Lagenänderung der Fiedern und der Fiederblättchen beruht ausschließlich auf Gelenkwirkung.

Diese tritt sehr deutlich bei *Mimosa* hervor.

Bei *Mimosa pudica* sind die Fiedern ursprünglich dicht zusammengepackt und nach der Oberseite des Blattstiels hin gebogen. Dieser streckt sich, die Fiedern richten sich auf und treten durch das Wachstum ihrer Gelenke nunmehr so auseinander, dass die beiden hinteren Fiedern (h_1 h_2 Fig. 28) mit dem Blattstiel nach hinten einen Winkel von etwa $90^{\circ 59}$, die beiden oberen einen von etwa 135° machen. Die hinteren Fiedern werden also viel stärker von der Mittellinie des Blattes abgebogen als die mittleren. Es ist klar, dass dadurch eine gegenseitige Deckung und Beschattung der Fiedern vermieden wird. Diese stehen dicht aufeinander, weil die Blattspindel zwischen den Fiedern h und r nicht gestreckt ist. Wäre das der Fall, so würden die Fiedern die in Fig. 28 B eingezeichnete Stellung haben. Nun aber weichen die hinteren Fiedern sozusagen den vorderen aus, was durch die Gelenkpolster erfolgt. Man kann auch deutlich sehen, dass die Gelenkpolster der Fiedern h_1 und h_2 auf der r_1 und r_2 zugekehrten Seite in der normalen Tagesstellung konvex vorgewölbt sind. Die Gelenkpolster der Außenfiedern h verhalten sich also anders als die der Innenfiedern r .

Es fragt sich, worauf das beruht, ob es durch die Lage der Fiedern ein für allemal bedingt ist, oder ob die Anordnung abgeändert werden kann. Das würde dann möglich sein, wenn eine gegenseitige Beeinflussung der Fiedern stattfindet, eine Beeinflussung, welche aufgehoben werden könnte durch Entfernung einzelner Fiedern.

Um diese Frage zu prüfen, wurde sowohl bei einfach als bei doppelt (und dreifach) gefiederten Blättern (deren einzelne Blättchen oder Fiedern mit Gelenken versehen sind) eine Anzahl von Versuchen ausgeführt, welche die angeführte Vermutung durchaus bestätigten.

Einige davon seien angeführt.

A. Einfach gefiederte Blätter.

1. *Robinia Pseudacacia*, *R. viscosa*.

Die Blätter sind unpaarig gefiedert, die Endfieder fällt also in die Verlängerung der Längsachse, die Seitenfiedern machen mit

59) Die Stellung der Fiedern ist nicht bei allen Blättern gleich. In dem Schema Fig. 28 A ist der Winkel $< R$.

ihr einen Winkel, der annähernd 90° beträgt. An jungen Blättern wurde die Endfieder und eine Seitenfieder darunter entfernt (Fig. 24 II). Die stehengebliebene Seitenfieder stellte sich, wie Fig. 24 I zeigt, in den meisten Fällen annähernd in die Längslinie. An der Blattspindel bei *N* ist die (doppelte) Narbe, die durch Entfernung der Endfieder und der einen Seitenfieder entstand.

Nicht alle Blätter antworteten in gleicher Weise auf die Entfernung. Bei manchen wurde die Aufrichtung der einen Seitenfieder in die Terminalstellung weniger vollständig erreicht als in anderen. Es war aber in allen Fällen eine deutliche Änderung in der Lage der künstlich zur Endfieder gemachten Seitenfieder erkennbar. Neben der verschiedenen Beschaffenheit der einzelnen Blätter wird auch die Entwicklungsstufe, welche das Blatt zur Zeit des Eingriffes erreicht hat, von Bedeutung sein.

Dass die Lagenänderung durch das Gelenkpolster ausgeführt wird, ist klar — wie, ist für unsere Fragestellung nicht von Belang.

2. *Cassia glauca*.

Das Blatt ist bei dieser Pflanze nicht wie bei *Robinia* unpaarig, sondern paarig gefiedert (Fig. 25 II). Die Blattspitze, welche die Gestalt eines kleinen, hinten liegenden braunen Spitzchens hat, ist nicht sichtbar. Bei Entfernung einer der beiden Endfiedern nahm die andere Terminalstellung an (Fig. 25 I).

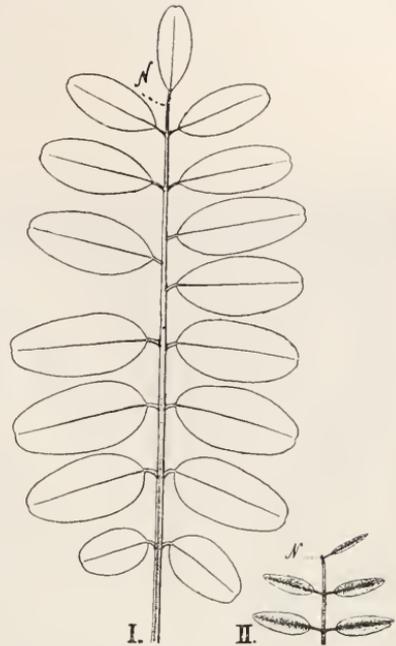


Fig. 24. *Robinia Pseudacia* (auf $\frac{1}{2}$ verkl.). I Blatt, bei dem eine Seitenfieder die Stellung der Endfieder angenommen hat. *N* Stelle, an der die wirkliche Endfieder und eine Seitenfieder entfernt worden war, so wie es Fig. II zeigt. Die Änderung der Stellung der Fieder erfolgte spät, erst als das Blatt fast ausgewachsen war.

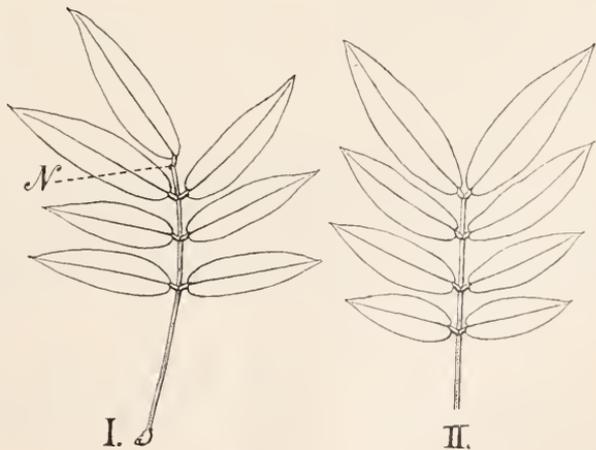


Fig. 25.

Das Blatt wurde aus einem paarig zu einem unpaarig gefiederten. In dem in Fig. 25 I abgebildeten Falle war sogar eine Überkrümmung dieser Fieder nach der Seite der entfernten hin eingetreten.

B. Pflanzen mit doppelt und dreifach gefiederten Blättern.

3. Die Blätter von *Leucaena glauca* enden in zwei Fiedern, welche mit der Blattspindel nach unten einen Winkel von etwa



Fig. 26. *Leucaena glauca*. Oberer Teil eines unverletzten Blattes (auf $\frac{1}{3}$ verkl.).



Fig. 27. Oberer Teil eines Blattes, dessen rechte Endfieder entfernt war (auf $\frac{1}{3}$ verkl.).

130° machen (Fig. 26). Wurde eine der Fiedern entfernt (Fig. 27), so stellte sich die andere ziemlich genau in die Verlängerung der Blattspindel, führte also eine Drehung um etwa 50° aus.

4. *Mimosa Spegazzinii*.

Das Blatt besitzt zwei Fiedern, die von der Blattspindel (nach hinten) um etwa 120° absteigen. Die Entfernung einer Fieder führte eine deutliche Aufrichtung der anderen herbei, wenn auch eine Stellung genau in die Verlängerung der Blattspindel nicht eintrat.

5. *Mimosa pudica*.

Die Anordnungsverhältnisse sind oben erwähnt.

Entfernt wurden an unentfalteten Blättern

a) drei Fiedern, so dass nur eine hinten seitliche (h_1 oder h_2 Fig. 28) übrig blieb.

Auch hier reagierten die einzelnen Blätter verschieden. Im günstigsten Falle stellte sich die allein übrig gebliebene Basalfieder fast in die Verlängerung des Blattstiels. In anderen war der Ausschlag nicht so erheblich, aber doch eine Annäherung an die erwähnte Stellung deutlich wahrnehmbar.

b) Die beiden mittleren (v) Fiedern.

Dann nahm das Blatt ganz oder annähernd die Gestalt an, welche die Primärblätter haben, bei denen nur zwei, nach vorne gerichtete Fiedern vorhanden sind, deren Lage sich erheblich von der sonst von den Basalfiedern eingenommenen unterscheidet.

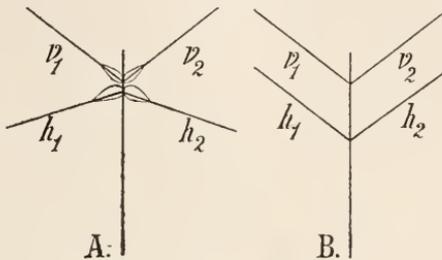


Fig. 28. A Schema der Fiederstellung bei *Mimosa pudica*. B Schema für die Fiederstellung bei einem gewöhnlichen doppelt gefiederten Blatte.

c) Zwei Fiedern auf einer Seite entfernt.

Auch hier stimmte das Ergebnis nicht bei allen Blättern überein. Es fanden sich solche, bei denen die obere der beiden Fiedern fast in die Lage der ihr ursprünglich benachbarten, entfernten gerückt war, während die Basalfieder gleichfalls in derselben Richtung (gegen die Blattspindel hin) verschoben war. In diesem Falle sah das Blatt also beinahe wie das unter b) beschriebene aus. Doch war die obere Fieder länger als die untere, wie das ja auch beim normalen Blatte der Fall ist.

Bei anderen war die obere Fieder nur bis in die Verlängerung des Blattstiels gerückt.

Die Reaktion war also bei *Mimosa pudica* zwar nicht immer eine so auffällige wie bei anderen operierten Pflanzen, trat aber doch deutlich hervor; im ganzen ist die Pflanze anderen gegenüber für solche Versuche nicht besonders günstig. Bei *Amicia Zygomeris* wurde kein deutlicher Ausschlag nach Entfernung einer Blattfieder erzielt, vielleicht weil vermöge der eigentümlichen Knospelage der Blätter die Entfernung eines Fiederblättchens erst in verhältnismäßig späterem Altersstadium möglich ist.

Davon abgesehen ergaben die erwähnten Versuche, dass die Lage der Fiederblättchen oder Fiedern eines zusammengesetzten Blattes sich beeinflussen lässt — teilweise in sehr auffallendem Maße.

Wenn man sich über die dabei ausschlaggebenden Verhältnisse Rechenschaft zu geben versucht, so könnten zunächst folgende in Betracht kommen.

1. Es könnte sich handeln um die Folgen der Verwundung, welche durch die Entfernung einzelner Blatteile eingetreten ist.

Diese Annahme wird durch folgende Beobachtungen widerlegt. Man sieht denselben Vorgang gelegentlich auch ohne Verwundung eintreten. Bei verschiedenen Pflanzen mit paarig gefiederten Blättern wurde beobachtet, daß wenn eine der Endfiedern zufällig verkümmert war, die andere sich in derselben Weise aufrichtete, wie es durch Entfernung einer Fieder künstlich herbeigeführt wurde. So bei *Swietenia latifolia*. Hier blieb an dem paarig gefiederten Blatte zufällig eine Fieder ganz zurück und verwuchs mit der anderen, die sich terminal stellte. Auch bei den Phyllokladien von *Ph. Urinaria* läßt sich deutlich beobachten, dass das letzte Blättchen sich annähernd in die Richtung der Phyllokladienachse stellt, so daß das Phyllokladium wie ein unpaarig gefiedertes Blatt aussieht.

Gleditschia triacanthos zeigt normal „paarig“ gefiederte (meist doppelt gefiederte) Blätter. Es kommt aber nicht selten vor, dass eine der Endfiedern schwächer als die andere oder gar nicht entwickelt ist, dann stellt sich die erstere fast in die Verlängerung der Blattspindel.

2. Die Aufrichtung erfolgt, weil ein mechanisches Hindernis entfernt wird, das sonst die Aufrichtung verhindert. Dass auch diese Annahme nicht zutrifft, lässt sich leicht zeigen. Auch ist z. B. bei *Cassia glauca* das verkümmerte Ende des Blattes so klein, dass es unmöglich die Bewegung der kräftigen Gelenke hindern könnte.

3. Vielmehr handelt es sich zweifellos um eine Korrelation. Wodurch aber wird diese bedingt?

Es wäre kaum etwas gewonnen, wenn man etwa erinnern wollte an „Rektipetalität“, noch weniger, wenn man die Noll'sche Morphästhesie herbeizöge. Denn das sind schließlich nur Worte, die Komplexe uns bis jetzt kausal unverständlicher Erscheinungen bezeichnen.

Da es sich bei den Gelenkbewegungen um Vorgänge handelt, die durchaus mit der Wasserkapazität der Zellen des Gelenkpolsters zusammenhängen, so wurde als Arbeitsvermutung angenommen, die Lagenveränderung entstehe dadurch, dass durch die Entfernung bestimmter Blatteile das jetzt am Ende der Blattspindel befindliche Fiederblättchen (oder die Fieder) in andere Beziehung zu den Wasserleitungsbahnen der Blattspindel komme. Diese werden nicht mehr zweiseitig sondern einseitig beansprucht und können nun so einwirken, wie man es sich mit einem (an sich gewiss unzutreffenden) Bild vorstellen kann: ein an einem Ende abgebogener Gummischlauch richtet sich gerade, wenn Wasser durch ihn unter Druck fließt.

Es wurde deshalb versucht, ob eine Transpirationsverhinderung etwa ähnliche Einwirkung ausüben könne wie eine Entfernung.

Zu diesem Zwecke wurde an jungen Blättern von *Cassia glauca* die eine der beiden Terminalfiedern beiderseits mit Kakaobutter bestrichen. Das Ergebnis war namentlich in einem Falle ein sehr deutliches: Die bestrichene Fieder war im Wachstum gegenüber der anderen um mehr als die Hälfte zurückgeblieben und die nicht behandelte Fieder hatte sich nicht nur in die Verlängerung der Blattspindel gestellt, sondern sogar nach der bestrichenen hin etwas übergekrümmt, wie das auch bei Entfernung einer Fieder eintreten kann (Fig. 25 I).

Damit ist zwar nicht bewiesen, dass die Transpirationsverhinderung der einen Fieder die Lagenveränderung der anderen bedingt, denn das Bestreichen mit Kakaobutter hemmt zweifellos auch andere Vorgänge außer der Transpiration. Aber der Versuch zeigt jedenfalls, dass eine Entfernung der Fieder nicht notwendig ist, vielmehr schon eine Funktionsstörung genügt und wenn er auch die oben gemachte Annahme nicht beweisen kann, so spricht er auch nicht gegen sie. Selbst wenn sie zutreffen sollte, wäre das Abbiegen der hinteren Fieder im unverletzten Blatte noch nicht damit erklärt. Doch wäre auch hier eine Förderung der nach der Blattspitze hin gelegenen Gelenkpolster der Fiedern r_1 und r_2 bezüglich ihrer Wasserentnahme auf Grund der oben angeführten Vermutung verständlich. Die Frage soll weiter verfolgt werden. Hier sei nur auf eine allgemeinere Beziehung noch hingewiesen.

Eine biologische Bedeutung ist für die durch Entfernung von Blatteilen bedingten Erscheinungen nicht ersichtlich, während eine solche ja ohne weiteres klar ist, wenn z. B. ein Seitenast einer Fichte sich nach Verlust des Gipfels aufrichtet und an dessen Stelle tritt. Hier nimmt man gewöhnlich eine Änderung in dem geotropischen Verhalten der Seitensprosse an. Wenn eine Seitenfieder von *Cassia* (scheinbar) zur Endfieder wird, kann dies mit einer Änderung der geotropischen Stimmung (transversal — in negativ-geotropisch) nicht zusammenhängen. Es wurde versucht eine „innere“ Ursache dafür verantwortlich zu machen. Selbstverständlich kann man diese Vermutung als zu „einfach“ und einer „tieferen Analyse“ entbehrend bezeichnen. Man wird auch immer recht haben mit einer solchen Kritik, weil tatsächlich alle unsere Zurechtlegungsversuche auf Grund einer unvollkommenen Kenntnis der Lebensvorgänge unternommen sind. Aber jede Hypothese ist nützlich, die zu neuen Versuchen Veranlassung gibt, und wir haben Beispiele dafür, dass „tiefere“ Analysen eine lähmende Wirkung ausgeübt haben, während andere heuristische Hypothesen schon dadurch, dass sie zum Widerspruch herausfordern, zur weiteren Untersuchung reizten.

Um Entfaltungsvorrichtungen handelt es sich auch in anderen Fällen, so bei reizbaren Organen in Blüten.

Allgemein bekannt sind die reizbaren Staubblätter der *Berberis*-Blüten. Die Filamente spreizen vom Fruchtknoten ab und schnellen, wenn sie (z. B. durch ein Insekt) berührt werden, auf diesen zu.

Ursprünglich, in der Knospelage, liegen die Filamente der Länge nach dem Fruchtknoten an; diese Lage, welche in der entfalteten Blüte für die Pollenentleerung bzw. die Fremdbestäubung natürlich sehr ungünstig wäre, entspricht aber den Raumverhältnissen innerhalb der Blütenknospen. Die Filamente entfernen sich vom Fruchtknoten nicht wie die Staubblätter in anderen Blüten einfach durch stärkeres Wachstum (Epinastie) der Filamentoberseite, sondern durch die Ausdehnung des auf der Oberseite gelegenen Schwellgewebes⁶⁰⁾.

Wenn also Haberlandt⁶¹⁾ meint, im Hinblick auf die Lage der Nektarien und des sich ansammelnden Honigs erscheine es begreiflich, dass sich die Reizbarkeit auf die Oberseite des Filaments beschränke, so möchte ich vielmehr sagen: wenn die Entfaltung durch ein Schwellgewebe erfolgt (welches nebenbei auch reizbar ist), so kann dies nach den Raum- und Entfaltungsverhältnissen innerhalb der *Berberis*-Blüte nur auf der Oberseite liegen.

Denkbar ist natürlich auch, dass in einer anderen Blüte zunächst die Blütenhüllblätter sich entfalten und die Staubblätter längere Zeit aufrecht oder nahezu aufrecht den Fruchtknoten einschließen. Dann kann eine Auswärtsbewegung (abgesehen von der gewöhnlichen, epinastisch bedingten) auch durch Verkürzung einer Filamentzone auf der Unterseite erfolgen. Ich möchte vermuten, dass so die Entfaltung der *Cistus*-Staubblätter, welche reizbar sind, erfolgt.

Knoll⁶²⁾ hat diese bei *C. salvifolius* verfolgt. Die Staubblätter stehen in der entfalteten Blüte anfangs aufrecht, dann richten sie sich nach außen, so dass sie den Kronblättern mehr oder minder flach aufliegen. Er meint: „Jedenfalls geschieht dies durch epinastisches Wachstum der Staubblattbasen.“ Das ist möglich. Aber da die Staubblätter dieselbe Bewegung, welche bei der Entfaltung spontan erfolgt, auch infolge mechanischer Reizung (wenn sie nach oben gebogen werden) ausführen, die Reizbewegung aber doch wohl sicher durch eine Verkürzung der Außenseite zustande kommt, so scheint es mir, im Zusammenhange mit den hier dargelegten Erscheinungen viel wahrscheinlicher, dass auch bei *Cistus* die Reizbewegung nur durch den Entfaltungsmechanismus bedingt ist. Mit anderen Worten, auch

60) Über dessen Bau vgl. H. O. Juel, Einige Beobachtungen an reizbaren Staubfäden in „Botaniska Studier, tillägnade R. F. Kjellman“, Upsala 1906.

61) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901, p. 20.

62) F. Knoll, Zur Ökologie und Reizphysiologie des *Andröceums* von *Cistus salvifolius*, Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. LIV (1914), p. 498 f.

dieser besteht — nach meiner Vermutung — in einer Verkürzung der Außenseite. Bei *Berberis* wäre also sozusagen ein positives, bei *Cistus salviifolius* ein negatives Entfaltungs-Schwellgewebe vorhanden.

Da man die Entfaltungsvorgänge nicht beachtete, hat man in diesen Blüten die Reizbarkeit teleologisch zu erklären versucht.

Die bekannte Deutung, dass die Reizbewegungen von *Berberis* „offenbar darauf berechnet sind, durch Insekten, welche die Blüten des Honigs wegen besuchen, ausgelöst zu werden, bei welcher Gelegenheit je nach den übrigen Einrichtungen der Blüte der Blütenstaub aus den Antheren an dem Insektenkörper hängen bleibt“⁶³), halte ich für unerwiesen. Die Pollenübertragung würde ohne die Reizbarkeit — wie in tausenden von anderen Blüten — ebensogut verfolgen. Bekanntlich öffnen sich die *Berberis*-Antheren mit Klappen. Diese nehmen — ebenso wie z. B. bei den Laurineen — den klebrigen Pollen mit empör. Ein Insekt, welches die stark duftenden und mit Nektarien versehenen Blüten besucht, würde auch ohne Reizbarkeit der Filamente sich mit Pollen behaften. Des alten Sprengel Deutung, dass die Insekten eine Selbstbestäubung auslösen, war, wenn sie auch nicht haltbar ist, doch vom Standpunkt streng teleologischer Deutung aus folgerichtiger. So hatte der Mechanismus einen Sinn — ähnlich dem der spontan nach der Narbe hin erfolgenden Staubblattbewegung, z. B. bei *Parnassia*. Für eine Fremdbestäubung aber würde auch die Entfernung der Antheren von der Narbe in Verbindung mit den übrigen Eigentümlichkeiten der Blüte genügt haben — wenigstens hat meines Wissens niemand nachgewiesen, dass die Reizbarkeit der Staubblätter für die Bestäubung notwendig oder von besonderem Nutzen ist, vielmehr hat man das aus dem Vorhandensein der Reizbarkeit eben nur erschlossen. Bei den Mimosen wird, wie unten angeführt werden soll, die Stoßreizbarkeit teilweise als eine „Schreckbewegung“ für Tiere betrachtet, bei *Berberis* nimmt man an, dass die Bewegung der Filamente die Insekten nicht abhält, unmittelbar darauf eine andere *Berberis*-Blüte zu besuchen⁶⁴). Übrigens sind die Filamente ja auch reizbar für hohe Temperaturen, Elektrizität, Chloroform, „Essigsäure, Jodjodkaliumlösung u. s. w.“⁶⁵) — Reizbarkeiten, die wohl jedermann als „zufällige“ betrachten wird. Dasselbe gilt der hier vertretenen Auffassung zufolge auch für die Stoßreizbarkeit, die im Gefolge einer eigenartigen Entfaltungsvorrichtung der Filamente auftritt. Sie wirkt bei der Bestäubung mit, diese würde aber ohne die Reizbewegung

63) Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie II. Aufl., p. 685. Ebenso wird in der blütenbiologischen Literatur der Sachverhalt aufgefasst.

64) Sprengel führt dies auf die „Dummheit“ der die Blüten besuchenden, nach seiner Ansicht besonders „unedeln“ Fliegen zurück, denn diese „bleiben sogar, wenn man sie stößt, mit großer Gleichgültigkeit sitzen“.

65) Vgl. Juel, a. a. O.

wohl ebensogut vor sich gehen, wie dies ja z. B. auch bei den nicht reizbaren Filamenten der Laurineen der Fall ist. Dieselben Gesichtspunkte gelten — mutatis mutandis — wahrscheinlich auch für andere Fälle von reizbaren Staubfäden.

Für *Cistus salviifolius* kommt Knoll, gegenüber früheren unkritischen Deutungen zu dem Schluß, dass die Reizbarkeit der Filamente im Haushalt der Blüte entbehrlich sei, aber eine nützliche Einrichtung (im Dienste der Kreuzbestäubung) darstelle. Der erste Teil des Satzes dürfte sicherer begründet sein als der letzte. Jedenfalls haben die Blüten von den Reizbewegungen keinen besonderen Vorteil gegenüber anderen, die nicht reizbare Filamente haben, eher könnte man sagen, dass die pollensammelnden Tiere weniger Arbeit haben als sonst.

Ähnlich verhalten sich offenbar die *Helianthemum*-Arten mit reizbaren Filamenten. Die biologische Bedeutung der Reizbewegung soll bei *H. polifolium* darin liegen, „dass durch die Auswärtsbewegung der Staubblätter auf die Krone auffliegeude Insekten (Hummeln und Bienen), welche die Reizung vollziehen, mit Pollen bestäubt werden“⁶⁶). Das würden sie aber beim Pollensammeln auch ohnedies. Die Blüten sind Pollenblüten mit zahlreichen Staubblättern, mit denen ein so dicker Insektenkörper wie der einer Hummel oder einer Biene vielfach in Berührung kommen muss.

An im Zimmer aufblühenden *H. pilosum* sind die zahlreichen Staubblätter ursprünglich umgekehrt kegelförmig nach oben gerichtet und breiten sich dann mehr flach aus, wengleich die äußersten immer noch einen Abstand von den Blumenblättern behalten. Auch hier wird höchstwahrscheinlich die Reizbewegung mit der Entfaltungsbewegung übereinstimmen. Der „Nutzen“ der Reizbarkeit aber dürfte sich zu dem Verhalten der nicht reizbaren Blüten ähnlich verhalten wie ein elektrisches Läutewerk zu einem Klingelzug: Beide tun denselben Dienst, ersteres ist für den, der es in Bewegung setzt, bequemer — „im Kampf ums Dasein erworben“ ist die Reizbarkeit dieser Staubfäden gewiß nicht.

Besonders oft besprochen worden sind die Reizbewegungen der Filamente von *Centaurea*. Bekanntlich sind hier, wie bei anderen Kompositen, die Antheren zu einer Röhre verklebt, die den Griffel umgibt. Die Filamente sind reizbar, aber in der Weise, dass sie sich verkürzen, es sind also keine antagonistischen Gewebe vorhanden.

Ursprünglich sind die Filamente gerade. Sie würden diese Gestalt auch bei ihrer Verlängerung beibehalten, wenn nicht der Griffel in seinem oberen, etwas angeschwollenen und mit „Fegehaaren“ besetzten Teil als Hemmungskörper dienen würde. So kommt es,

66) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie II, 1, p. 136.

dass die Filamente sich konvex nach außen biegen. Später verlängert sich der Griffel, die Filamente strecken sich gerade, da die Filamente aber noch nicht ihre endliche Länge erreicht haben, biegen sie sich später wieder nach außen. Reizbar sind sie auch in geradem Zustand⁶⁷⁾. Es ist also, solange der Griffel noch nicht durch die Antherenröhre hindurch gewachsen ist, in den Filamenten eine Entfaltungsspannung vorhanden. Der Pollen wird in die Antherenröhre entleert. Zum Hinausschaffen ist aber die Reizbarkeit der Filamente nicht notwendig. Denn durch das Wachstum des Griffels wurde der Pollen auch an Blüten, die ich vor jeder Reizung schützte (bei *Cent. Jacca* und *C. nigra*)⁶⁸⁾, wie bei anderen Kompositen herausbefördert. Zunächst findet man dann an der Spitze der Antherenröhre ein lockeres, aber nicht loses durch den Griffel nach oben hinausgeschobenes Pulver. Man braucht die Filamente nicht zu berühren, um eine weitere Entleerung herbeizuführen. Es genügt, wenn man mit einer Nadel den Antherenkegel etwas biegt oder anstößt. Unterbleibt eine solche mechanische Reizung, so wächst der Griffel noch weiter durch und nimmt auch an seinen Fegehaaren noch Pollen mit. Schließlich fällt dieser, wenn kein Insektenbesuch erfolgt, ab. Ohne Zweifel könnte eine Pollenentleerung und -verbreitung auch ohne die Filamentreizbarkeit wie bei tausenden anderen Kompositen stattfinden. Es mag ja ein gewisser Vorteil darin liegen, dass durch die Reizbarkeit der Filamente die Pollenentleerung besonders dann rasch und ausgiebig stattfindet, wenn ein Insekt die Blüte besucht, also Pollen (der übrigens in verhältnismäßig großer Menge gebildet wird) weniger leicht verloren geht, als dies sonst vielleicht der Fall wäre⁶⁹⁾. Aber die Reizbarkeit ist auch hier nur eine sekundäre Erscheinung, die mit Entfaltungsvorgängen zusammenhängt, und man kann nicht sagen, dass sie auf Insektenbesuch „berechnet“ oder durch diesen herangezüchtet sei. Etwas anderes wäre es, wenn sie zur Pollenentleerung notwendig wäre, also der ganze Vorgang erst durch einen Reizanstoß in Gang gesetzt würde. Das ist, wie wir sahen, nicht der Fall. Gewöhnlich aber wird in den Schilderungen des Verhaltens der *Centaurea*-Staubfäden unterlassen, darauf hinzuweisen, was eintritt, wenn keine Reizung erfolgt⁷⁰⁾ — wohl deshalb, weil man von vornherein annahm, die Reizbewegung müsse von besonderer Bedeutung sein.

67) Vgl. Juel, a. a. O. p. 17.

68) Es ist ein eigentümlicher und z. B. bei *Cent. nigra* reizvoller Anblick, wenn auf allen Scheibenblüten eines vor Insektenbesuch geschützten Blütenkopfes die hellen durch den Griffel herausgeschobenen Pollenmassen liegen.

69) Ob der Pollen von *Centaurea* etwa gegen Feuchtigkeit besonders empfindlich ist, ist meines Wissens nicht untersucht.

70) Z. B. sagt Kirchner (Blumen und Insekten 1911, p. 186): „Später, in der Regel nachdem der Pollen vollständig abgeholt worden ist, wächst in der gewöhnlichen Weise der Griffel hervor“ . . . Hier, wie in anderen Darstellungen ist

Dem seien zwei Beispiele von reizbaren Blättern „insektivorer“ Pflanzen angeschlossen. Bei dem einen handelt es sich um einen Vorgang, welcher dem der *Berberis*-Staubfäden gleicht, bei dem anderen um Wachstumsvorgänge, welche infolge von Reizen zu einer der Knospelage entsprechenden Krümmung führen. Die biologische Bedeutung der Reizvorgänge soll hier nicht erörtert werden. Unter Verweisung auf frühere Ausführungen⁷¹⁾, welche versuchten, die Insektivorie als eine sekundäre Funktion aufzufassen, möchte ich hier nur noch anführen, dass die verschiedene Ausbildung der Digestionsdrüsen (welche nach der a. a. O. vertretenen Auffassung primär Wasser ausscheidende waren) bei *Dionaea* und *Drosera* wahrscheinlich mit der verschiedenen Knospelage der Blätter zusammenhängt. „Tentakeln“ vom *Drosera*-Typus würden in einem jungen *Dionaea*-Blatt nicht gut möglich sein. Denn in der Knospelage liegen beide Blatthälften mit der Oberseite einander berührend sich an, bis das Blatt fast ganz ausgewachsen ist. Die Entfaltungsbewegung ist die erste Öffnungsbewegung, die später nach jeder (mechanischen oder chemischen) Reizung wiederholt wird. Die Oberseite bleibt wie bei *Berberis* in reizbarer Spannung.

Drosera: Die „Tentakeln“ sind in der Knospelage eingekrümmt und biegen sich dann nach außen — eine Bewegung, welche bei Reizung in der entgegengesetzten Reihenfolge ausgeführt wird; auch hier also ist die Reizbewegung eine Wiederholung der Entfaltungsbewegung.

Kehren wir indes zu den Gelenken zurück.

Wenn deren primäre Bedeutung die von Entfaltungs- und Tragorganen ist, so fällt die Notwendigkeit weg, für die reizbaren eine andere biologische Bedeutung herauszufinden. Eine solche kann, wie im Verlaufe der Darstellung öfters betont wurde, vorhanden sein, braucht es aber nicht. Das wird jedermann zugeben für die Wundreizbarkeit von *Phyllanthus*, *Oxalis* u. a. — zudem wissen wir durch Rumphius, dass erstere Pflanze von Insekten gefressen wird, die sich durch die Reizbarkeit nicht abhalten lassen.

Bei *Mimosa* hat man besonders nach einer biologischen Bedeutung der so auffallenden Stoßreizbarkeit gesucht. Meiner Ansicht nach bis jetzt ohne Erfolg.

Erinnern wir uns der hauptsächlichsten Deutungsversuche. Sie seien hier kurz erörtert.

offenbar vorausgesetzt, dass die Reizbewegung der Filamente für die Entleerung des Pollens erforderlich oder doch sehr wichtig sei. Dass der Pollen durch den Griffel entleert wird, wenn z. B. bei schlechtem Wetter Insektenbesuch zunächst ausbleibt und auch dann noch übertragen werden kann, wird nicht erwähnt, wie denn die ausschließlich teleologische Richtung der Blütenbiologie vielfach zu nicht haltbaren Deutungen geführt hat (vgl. Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralblatt XXIV, 1904).

71) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Marburg 1891.

a) Sachs' Hageltheorie.

Sachs⁷²⁾ beobachtete wiederholt, dass nach heftigem Hagelwetter selbst robuste andere Pflanzen von den Hagelkörnern zer schlagen wurden, die zarten Mimosen aber nicht. Die Beobachtung ist natürlich durchaus richtig und sehr lehrreich. Die Mimosen waren tatsächlich in Würzburg durch ihre Stoßreizbarkeit bei Hagel fall begünstigt.

Aber das ist sicher ein ganz zufälliger Nutzen. Denn erstens hagelt es bekanntlich in den tropischen Niederungen, wo *Mimosa* zuhause ist, nicht, oder höchst ausnahmsweise, man kann also auch nicht erwarten, dass „Anpassungen“ zum Schutz gegen Hagel entwickelt sind. Zweitens brauchen die Pflanzen auch wohl keine Schutzmittel gegen Hagel, selbst in Gegenden, wo es fast alljährlich hagelt. Der Hagel fällt doch immer nur strichweise. Er zerstört also nie die ganze Vegetation einer Gegend, namentlich nicht die sämtlichen einjährigen Pflanzen. Diese sind natürlich mehr gefährdet als die anderen, da unter Umständen die Hervorbringung des Samens in Frage gestellt werden könnte. Die mehrjährigen aber können den durch Hagel angerichteten Schaden leicht ersetzen. Am übelsten werden die Schwimmblätter von *Nymphaea* und *Nuphar* zerfetzt, weil sie nicht ausweichen können, sondern glatt durchschlagen werden. Hat der Hagel aber je diese Pflanzen in einer bestimmten Gegend unmöglich gemacht? Man sieht von seiner Wirkung meist schon im nächsten Jahre nichts mehr. Selbst wenn alle einjährigen Pflanzen strichweise durch Hagel vernichtet würden, würden sie bald von benachbarten nicht verhagelten Stellen her wieder einwandern. Ein bleibender Schaden ist nicht nachgewiesen. Auch darf man natürlich nicht ausgehen von den Kulturpflanzen, welche der Mensch künstlich in Massen zusammenhäuft, so dass die Schädigungen stärker hervortreten.

Dasselbe gilt von der Meinung, dass die Stoßreizbarkeit die Mimosenblätter vor der mechanischen Beschädigung durch tropische Regengüsse schütze. Das Blatt ist ja fein gegliedert, die Fiedern und Fiederblättchen drehbar — warum sollten sie bei starken Güssen mehr beschädigt werden als andere Pflanzen mit doppelt gefiederten Blättern ohne reizbare Gelenke?

b) Die Theorie des Schutzes gegen Tiere.

Sachs hat ferner hervorgehoben, dass die Reizbarkeit der Blätter in Verbindung mit den Stacheln es größeren Tieren verleihe, die Mimosen zu fressen.

Dieser Auffassung hat sich Stahl in seiner bekannten Ab handlung „Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen“⁷³⁾

72) A. a. O. p. 659.

73) Botan. Zeitung 1897, p. 104.

angeschlossen. Er fand wie Johow⁷⁴⁾ auf Weiden, wo Rinder oder Ziegen grasten, die Mimosen stets unversehrt, auch wenn der Rasen kurz gefressen war. Eine hungrige Ziege gab den Versuch, Mimosen zu fressen, bald auf.

Mir scheint der Fall hier genau ebenso zu liegen wie bei dem Hagel in Würzburg. Ziegen und Rinder sind ja erst durch den Menschen in die Gegenden, in denen Mimosen spontan wachsen, eingeführt worden. Auch scheinen die Tiere nicht überall so sensibel zu sein, wie die angeführten Autoren annehmen. Schon A. v. Humboldt berichtet⁷⁵⁾: „Nur hier und da mischt sich eine krautartige Dikotyledone, die dem Rindvieh und den verwilderten Pferden so angenehme⁷⁶⁾ ganz niedere Sensitive (*Mimosa intermedia* und *M. dormiens*) unter die Gramineen. Die Eingeborenen nennen diese Pflanzengruppe sehr charakteristisch *Dormideras*, Schlafkräuter, da sie bei jeder Berührung die zartgefiederten Blätter schließen.“ Diese Bemerkung zeigt, dass es sich um stark seimonastisch reizbare Pflanzen handelt, — ob sie zu *Mimosa pudica* oder einer anderen Art gehören, ist natürlich gleichgültig. In seiner Reisebeschreibung (II, p. 392) sagt er: „Die Weiden, wo diese Sensitiven vorkommen, werden teurer als andere verkauft!“

Auch Haberlandt⁷⁷⁾ erzählt, dass er in Singapore die großen Buckelochsen, unbekümmert um Reizbewegungen und Dornenstiche⁷⁸⁾, die Zweige der (dort eingeführten und verwilderten) *Mimosa pudica* fressen sah.

Wo aber sind in der südamerikanischen Heimat der Pflanze die „großen pflanzenfressenden Tiere“, zum Schutz gegen welche die Mimosen ihre Stoßreizbarkeit benützen sollen? Die Lamas, Guanacos und Vicuñas gehören dem Hochgebirge an, in welches die Mimosen nicht hinaufsteigen. Die kleinen Hirsche der Llanos aber haben doch wohl nie in solcher Menge gelebt, dass sie eine so massenhaft sich vermehrende Pflanze hätten gefährden können!

74) F. Johow, Vegetationsbilder aus Westindien, II, Kosmos II. Bd., 1887. „Eine Ziege ist damit beschäftigt, die Kräuter an der Böschung abzuweiden und hat schon einen guten Teil des Rasens kurz gefressen. Jetzt streckt sie ihre Zunge auch nach dem zarten Laub einer Mimose aus, aber kaum hat sie das erste Blatt berührt, so zieht sie stutzend vor der unheimlichen Erscheinung, die sich vor ihr abspielt, den Kopf zurück und sieht sich einer Schar von kräftigen Stacheln gegenüber, welche ihrer Nase den Zugang zu dem an den Stengel angedrückten Laub gründlich verwehren.“ Wenn Johow dementsprechend *Mimosa pudica* in ihren Abwehrbewegungen mit einem Igel vergleicht, so sei daran erinnert, dass es auch Mimosen mit starker seimonastischer Reizbarkeit ohne Stacheln gibt, so z. B. die über dem Wasserspiegel sich ausbreitende *Neptunia oleracea*.

75) Al. v. Humboldt, Ansichten der Natur (Stuttgart, Cotta 1871, p. 73).

76) Sperrung von mir. G.

77) G. Haberlandt, Botan. Tropenreise, 2. Aufl., 1910, p. 36.

78) Es handelt sich eigentlich um Stacheln, nicht um Dornen! G.

Rinder, Pferde, Maultiere und Ziegen aber hat erst der Mensch in Südamerika eingeführt — ebenso die Mimosen ins tropische Asien. Selbst wenn wir also annehmen, dass die Mimosen gegen Gefressenwerden durch die erwähnten Tiere geschützt seien, kann uns das in keiner Weise das Zustandekommen der Stoßreizbarkeit erklären, so wenig wie das Geschütztsein gegen den Hagel in Würzburg.

Haberlandt (a. a. O.) meint, dass vielleicht Insekten sich durch die Blattbewegungen vom Fressen abhalten lassen könnten. Das ist wohl möglich, aber zunächst auch nur eine durch Beobachtungen nicht gestützte Vermutung. Bis jetzt ist ganz unbekannt, ob Insekten die Mimosen „annehmen“ oder ob diese etwa durch ihren Gerbstoffgehalt etc. schon geschützt sind, und ob, falls dies nicht der Fall ist, fresslustige Insekten sich durch die Reizbewegungen abschrecken lassen. Bei *Phyllanthus Urinaria* ist nach Rumphius' Beobachtungen jedenfalls das letztere nicht der Fall. Bei *Mimosa* könnte man ja annehmen, dass die Tiere durch die rasch verlaufenden Reizbewegungen abgeschüttelt werden, aber gesehen hat so etwas meines Wissens noch niemand!

Wenn also in der neuesten Besprechung der Stoßreizbarkeit von *Mimosa*⁷⁹⁾ gesagt wird: „In der Abschreckung von Tieren verschiedenster Art liegt aber ohne Zweifel die biologische Bedeutung der schnellen auf Stoßreize erfolgenden Bewegungen der *Mimosa*-Blätter“, so handelt es sich dabei nicht etwa um eine sicher festgestellte Tatsache, sondern nur um eine bis jetzt unerwiesene Vermutung — wie so oft, wenn wir „ohne Zweifel“ sagen!

c) Wiesner⁸⁰⁾ findet den Nutzen der Stoßreizbarkeit in dem Schutze gegen die schädlichen Einwirkungen der Benetzung. „Die Zweckmäßigkeit der Einwirkung . . . wird verstanden, wenn man einerseits die außerordentlich leichte Benetzbarkeit der freien Blattflächen, andererseits den ombrophoben Charakter der Mimosen berücksichtigt. Die Blattoberseite wird in wenigen Minuten benetzbar. Solche Blättchen gehen in kurzer Zeit bei starker Traufe zugrunde.“ Er fand, dass Blätter mit freigelegter Oberseite nach 8—10 Tagen in starker Traufe zugrunde gingen. Das von Wiesner ermittelte ombrophobe Verhalten von *Mimosa* mag dazu beitragen, dass die Pflanze sich auch in sehr regenreiche Gebiete wie Westjava verbreiten konnte. Aber zuhause ist *Mimosa* nicht im Monsungebiet, vielmehr in den wesentlich niederschlagsärmeren Savannen Südamerikas — ebenso in denen Mexikos und Westindiens. Auch an anderen Standorten tritt sie auf, so bei Rio de Janeiro an Wegen u. s. w.; ebenso in Minas Geraës. Regengüsse von der Dauer und Stärke wie in

79) H. Kniep, Handwörterbuch der Naturwissensch. VIII, p. 286, Jena 1913.

80) J. Wiesner, Pflanzenphysiol. Studien aus Buitenzorg, III. Über den vorherrschend ombrophilen Charakter des Laubes der Tropengewächse. Sitz.-Ber. der K. K. Akademie der Wissensch. in Wien. Math. naturw. Klasse 1894, p. 178.

Westjava sind hier nicht üblich. (Jährliche Regenhöhe in Rio 121 cm, in Buitenzorg 450 cm.) Von einer Schädigung durch starke Benetzung kann also dort wohl kaum die Rede sein. Übrigens erträgt *Mimosa* sehr langes Untergetauchtsein, ohne ihre Reizbarkeit einzubüßen.

Es wird sich also auch mit der „Ombrophobie“ in Westjava nicht viel anders verhalten als mit dem Schutz vor Hagel in Würzburg.

Mir scheint, dass alle diese Deutungen nur besagen, dass die Stoßreizbarkeit unter bestimmten — vielfach in der Heimat der Pflanze gar nicht gegebenen Bedingungen — nützlich sein kann, nicht aber, dass sie der *Mimosa* dort das Dasein ermöglicht habe.

Wenn die hier gegebenen Ausführungen zutreffen, so gilt von den Reizbewegungen dasselbe wie von den äußeren Gestaltungsverhältnissen⁸¹⁾; ihre Mannigfaltigkeit ist größer als die der Lebensbedingungen, viele davon sind also ohne besonderen Nutzen für die Pflanze. Reizbarkeit für Stoß, Verwundung, Lichtdifferenzen u. s. w. (also abgesehen von den tropistischen Bewegungen) gehört gewiss auch bei den höheren Pflanzen zu den allgemein verbreiteten Erscheinungen. Schon H. v. Mohl⁸²⁾ hat betont, „dass der Mangel an Reizbarkeit, den wir bei der bei weitem größten Mehrzahl der Gewächse beobachten, nur scheinbar ist, dass das parenchymatöse Zellgewebe im allgemeinen mit Reizbarkeit begabt, dass dieselbe hingegen infolge von übermächtiger Starrheit oder ungünstiger Anlagerung der Holzbündel in ihrer Äußerung gehemmt und unterdrückt ist“. Die Möglichkeit zu einer solchen Äußerung aber ist gegeben besonders bei einer Anzahl von Pflanzen mit Blattgelenken. Deren Reizbarkeit erschien uns aber als eine sekundäre Funktion — die primäre ist ihre Mitwirkung bei der Blattentfaltung. Sekundär mit der letzteren verknüpft sahen wir Reizbewegungen auftreten auch bei Pflanzen ohne Gelenke (*Berberis*- und *Centaurea*-Staubfäden, *Dionaea*-Blätter).

Durch die Betonung der primären Funktion der Gelenke schwindet das Fremdartige, das die Nutzlosigkeit mancher dieser Reizbewegungen für uns zunächst hat.

Mac Farlane⁸³⁾ sucht sich das Vorhandensein nutzloser Reizbarkeiten so zu erklären: „Why are plants that are nyctitropic and parathermotropic often very sensitive to impact, though apparently deriving no benefit from impact sensitivity? We reply that, being sensitive to, or irritated by light, heat, or cold, they must of necessity be also sensitive to impact, even though deriving no benefit

81) Vgl. Goebel, Organographie, I, 2. Aufl., (1913), p. 39.

82) A. a. O. p. 372.

83) Mac Farlane, Irrito-Contractility in plants, Biological lectures delivered at the marine biolog. labor. of Woods Holl, Boston 1894, p. 206.

therefrom, since contraction — sensitivity involves response to all forms of energy.“

Dieser Erklärungsversuch setzt zweierlei voraus: 1. Dass die nyktinastischen und thermonastischen Blattbewegungen wirklich einen bestimmten Nutzen haben. Das ist, wie wir sahen, aber keineswegs stets sicher. 2. Nimmt er an, dass für Licht und Wärme reizbare Organe notwendig auch für Stöße reizbar sein müssen. Das trifft aber nicht überall zu und ist von vornherein nur dann anzunehmen, wenn man mit Mohl eine allgemeine Reizbarkeit, die sich nur nicht überall äußern kann, voraussetzt. Ist das aber der Fall, dann kann auch die Reizbarkeit für Licht und Wärme nicht von vornherein eine Sonderstellung beanspruchen. Weshalb z. B. bei Ranken die Reibungsreizbarkeit notwendig mit einer für Licht und Wärme verbunden sein sollte ist nicht einzusehen.

Außerdem übersieht auch dieser „Erklärungsversuch“ vollständig die primäre Funktion der Gelenke, und man könnte ihn auch umdrehen und sagen, dass, da die seismonastische Reizbarkeit vorhanden sei, auch eine solche für Licht, Wärme und chemische Reize vorhanden sein müsse — überwiegt doch z. B. bei *Mimosa pudica* zweifellos die seismonastische Reizbarkeit die anderen!

Ferner zeigen z. B. die von Wächter entdeckten chemonastischen Bewegungen der Blätter von *Callisia repens*⁸⁴), dass keineswegs immer nutzlose Reizbewegungen als Begleiterscheinungen nützlicher aufgefasst werden können. Denn die *Callisia* schläft nicht und ist doch mit nutzlosen chemonastischen Bewegungen versehen.

Darwin hat bekanntlich die Blattbewegungen betrachtet als „modifizierte Zirkumnutation“. Unter diesen Ausdruck kann man auch die Entfaltungsbewegungen einbegreifen. Aber er ist so allgemein, dass damit kaum etwas gewonnen ist. Denn „Zirkumnutation“ im Darwin'schen Sinn ist jeder ungleichmäßig verlaufende Wachstumsvorgang, oder bei Pflanzen mit Gelenken ein durch ungleichmäßige Turgorvariation bedingter. Darwin hat dabei aber vor allem die Bewegungen entfalteter Blätter im Auge. Wenn er sagt (a. a. O. p. 562): „The fact that nyctitropic movements occur in species distributed in many families throughout the whole vascular series, is intelligible, if they result from the modification of the universally present movement of circumnutation; otherwise the fact is inexplicable“, so ist dabei zu erinnern daran, dass er die Gelenke wie oben erwähnt, nicht als Entfaltungseinrichtungen, sondern als Organe, die eine lange fortdauernde Bewegung ermöglichen, betrachtete. Diese Entfaltungsorgane aber sind es, welche auch sekundär die „Zirkumnutationen“ der Gelenkblätter ermöglichen.

84) W. Wächter, Chemonastische Bewegungen der Blätter von *Callisia repens*, Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft., 23 (1908), p. 379.

Wenn man das berücksichtigt, ist die weite Verbreitung⁸⁵⁾ von Reizbewegungen bei Gelenkpflanzen, wie mir scheint, keineswegs „inexplicable“.

Im übrigen sei es gestattet, zum Schluß dieser Mitteilung einen Satz von Rumphius, der sich auf die „*planta sentiens*“ (*Biophytum sensitivum*) bezieht, auf *Phyllanthus Urinaria* anzuwenden. Er sagt⁸⁶⁾, die Pflanze sei würdig, in unseren Gärten kultiviert zu werden, „ut mirificam ejus naturam contemplantes ingenium nostrum exerceamus. Non ita quidem caput meum vexare volui ut caussam investigem occultae istius qualitatis, uti juxta Acostae relatum Philosophus quidam Indicus fecit, qui hanc detegere non valens in dementiam incidit“.

Zusammenfassung.

1. Ein „*Phyllanthus*-Typus“ für Schlaf- und Reizbewegungen (wie Hansgirg ihn aufgestellt hat) ist nicht haltbar, weil innerhalb der Gattung *Phyllanthus* große Verschiedenheiten vorkommen.

2. Die von Pfeffer u. a. als „*Ph. Niruri*“ bezeichnete Pflanze ist *Ph. lathyroides*. Bei *Ph. Niruri* und *Ph. Urinaria* finden, wie schon Rumphius beschrieben hat, die Schlaf- und Reizbewegungen nach aufwärts, nicht wie bei *Ph. lathyroides* nach abwärts statt.

3. *Ph. Urinaria* ist eine durch den ausgesprochen dorsiventralen Bau der Phyllodien, die Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten, die Vorgänge beim Ausschleudern der Samen, die Beschaffenheit der letzteren und das Auftreten von Tracheiden im Schwellgewebe der Gelenkpolster leicht kenntliche im malaischen Archipel weit verbreitete Art.

4. Sie ist ausgezeichnet durch traumatonastische, thermonastische, hygronastische und photonastische Reizbewegungen.

5. Diese zeigen sehr deutlich, dass Reize sich summieren können und zwar sowohl äußerlich gleichartige als ungleichartige (z. B. Lichtreize mit Stoßreizen oder Trockenreizen).

6. Die Empfänglichkeit der Pflanzen ist eine, namentlich für Lichtreize, verschiedene je nach den Bedingungen, denen die Pflanzen vorher ausgesetzt waren, Schattenpflanzen können sich z. B. in Sonnenlicht, das Sonnenpflanzen nur zur Hebung des Blattes veranlasst, fast momentan schließen. — Längere Einwirkung von starkem Licht oder Dunkelheit bedingt eine verminderte Reizbarkeit.

7. Das Prinzip der Summierung der Reize gestattet auch zu zeigen, dass Reize, die anscheinend keine Wirkung ausübten, doch wahrgenommen wurden.

85) Man kann aus der weiten Verbreitung einer Erscheinung noch nicht ohne weiteres darauf schließen, dass diese nützlich sein müsse. Ungemein viele Ascomyceten haben z. B. in ihrem Askus acht Sporen, das ist aber gewiss nicht dadurch bedingt, dass diese Zahl die vorteilhafteste ist!

86) a. a. O. p. 502.

8. Eine Reizleitung findet auch von den Wurzeln nach den oberirdischen Teilen statt, wodurch das „Rumphius-Phänomen“ bedingt ist.

9. Analoge Erscheinungen finden sich bei *Oxalis stricta* und anderen Pflanzen. Die auffallend rasch erfolgenden Einrollbewegungen der Blätter von *Leersia oryzoides* sind dadurch bedingt, dass sie für Transpirationssteigerung besonders empfindlich sind, eine Empfindlichkeit für mechanische Reize liegt nicht vor.

10. Die „biologische“ Deutung der durch Gelenke ausgeführten Reizbewegungen hat nicht beachtet, dass die primäre Bedeutung der Blattgelenke die eines Entfaltungs- und Befestigungsorgans ist. Dasselbe gilt auch für die Scheiden- und Spreitengelenke der Gräser, für die reizbaren Staubblätter von *Berberis* und *Centaurea*.

11. Die Stellung, welche die durch Gelenke entfalteteten Blättchen einnehmen, unterliegt einer korrelativen Beeinflussung. Es gelingt, eine Seitenfieder zur terminalen, ein Seitenblättchen zum Endblättchen, ein paarig gefiedertes Blatt zu einem unpaarig gefiederten zu machen.

12. Die durch die Art der Entfaltung ermöglichten Reizbewegungen der Blätter können für die Pflanze von Nutzen sein, sind es aber in zahlreichen Fällen, so weit wir bis jetzt beurteilen können, nicht. Vor allem ist für die auffälligen, seimonastischen Bewegungen, wie die von *Mimosa pudica*, *Berberis*, *Centaurea* trotz aller Deutungsversuche nicht nachgewiesen, dass sie den Pflanzen unter ihren natürlichen Lebensbedingungen nützlich oder gar unentbehrlich sind.

Noch weniger ist dies für die langsamen durch Stoßreiz ausgelösten Bewegungen anzunehmen. Auch die übrigen sind nicht „im Kampf ums Dasein“ erworben, sondern es tritt die allen Pflanzenzellen eigene Reizbarkeit an den Gelenken besonders auffallend hervor als Begleiterscheinung bestimmter Entfaltungs- und Stellungsrichtungen. Die Reizbarkeit kann nützlich sein, aber braucht nicht nützlich zu sein. Es sind das dieselben Schlussfolgerungen, zu denen der Verfasser auch bezüglich der kleistogamen Blüten und der Gestaltungserscheinungen überhaupt gelangte.

Nachtrag. Oben ist nachgewiesen, dass eine Weiterleitung eines Wundreizes auch ohne dass eine Blattbewegung eintritt, stattfinden kann. Es sei hier noch erwähnt, dass es sich nach Ansicht des Verf. dabei um chemische Einwirkungen handelt. Wenn Meyen (a. a. O. p. 526) angibt, dass Mimosen, deren Blättchen wiederholt durch Brennen gereizt wurden, dadurch getötet werden oder sehr leiden, so handelt es sich nach Ansicht des Verf. dabei um eine Vergiftung.

Neuerdings erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. v. Faber aus Buitenzorg Samen von *Phyllanthus Niruri*, die daraus entwickelten Pflanzen haben auch schon geblüht.

Die Zahl der Primärblätter war eine größere als bei *Ph. Urinaria* (bis 9), und die ersten 1—2 Phyllokladien traten in den Achseln der obersten Primärblätter auf (während die Deckblätter bei *Ph. Urinaria* alle Niederblätter sind).

Es ist eine gewisse Habitusähnlichkeit mit *Ph. lathyroides* vorhanden. Aber die Pflanzen lassen sich, abgesehen von anderen Merkmalen, leicht durch ihre männlichen Blüten unterscheiden: die Filamente sind bei *Ph. lathyroides* frei, bei *Ph. Niruri* zu einer „columna“ verwachsen.

Die Schlafbewegungen stimmen ziemlich mit denen von *Ph. Urinaria* überein, die im Texte aufgestellte Behauptung, dass die in der physiologischen Literatur und manchen botanischen Gärten bisher als *Ph. Niruri* bezeichnete Pflanze *Ph. lathyroides* (oder übrigens wahrscheinlich eine Sammelart ist) hat sich also auch durch die Untersuchung lebender Pflanzen bestätigt.

Verzeichnis der besprochenen Pflanzen.

- Aeschynomene indica*, Reizleitung 77.
Amicia Zygomeris, Korrelation am Blatt 101.
Anthurium Veitchii, Orientierung der Blattspreiten 91—94.
Berberis, Reizbarkeit der Filamente 104—108.
Calliandra tetragona, Seismonastische Bewegungen und Reizleitung 77—78.
Cassia glauca, Versuche an Blättern 99, 103.
Centaurea, Reizbarkeit der Filamente 106.
Cistus, Reizbarkeit der Filamente 104 ff.
Dalechampia Roezliana, Entfaltungsbewegung 94.
Dionaea, Reizbarkeit und Entfaltungsbewegung 108.
Drosera, Reizbewegung 108.
Eutaxia myrtifolia, Schlafbewegungen 73; Tagesschlaf 73—74.
Gleditschia triacanthos, Korrelationen am Blatte 102.
 Gramineen, Bewegungen 81 ff.; Scheiden- und Spreitengelenk 86 ff.
Helianthemum, Reizbarkeit der Filamente 106.
Hydrocotyle bonariensis, Stellung der Blattspreiten 94.
Impatiens noli tangere, Entfaltungsbewegung der Inflorescenz 96, 97.
Leersia oryzoides, Blattbewegung 82—86.
Leucaena glauca, Versuche über Korrelationen am Blatte 100.
Limnophila heterophylla, Schlafbewegung der Wasserform 73.
Mimosa pudica, Temperaturreize 63; photonastische Bewegung 69; Entfaltung 98; Korrelationen 100 ff.; Nutzen der Reizbewegungen 96, 109 ff.
Mimosa Spegazzinii, Korrelation 100.
Myriophyllum proserpinacoides, Schlafbewegung 73.
Olyra guianensis, Schlafbewegung 81.
Oxalis Acetosella, Reizübertragung 74; Rumphiusphänomen 75; Lichtstarre 78; Entfaltungsbewegung 95, 96.
Oxalis stricta, Tagesschlaf und Starre 78; Hygronastische Bewegungen 79; Rumphiusphänomen 80.
Paspalum sp., Hygronastische Blattbewegung 83.
Phyllanthus lathyroides, Verwechslung mit *Ph. Niruri* 52; Reaktion auf Stoßreize 62; Reaktion auf Temperaturdifferenzen 64; Schlafbewegung 68; Folgen starker Beleuchtung 69—70.
Phyllanthus mimosoides, Keine Schlafbewegungen 60; Reizleitung nach Verwundung 60.
Phyllanthus Niruri, Nyktinastische Bewegungen 51; Diagnose 116.
Phyllanthus Urinaria, Rumphiusphänomen 50; Keimung 53; Blattbildung 53; Frucht und Samen 54—56; Bau des Gelenkes 56; Traumatonastische Bewegungen 57—60; Seismonastische Bewegungen 60—62; Theronastische Bewegungen 62—64; Hygronastische Bewegungen 64—68; Photonastische Bewegungen 68—71; Nutzen der Reizbewegungen 71—74; Knospenlage 95.
Poinciana regia, Entfaltungsbewegungen 90, 91.
Robinia Pseudacacia, Reizbewegung 75—77; Entfaltungsbewegungen 91; Korrelation der Blattfiedern 98, 99.
Theobroma Cacao, Entfaltungsbewegung 90.
Trevesia palmata, Blattgelenke 89.
Zea Mais, Spreitengelenk 87.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. 49-116](#)