© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

32. M. Möbius: Merkwürdige Zeichnungen auf Marantaceenblättern.

(Mit Tafel VII und 1 Textabbildung.)

(Eingegangen am 18. Mai 1918.)

In einem Aufsatz über nutzlose Eigenschaften an Pflanzen und das Prinzip der Schönheit, der 1906 in diesen Berichten erschienen ist, habe ich Betrachtungen darüber angestellt, daß an Pflanzen wie auch an Tieren vielfach durch Form oder Farbe oder beides zusammen ornamentale Bildungen entstehen, d. h. solche, die wir nur als Schmuck auffassen können, von denen wir aber keinen Vorteil für den sie tragenden Organismus ergründen können. Es wird dies wohl allgemein zugegeben für die Muschel- und Schneckenschalen, deren viele ganz besonders „schöne" Farben und Formen zeigen. Für den Schmuck im Gefieder der Vögel und im Aeußeren anderer höherer Tiere hat DARWIN bekanntlich in der sogen. geschlechtlichen Zuchtwahl eine Erklärung gesucht, und die von uns bewunderten Formen und Farben der Blüten will man als Anlockungsmittel für die sie bestäubenden Insekten erklären. Das Unbefriedigende dieser Erklärungsversuche wird von vielen zugegeben, und es ist wahrscheinlicher, daß alles auf ein Prinzip zurückzuführen ist, das ich damals als das Prinzip der Schönheit bezeichnet habe, allerdings mit dem Bewußtsein, daß damit unser Wunsch nach Verständnis noch nicht befriedigt ist, weil wir die Bedeutung dieser Schönheit für das Leben der Organismen und für die Natur überhaupt noch nicht einsehen. Zu hoffen ist auch, daß manches, was bisher als unerklärlich angenommen wurde, noch als eine Anpassung des Organismus an die Umgebung erkannt wird, wie z. B. STAHL unterdessen die grüne Farbe der Pflanzenblätter als ein Resultat der Anpassung an die am meisten in Betracht kommenden Lichtstrahlen des Himmelsgewölbes zugunsten der Assimilation erklärt hat.

STAHL hat sich auch bemüht, die Erscheinung der bunten Laubblätter auf Anpassungen physiologischer Natur zurückzuführen, und besonders der Transpiration einen gewissen Einfluß auf die Entstehung der Buntblättrigkeit zugeschrieben[1]). Mit

1) Ueber bunte Laubblätter (Annales du Jard. bot. de Buitenzorg. 1896. Vol. XIII. p. 137—216.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diesem Gegenstand, den bunten Laubblättern, wollen wir uns nun auch beschäftigen, aber speziell mit solchen gefleckten Blättern, auf denen ganz bestimmte Figuren durch die Farbenunterschiede entstehen. Dies finden wir in höchst auffallender Weise bei gewissen Marantaceen, besonders Arten der Gattung *Calathea*, bei denen auf die einheitliche Blattfläche ein gefiedertes Blatt aufgemalt zu sein scheint und zwar so, daß die Spindel des „gemalten" Fiederblattes mit der Hauptrippe des wirklichen Blattes zusammenfällt. (Vgl. Tafel VII) Schon lange habe ich mich bei Betrachtung dieser merkwürdigen Pflanzen im hiesigen Palmengarten gefragt, welche Bedeutung die sonderbare Zeichnung wohl für sie haben könnte, bin aber leider zu einem völlig befriedigenden Resultat noch nicht gekommen. Wenn ich es trotzdem unternehme, hierüber etwas mitzuteilen, so geschieht es, um wenigstens der Sache soweit nachzugehen, als es möglich erscheint, und dabei nicht bloß eine anatomische Erklärung, sondern auch ein gewisses Verständnis für die Entwicklung zu erlangen und um in Hinsicht auf die Bedeutung eine Bestätigung des früher von mir in dem erwähnten Aufsatz Gesagten zu liefern; zugleich möge die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf diese Erscheinung gelenkt werden, damit auch sie sich an einer Lösung des Problems versuchen.

Bei solcher Absicht dürfte es genügen, wenn nur einige wenige Arten, die als typische Beispiele gelten können, untersucht und besprochen werden, wenn ich mich also beschränke auf die Formen, die im Palmengarten gezogen werden, dessen Direktion ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank für Ueberlassung des Materials ausspreche.

Was getan werden kann, um dem Verständnis der Erscheinung näher zu kommen, scheint mir folgendes zu sein. Erstens ist zu untersuchen, auf welchem Wege sie zustande kommt und zwar zunächst ontogenetisch, d. h. auf welchen anatomischen Eigenschaften die Färbungsunterschiede beruhen, sodann aber, wie sich die scheinbar planvolle Zeichnung von einer einfacheren, mehr zufälligen Fleckenbildung ableiten läßt, wie wir uns also ihre phylogenetische Entstehung denken können Zweitens ist zu fragen, ob wir einen Nutzen dieser Zeichnung ausfindig machen können, so daß wir sie als eine Anpassung an die ökologischen Verhältnisse betrachten können, und wenn dies nicht der Fall ist, welche Ursache wir für ihre Entstehung annehmen dürfen.

Bevor wir auf die Entstehung der Flecke in anatomischer Beziehung eingehen, sei kurz geschildert, wie der Bau des Blattes bei den untersuchten *Calathea*-Arten beschaffen ist. Die Epidermis

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

besteht auf beiden Seiten aus flachen Zellen, die mit mehr oder weniger stark gewellten oder sogar zackigen Seitenwänden ineinander greifen, wie es sonst mehr bei Dikotylenblättern gefunden wird. Auf beiden Seiten ist ein großzelliges Hypoderma vorhanden, auf der Oberseite meistens bedeutend größer als auf der Unterseite, dessen Zellen mehr oder weniger reich an Kristallen von Kalkoxalat sind. Das ganze Assimilationssystem ist in der Regel nur so dick wie das Hypoderma der Oberseite und besteht aus drei oder mehr Schichten, deren oberste mehr oder weniger deutlich als Pallisadengewebe ausgebildet ist. Spaltöffnungen finden sich sehr zahlreich auf der ganzen Unterseite und der Mittelrippe der Oberseite, auf der Fläche der Oberseite aber nur vereinzelt. Auf der Unterseite ist über jeder Spaltöffnung das Hypoderma durch eine große Atemhöhle unterbrochen.

In der monographischen Bearbeitung der Marantaceen durch SCHUMANN (Das Pflanzenreich, herausg. von A. ENGLER, IV. 48) finden wir auf Seite 4 die Angabe, daß bei den Blättern, die auf hellerem Grunde dunklere Flecken zeigen, die letzteren dadurch hervorgerufen werden, daß hier die Zellen reicher an Chlorophyll sind. Dies ist nur teilweise richtig und war unter den von mir untersuchten Blättern nur der Fall bei *Calathea Lindeni, Makoyana* und *Veitchiana*. Die Chlorophyllkörner sind bei *Calathea* im normalen Zustand auffallend große, kugelige oder linsenförmige Ballen, die manchmal die Zelle ganz zu erfüllen scheinen. (Text-Fig. 6.) In dieser Form treten sie hier auch an den dunkler grünen Stellen auf, während an den helleren Stellen weniger Chlorophyllkörner und diese von geringerer Größe vorhanden sind. Aber dieser Unterschied bedingt nur zum Teil den äußeren Farbenunterschied. Denn außerdem finden wir an den dunkleren Stellen die oberste Schicht des Assimilationsgewebes als deutliche Pallisadenzellen ausgebildet, auch die zweite Schicht noch etwas senkrecht zur Oberfläche gestreckt, in Form von sogen. Trichterzellen, an den helleren Stellen sind aber in beiden Schichten die Zellen mehr abgerundet. Denkt man sich also die Zellen der obersten Schicht als Blasen mit elastischer Wand, so sind sie an den dunkleren Stellen senkrecht zur Oberfläche ausgezogen, daher hier hoch und schmal, an den helleren Stellen zwar auch mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche gerichtet, aber mehr eiförmig gestaltet. Dadurch kommen also auf die Flächeneinheit an ersterer Stelle zahlreichere und größere Chlorophyllkörner als an letzterer, außerdem dringt das aus dem Blatt reflektierte Licht durch eine größere Zahl über einander stehender Chlorophyllkörner da, wo die Zellen richtige Pallisaden darstellen. Als

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dritter Umstand kommt hinzu, daß die zweite Schicht des Assimilationsgewebes da, wo die Zellen trichterförmig gebildet sind, größere Lufträume einschließt als da, wo die Zellen mehr gleichmäßig abgerundet sind. Es bildet sich also unter der Schicht, die das meiste Chlorophyll enthält, durch totale Reflexion des Lichtes an diesen zahlreichen Lufträumen eine spiegelnde Fläche, die den grünen Widerschein verstärkt.

Daß die Form der Zellen allein schon genügen kann, um einen großen Unterschied im Ton des Grüns hervorzubringen, zeigt uns das Blatt von C. LIETZEI, bei dem ich keinen Unterschied in der Beschaffenheit der Chlorophyllkörner an den dunklen und hellen Stellen bemerken konnte. An den ersteren sind die obersten Zellen des Assimilationsgewebes als deutliche Pallisadenzellen ausgebildet, die vier- bis fünfmal höher als breit und ebenso hoch wie die Hypodermazellen sind. Die zweite Lage ist in Form von Trichterzellen entwickelt, und die dritte Lage bilden quergestreckte Zellen, die an den Stellen, wo sie aneinander stoßen, am dünnsten, also etwas in Fortsätze ausgezogen sind. Während also die Zellen der obersten Schicht dicht aneinander schließen, entstehen zwischen denen der zweiten und dritten Schicht größere Interzellularen: es liegt demnach eine Luftschicht unter den am meisten Chlorophyll führenden Zellen und verstärkt die Wirkung der zahlreichen Chlorophyllkörner. An den hellen Stellen besteht das Assimilationsgewebe ebenfalls aus drei Schichten, die Zellen der obersten sind zwar etwas pallisadenförmig gestreckt, aber kürzer und abgerundeter, und ebenso sind die der zweiten und dritten Schicht mehr allseitig abgerundet. Auf diese Weise werden an den helleren Stellen die Zellen gleichmäßiger vom Licht durchstrahlt, und es werden viel weniger Chlorophyllkörner auf dem gleichen Raum von den Lichstrahlen getroffen. (Vgl. Text-Fig. 4 u. 5.)

Bei den bisher genannten Arten handelt es sich um einen Unterschied in der Intensität der chlorophyllgrünen Färbung: die hellen Stellen sind hell-grasgrün, die dunkeln schön dunkelgrün wie etwa die Blätter von *Buxus* oder *Ilex*, und es treten verschiedene, dazwischen liegende Farbentöne auf. Bei der anderen Gruppe sind die hellen Stellen mehr oder weniger graugrün mit silberigem Glanz und zeigen nur die dunkeln Stellen das reine Chlorophyllgrün. Wie zu erwarten, handelt es sich also hier nicht um einen Unterschied im Chlorophyllgehalt der Zellen, sondern es wird die hellere Färbung hauptsächlich dadurch hervorgebracht, daß sich eine Luftschicht zwischen das Hypoderma der Oberseite und das Assimilationsgewebe einschiebt. Dazu kann kommen, daß das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hypoderma der Oberseite an den hellen Stellen niedrigere Zellen besitzt als an den dunkleren, wodurch der Effekt noch verstärkt wird. Diese Verhältnisse zeigen uns *C. Oppenheimiana,* *Chantrieri* und *Wiotiana.* Die Entstehung der hellen Flecke durch Lufteinschluß hat für die Marantaceen schon HASSACK[1]) festgestellt, und auf seine Beschreibung und Abbildungen (besonders Fig. 5a und 5 b und 10) kann hier verwiesen werden. Wir wollen aber in *C. Chantrieri* hier doch ein Beispiel kennen lernen. Die dunkeln Flecke, die ein gefiedertes Blatt mit schmalen, spitzen Fiedern darstellen, erscheinen nur auf der Oberseite und verschwinden hier

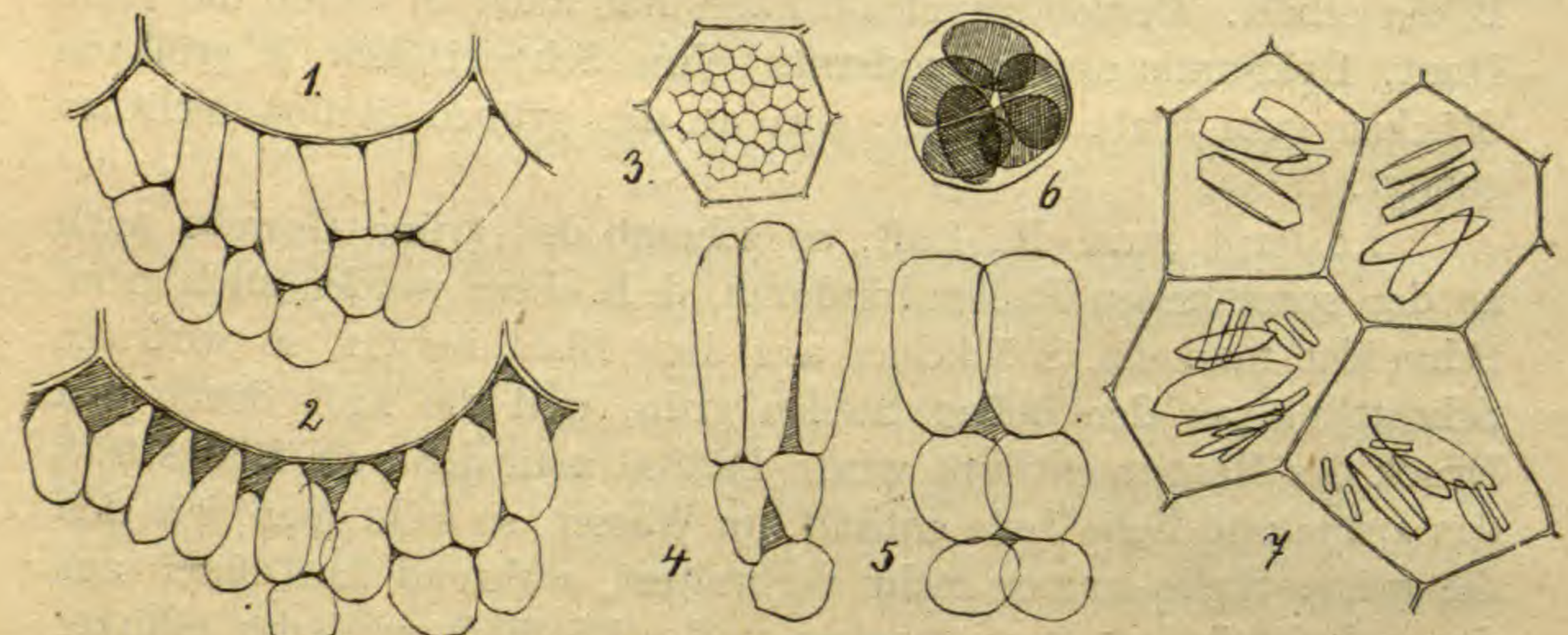


Fig. 1—3. *Calathea Chantrieri.* 1—2 Blattquerschnitt. 1. Unterer Teil einer Hypodermazelle mit angrenzenden Pallisadenzellen, von einer dunklen Stelle des Blattes. 2. Dasselbe von einer hellen Stelle, die Intercellularräume sind schraffiert. 3. Eine Hypodermazelle mit dem Netz der angrenzenden Pallisadenzellen, von unten gesehen, schwächer vergr. als 1 u. 2. Fig. 4—6. *Calathea Lietzei.* 4—5 Blattquerschnitt. 4. Assimilationsgewebe von einer dunklen Stelle. 5. Dasselbe von einer hellen Stelle. 6. Zelle des Schwammparenchyms mit Chlorophyllkörnern. Fig. 7. *Calathea Chantrieri.* Vier Hypodermazellen der Oberseite mit Kristallen, von der Fläche gesehen.

auch bei durchfallendem Licht. Schon daraus geht hervor, daß hier kein Unterschied im Chlorophyllgehalt an den hellen und dunkeln Stellen vorhanden sein kann. An den grünen Stellen ist das Blatt etwa 0,37 mm dick, an den hellen nur etwa 0,29 mm. Der Unterschied der Maße beruht hauptsächlich auf der verschiedenen Höhe der Hypodermazellen der Oberseite. An den grünen Stellen schließen sich die Pallisadenzellen dicht an die Hypodermazellen an und sind

1) Untersuchungen über den Bau bunter Laubblätter usw. (Bot. Centralblatt 1886, 7. Jahrg. Bd. 28, S. 84 ff. mit Taf. I.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch unter einander dicht verbunden, so daß sehr geringe Interzellularen entstehen. An den hellen Stellen spitzen sich die Palisadenzellen nach oben zu, so daß sie hier unter sich aus einanderweichen und auch nur mit den Spitzen die Hypodermazellen erreichen. (Text-Fig. 1 u. 2.) Es entstehen also eine Menge Interzellularen, die mit Luft erfüllt sind und eine Schicht bilden, an der das einfallende Licht fast ganz reflektiert wird. Wenn man auf einem Flächenschnitt die Hypodermazellen von unten betrachtet, so kann man — war der Schnitt an einer dunklen Stelle geführt — das Netz der Pallisadenzellen deutlich darauf ausgebildet sehen, (Text-Fig. 3), während man an den hellen Stellen niemals solche Bilder erhält. Dementsprechend kann man auch an diesen die obere Haut, Epidermis und Hypoderma, ohne Schwierigkeit in größeren Stücken vom Blatt abziehen, was an den grünen Stellen nicht so gelingt.

Entfernt man die Luft, so scheint das grüne Gewebe auch an den sonst hellen Stellen hindurch, d. h. diese werden auch grün. Schneidet man ein Stückchen aus dem Blatt heraus, so wird die Schnittlinie an den hellen Stellen grün, weil die Luft durch den Druck des Messers entfernt wird. Erhitzt man dann ein Blattstück, das grüne und helle Teile enthält, im Wasser, so sieht man, wie sich die grüne Stelle immer mehr verbreitert, während Luftblasen aus den Schnitträndern hervortreten, und schließlich wird das erhitzte Stück gleichmäßig grün.

Es kommt aber noch etwas hinzu, um den silbergrauen Glanz an dem Blatt hervorzurufen, nämlich der Kristallreichtum des Hypodermas der Oberseite. Dieser Gehalt an Kristallen scheint bei den Blättern derselben Art zu wechseln, vielleicht dem Alter nach, doch kann ich darüber keine bestimmten Angaben machen, da mir nicht beliebige Mengen an Material zu Gebote standen. Bei dem untersuchten Blatt von *C. Chantrieri* enthielt fast jede Zelle des Hypodermas 4—6 größere und daneben oft zahlreichere kleine, säulenförmige Kristalle, die den größten Teil des Innenraums der Zelle einnahmen, mag man sie im Quer- oder im Flächenschnitt betrachten. (Text-Fig. 7.) Auffallend ist, daß viele dieser Kristalle an den Längsseiten gewölbt und oben und unten zugespitzt erschienen wie eine Navicula, so daß ihre Form wohl noch genauer studiert zu werden verdient. Einen Unterschied zwischen den grünen und hellen Teilen habe ich in Hinsicht auf den Kristallgehalt nicht finden können und nehme daher an, daß sie im durchfallenden Licht nicht zur Wirkung kommen, im reflektierten aber durch vielfache Brechung der Strahlen eine glitzernde Wirkung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hervorrufen. Dies scheint mir ein Moment zu sein, das bei der Blattfärbung bisher noch nicht bemerkt worden ist.

C. Wiotiana verhält sich im wesentlichen wie die vorige Art, doch sind viel weniger Kristalle in den Hypodermazellen vorhanden. Bei *C. Oppenheimiana* fand ich gar keine Kristalle an den grünen Stellen, an den hellen wenigstens einzelne kleine. Das Assimilationsgewebe ist hier auffallend stark und besteht aus etwa sechs Schichten, deren vier oberste das Pallisadenparenchym darstellen. Dieses zeigt in typischer Weise den Bau der von oben nach unten allmählich sich vermindernden Zahl von Zellen, indem mehrere der oberen Schicht auf eine der unteren vereinigt werden, letztere bilden die sogen. Sammelzellen. Das Schwammparenchym ist sehr lacunös gebaut. Die Hypodermazellen der Unterseite sind auffallend niedrig und enthalten Kristalle.

Bei der sehr merkwürdig gezeichneten *C. Massangeana* werden die hellen Teile ebenfalls dadurch hervorgerufen, daß eine Luftschicht zwischen dem Hypoderma und dem Assimilationsgewebe entsteht. Hier kommt noch hinzu, daß das jugendliche Blatt dunkle Flecken von schön sammetbrauner Färbung besitzt, die am alten Blatt nur noch dunkelgrün aussehen. Diese Färbung wird dadurch hervorgebracht, daß hier die Epidermiszellen papillös ausgebildet sind und Anthocyan enthalten, auch fehlen hier die Spaltöffnungen. An den übrigen Stellen der Oberseite sind die Epidermiszellen flach, nicht papillös, und treten einzelne Spaltöffnungen auf. Auf der Unterseite sind alle Epidermiszellen flach, auch da, wo sie Anthocyan enthalten. Den dunkeln Flecken der Oberseite nämlich entsprechen auf der graugrünen Unterseite rot überlaufene Stellen, die aber nicht so scharf begrenzt sind wie jene. Mit dem Alter verschwindet auch hier der rote Farbstoff.

Ueberblicken wir das, was wir über die anatomische Grundlage der Entstehung von den Zeichnungen auf den Blättern kennen gelernt haben, so können wir zwei Typen unterscheiden. Bei dem einen ist ein Unterschied zwischen hellgrün und dunkelgrün, aber in rein grünen Tönen, bei dem andern zwischen graugrün und rein dunkelgrün vorhanden. Der erste benutzt zum Hervorbringen der Unterschiede dreierlei anatomische Verhältnisse, nämlich erstens die verschiedene Menge an Farbstoff, wie sie besonders in der verschiedenen Größe der Chlorophyllkörner zum Ausdruck kommt, zweitens die Gestalt der Pallisadenzellen, durch die auf derselben Ebene mehr oder weniger Zellen mit mehr oder weniger Chlorophyllkörnern untergebracht werden, drittens die stärkere oder schwächere Entwicklung von Lufträumen unter der Pallisadenschicht, wodurch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehr oder weniger des hindurchgehenden Lichtes absorbiert wird. Die beiden letzten Umstände können zum Hervorbringen der Unterschiede genügen, so daß auf das dritte Mittel, die Unterschiede in der Größe der Chlorophyllkörner, verzichtet werden kann.

Bei dem zweiten Typus ist ein Unterschied zwischen hellgraugrün und reinem Grün vorhanden, und er wird hervorgebracht, indem eine zwischen dem Hypoderma und dem Pallisadenparenchym befindliche Luftschicht durch totale Reflexion des Lichtes das grüne Gewebe nur matt durchscheinen läßt. Die Wirkung kann noch dadurch verstärkt werden, daß die Hypodermazellen an den hellen Stellen niedriger sind als an den grünen (*C. Chantrieri* und *Wiotiana*) und durch das Auftreten zahlreicher Kristalle in den Hypodermazellen, wodurch ein Glitzern in der silbergrauen Färbung entsteht, wie bei *C. Chantrieri*. Es handelt sich also in diesen Fällen um geringe quantitative Veränderungen: etwas mehr oder weniger Chlorophyll, höhere oder niedrigere und breitere Pallisadenzellen, mehr abgerundete oder in Fortsätze ausgezogene Zellen des unteren grünen Gewebes, oben breitere oder spitzere Pallisadenzellen höhere oder niedrigere Hypodermazellen und mehr oder weniger Kristalle in diesen. Nur das Auftreten des Anthocyans ist scheinbar etwas neues, wir wissen aber nicht, ob hier nicht auch nur ein sehr geringer Unterschied in chemischer Hinsicht vorliegt, indem der Stoff, der die rote Färbung bewirkt, auch in den farblosen Zellen, nur mit einer geringen Modifikation in der Zusammensetzung vorhanden ist.

Es kostet also der Pflanze, wenn man so sagen darf, sehr wenig, wenn sie die so auffallenden Zeichnungen an den Blättern hervorbringen will. Aber wie kommt sie dazu, dies zu tun? Auf diese Frage wollen wir in einem zweiten Abschnitt die Antwort zu geben versuchen.

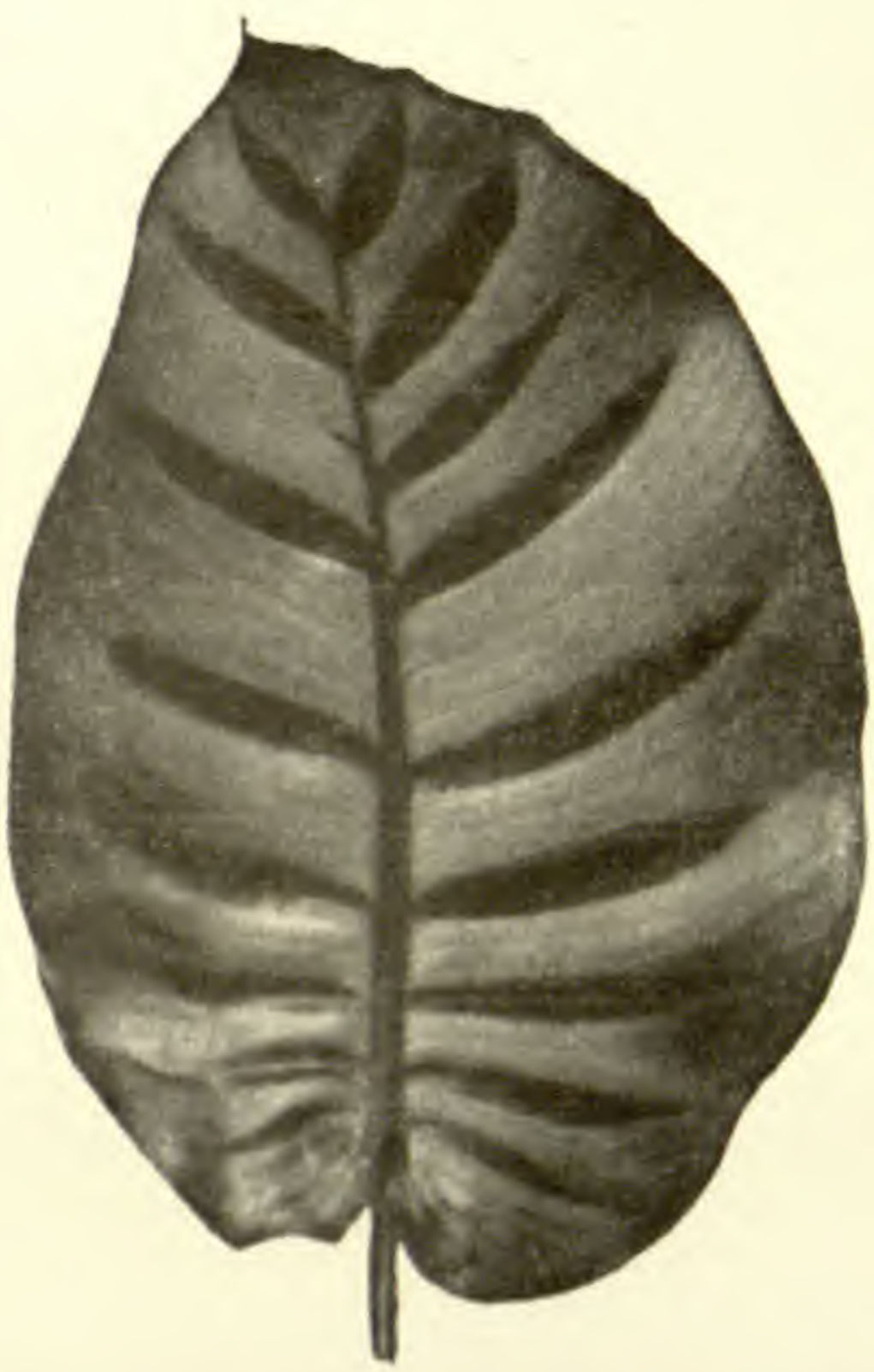
Erklärung der Tafel VII.

Fig. 1. Blatt von *Calathea Oppenheimiana* (Morren) K. SCHUM.
Fig. 2. *C. Chantrieri* (hort.?).
Fig. 3. *C. Wiotiana* JAKOB MAKOY. Da die Zeichnung bei photographischer Wiedergabe nur undeutlich zum Ausdruck kam, ist das Blatt abgemalt worden.
Fig. 4. *C. Makoyana* MORREN.

Für die photographische Aufnahme bin ich Herrn Dr. BRANDT zu Dank verpflichtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1



2

3

4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 36

Autor(en)/Author(s): Möbius (Moebius) Martin

Artikel/Article: Merkwürdige Zeichnungen auf Marantaceenblättern. 263-270