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

Band LXXX. No. 11. XX. Jahrgang.

Botanisches Centralblatt.

REFERIRENDES ORGAN

für das Gesammtgebiet der Botanik des In- und Auslandes.

Herausgegeben unter Mitwirkung zahlreicher Gelehrten

von

Dr. Oscar Uhlworm und **Dr. F. G. Kohl**

in Cassel in Marburg

Nr. 50. | Abonnement für das halbe Jahr (2 Bände) mit 14 M. durch alle Buchhandlungen und Postanstalten. | 1899.

Die Herren Mitarbeiter werden dringend ersucht, die Manuscripte immer nur auf *einer* Seite zu beschreiben und für *jedes* Referat besondere Blätter benutzen zu wollen. Die Redaction.

Wissenschaftliche Originalmittheilungen.*)

Weitere Beobachtungen über die Biologie von *Helleborus foetidus.*

Von

Professor Dr. F. Ludwig

in Greiz.

2. Anpassungen an die winterliche Entwicklung.

Ein wesentlicher Theil der Entwicklung der Vegetationsorgane und des umfangreichen Blütenstandes des *Helleborus foetidus* fällt in das Winterhalbjahr (das wir hier vom 1. November bis 1. Mai rechnen wollen), in die Zeit der Fröste und der Schneefälle, und ich habe am aufgeführten Ort bereits des Näheren gezeigt, wie die jähen Blattbewegungen der Pflanze beim Durchgang der Temperatur durch den Gefrierpunkt, die Heterophyllie und andere Sonderheiten als Anpassungen an eben diese winterliche Entwicklung eine einfache Erklärung finden.

*) Für den Inhalt der Originalartikel sind die Herren Verfasser allein verantwortlich. Red.

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

Wir wollen hier diese Anpassungen auf Grund der Beobachtungen in dem verflossenen Winter 1898/99 noch etwas weiter erörtern.

In meinen früheren Aufsätzen habe ich als Hauptnutzen der winterlichen Entwicklung den Mangel an Concurrenz bei der Ausnutzung des Wohnraumes im Gegensatz zu den Sommerpflanzen hervorgehoben, ich möchte hier als weiteren Nutzen noch den ungeschmälerten Genuss des Lichtes im Winter bezeichnen. Die Pflanze wächst an Bergabhängen im und am Laubwald oder zwischen mehr oder weniger hohem Gesträuch, das sie im Sommer beschattet. Im Winter können, nachdem das Laub gefallen*), die Licht- und Wärmestrahlen der Sonne ungehindert auf ihr Blattwerk fallen, besonders erstere durch Reflexion auf Schnee noch in verstärktem Maasse (aber auch die strahlende Wärme ersetzt vielfach den Mangel an Luftwärme). Ich habe stets im Winter eine üppige Weiterentwicklung der Pflanze bei Temperaturen über Null beobachtet, während aber in anderen Jahren in der Frostzeit die Blütenstände nur bis zum Freiwerden einzelner Blütenglöckchen sich entwickelten, waren in diesem milden Winter die zahlreichen und sehr üppigen Blütenstände des einzelnen Stockes bereits im December differenzirt und im Februar, März waren die einzelnen Blütenglöckchen völlig zur Aufnahme der Insekten bereit (vergl. Fig. 2), nur einzelne Blütenstände zeigten jetzt erst die Anfänge der Differenzirung in freie Blüten.

In welchem Grade die winterliche Entwicklung durch die Fröste unterbrochen wurde — der Schneefall in Greiz war in diesem Jahre nur unbedeutend (im Gegensatz zu den früheren Beobachtungsjahren 1895—1898) — zeigt am deutlichsten die folgende Tabelle der Temperaturextreme in Greiz für das letzte Winterhalbjahr (beobachtet 9 h. p. m.).

Es waren hiernach in den Monaten November, December, Januar, Februar, März und April 100 Tage völlig frostfrei mit Maximaltemperaturen von 13,0° C, 10,9°, 12,3°, 17,1°, 18,1°, 16,0° in den einzelnen Monaten, 81 Tage waren Frosttage (Minimaltemperatur unter Null), davon aber nur 16 Tage Eistage (Maximaltemperatur unter Null). An den Frosttagen nahmen die Blätter aber auch nur während der Lufttemperatur unter Null „Schneestellung" ein, über Null — und häufig kamen Tags Temperaturen über 10° C. sogar solche bis 18,1° vor — richteten sie sich auf und waren assimilatorisch thätig und das Wachsthum ging ungehindert vor sich. Es blieben von den 181 Tagen der Frostperiode also nur 16 Tage, an denen die Entwicklung unserer Winterpflanze sistirt war.

---

*) Auch das Blühen findet noch vor der neuen Belaubung der Buchen (in Greiz 1899 am 20. April) statt, ebenso wie das von *Daphne Mezereum*, *Hepatica triloba* etc., also zur Zeit, wo diese Pflanzen noch im Vollgenuss des Lichtes sind.

Temperatur-Extreme (9 h. p.).

Schneehöhe und Blattstellung*) des *Helleborus foetidus* in Greiz.

Datum	November Maxim.	November Minim	November Blattstellg.	Dezember Maxim.	Dezember Minim.	Dezember Blattstellg.	Januar Maxim.	Januar Minim.	Januar Schneehöhe in cm	Januar Blattstellg.	Februar Maxim.	Februar Minim.	Februar Schneehöhe in cm	Februar Blattstellg.	März Maxim.	März Minim.	März Schneehöhe in cm	März Blattstellg.	April Maxim.	April Minim.	April Blattstellg.
1.	10,6	8,0	+	3,9	−1,4	—	5,1	−3,2		—	−1,6	−10,6	2	—	4,8	3,5		+s	11,9	−3,1	—
2.	10,8	4,1	+	6,8	3,0	+	4,8	0,9		+	0,2	−8,3	2	—	13,0	5,0		+s	14,5	7,1	+
3.	12,0	7,8	+	9,0	6,0	+	2,5	−0,5		—	−1,6	−7,5	5	—	7,7	5,0		+	14,5	6,8	+
4.	10,5	6,7	+	10,2	6,8	+	0,6	−1,0	0	—	−0,1	−8,9	5	—	8,8	2,1		+	13,0	7,5	+
5.	**13,0**	3,7	+	8,0	4,7	+	5,0	0,1		+	0,4	−8,5	5	—	4,4	−6,3	2	—s	11,3	5,4	+
6.	12,0	2,2	+	5,9	1,2	+	3,6	−3,3		—	0,6	−13,1	7	—	1,5	−12,4	0	—s	11,3	2,5	+
7.	10,8	−1,1	—	10,4	**1,1**	+	4,7	−5,2		—	4,1	**−14,4**	0	—	8,1	−8,0	0	—s	**15,2**	5,0	+
8.	9,0	−3,0	—	6,6	2,3	+	5,5	1,6		+	7,7	3,4	0	+	7,5	2,3		+s	8,7	3,0	+
9.	11,1	3,0	+	4,8	0,8	+	7,5	0,4		+	13,0	6,0		+	13,0	3,2		+	6,2	0,6	+
10.	8,3	5,0	+	7,6	3,5	+	3,4	−0,4		—	16,5	10,0		+	**18,1**	−0,6		—	8,0	1,4	+
11.	6,9	2,6	+	**10,9**	7,1	+	3,8	−0,9		—	**17,1**	5,3		+	11,4	0,1		+	9,7	4,7	+
12.	9,0	1,0	+	9,4	7,3	+	4,9	0,9		+	13,9	4,7		+	14,4	−2,5		—	7,5	0,4	+
13.	11,7	3,5	+	9,0	1,9	+	6,1	3,6		+	11,0	5,8		+	9,5	4,1		+	9,0	−1,5	—
14.	10,1	2,3	+	3,8	−0,6	—	5,0	0,6		+	14,8	4,0		+	12,2	−4,1		—	11,0	−1,5	—
15.	9,1	3,1	+	5,0	1,5	+	4,4	2,5		+	13,7	2,2		+	16,8	−2,7		—	15,0	4,1	+
16.	7,5	4,3	+	2,9	−1,3	Schnee —	9,5	3,6		+	12,5	3,4		+	10,8	−1,7		—	12,6	5,5	+
17.	9,2	1,6	+	7,0	−0,4	—	7,5	1,0		+	6,8	5,6		+	11,5	3,2		+	12,8	2,8	+
18.	8,8	−0,2	—	9,1	6,7	+	2,9	**−0,7**		—	10,5	−0,6		—	7,4	−1,3		—s	13,0	−0,4	—
19.	9,1	−2,7	—	9,0	5,1	+	8,9	2,6	0	+	11,7	−1,9		—	4,0	−2,6	0	—s	8,0	5,8	+
20.	10,6	**−4,1**	—	5,7	−1,0	—	8,5	6,4		+	6,5	0,1		+	2,4	−2,3		—s	7,4	5,4	+
21.	9,6	−3,5	—	−0,4	−6,0	Schnee —	10,3	6,5		+	2,7	−1,1		—	−1,5	−8,0	1	—s	14,1	0,0	+
22.	2,6	−1,7	—	−0,1	**−10,5**	—	**12,3**	4,0		+	6,0	−5,4		—	3,1	−10,6	1	—s	8,2	0,5	+
23.	0,9	−1,3	—	1,0	−1,0	—	8,8	4,0		+	5,4	−1,5		—	3,0	−4,9	6	—s	7,6	−2,0	—
24.	3,0	−2,0	Schnee —	0,7	−4,8	—	5,5	−1,9		—	0,8	−2,9	0	—	−1,5	**−14,2**		—s	15,0	−3,4	—
25.	7,1	−0,1	—	−2,6	−5,4	—	−0,8	−2,4	1	—	−1,6	−6,2	0	—	1,6	−12,1	0	—s	**16,0**	**0,8**	+
26.	8,8	0,0	+	−1,1	−6,0	—	−1,5	−3,3	2	—	−4,1	−9,4		—	3,1	−7,8	0	—s	14,0	8,0	+
27.	7,6	0,9	+	3,0	−2,9	—	−2,0	−6,6	1	—	2,2	−8,9		—s	10,6	0,5	0	+	13,5	3,0	+
28.	8,0	4,2	+	6,1	−1,3	—	−2,3	**−11,5**	1	—	6,0	−9,6		—s	14,5	1,4		+	16,1	1,6	+
29.	9,4	1,2	+	4,0	2,2	+	−1,0	−10,1	1	—					**18,2**	1,0		+	18,8	1,5	+
30.	5,4	3,1	+	4,9	1,7	+	+0,8	−2,0	3	—					11,4	6,4		+	13,8	6,9	+
31.				4,1	−1,0	—	+0,2	−9,0	2	—					7,5	0,4		—			

*) Es bedeutet + die Normalstellung der Blätter, — das Senken des Blattes im Blattstiel, s schlaff herabhängender Blütenstand.

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

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

Von besonderem Interesse war das Verhalten der Inflorescenzen, die in anderen Jahren dicke unentfaltete Endkolben oder noch wenig verzweigte Cymenäste bildeten, von denen erstere bei Frost aufrecht blieben, letztere gleich den jungen vegetativen Terminalsprossen nur schwach zur Seite geneigt waren. In dem Jahre 1898/99 waren die Blütestände zur Frostzeit völlig entfaltet. Die Inflorescenzaxen bogen sich bei Frost stark abwärts, richteten sich aber bei Thauwetter nur dann sofort wieder auf, wenn der Boden nicht mehr gefroren war, im anderen Falle hingen sie schlaff und wasserleer herab, als wenn sie verwelkt wären, und blieben bei eintretender Erniedrigung der Lufttemperatur unter Null, und in diesem Zustand (vergl. Fig. 1), sobald dann auch der Boden aufthauete, richteten sie sich wieder straff auf. Einige dieser Perioden der Eistage und ihnen folgenden Frosttage mit niederer Maximaltemperatur waren etwas länger; so blieben die Blütenstände schlaff herabhängend vom 27. Februar bis zum 2. März, nachdem sie an den Eistagen des 25. und 26. Februar sich schwach herabgebogen hatten und so gefroren waren, weil am 27. Februar zwar Thauwetter eintrat, aber die anhaltende Kälte von ca. —9° C einen Bodenfrost erzeugte, der erst am 2. März einer Wärme von +13° C wich. Ein zweiter derartiger Fall erstreckte sich vom 5.—8. März. Nach einer Kälte von —12,4° am 6. März und —8,0° am 7. März trat am 6. März Thauwetter bei 1,5° und am 7. März sogar bei 8,1° ein, der Boden war aber noch gefroren und thauete erst am 8. März (Max. 7,5, Min. 2,3) völlig auf. Die Blütenstände hingen am 6. und 7. März welk und schlaff herab, um sich erst am 8. März wieder aufzurichten. Eine letzte derartige Periode erstreckte sich vom 18.—26. März, wo noch zwei Frosttage das Aufthauen des Bodens hemmten. Am 27. März war wieder alles straff aufrecht (vergl. Fig. 1 vom 26. März und Fig. 2 vom 27. März). Es war in diesen Fällen geradezu erstaunlich, dass sich die fast welken Blütenzweige wieder aufrichteten, und Laien, die an meinem Garten vorbeigingen und sich oft über das Wiederaufrichten der Pflanzen nach dem Frost gewundert hatten, sprachen die Ueberzeugung aus, dass die Blütenstände sich in dem betreffenden Falle sicher nicht wieder erholen könnten. — Das verschiedene Verhalten der Blütenstände und der Blätter der Luft- und Bodentemperatur gegenüber, drängte mir die Annahme auf, dass die Abnahme der Turgescenz der Blütenstandsaxen, wie (der Bltattstiele und besonders) des Blattstielgelenkpolsters seinen Grund hat in einem Rücktritt des Wassers der saftigen Gewebe in den blättertragenden unteren Theil des Stammes, dass dieses Reservewasser unter gewöhnlichen klimatischen Verhältnissen stets ausreicht, um — auch bei fortdauerndem Bodenfrost — die Turgescenz des Gelenkpolsters über 0° Lufttemperatur wieder herzustellen, dass es dagegen nicht ausreicht, um den an den gegen Verdunstung weniger geschützten höher gelegenen (ca. 30 cm hohen) Blütenständen erzeugten Wasserverlust völlig

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zu decken. Hierzu ist neue Zufuhr von Bodenwasser durch die Wurzeln erforderlich. Dass zur Turgescenz der Blätter das Bodenwasser nicht nöthig ist, zeigte noch folgender Versuch: Am 25. März stellte ich einen Blumentopf mit zwei jungen aus Samen gezogenen *Helleborus*-Pflänzchen bei —5° aus dem warmen Zimmer einige Stunden vor das Fenster. Die eine Pflanze mit nur zwei Blättchen bog letztere und die beiden noch frischen Cotyledonen krallenförmig nach unten, während eine andere Pflanze mit acht Blättern die Blattstiele nach unten und den oberen Theil des Stengels zur Seite bog. Im warmen Zimmer richteten sich sofort Stengel und Blätter wieder auf, obwohl der Boden (und die Wurzeln) noch fest gefroren waren.

Welche Einrichtungen im Spaltöffnungsapparat, Gelenkpolster etc. dem gegen Temperaturschwankungen um Null so ausserordentlich empfindlichen *Helleborus*-Protoplasma behilflich sind, diese zweckmässigen Absperrungen und Zuleitungen des Wasserstromes*) auszuführen, dies zu untersuchen lag vorläufig ausserhalb des Planes dieser Mittheilungen.

Der blättertragende untere Theil des grünen Stengels ist stets saftig und im hohen Grade nicht nur gegen Biegung und seitlichen Druck geschützt, sondern besonders auch gegen radialen Druck von innen nach aussen.

Unter der derben Epidermis finden sich 7—10 peripherisch orientirter Reihen von sehr derben elastischen Collenchymzellen, die eine sehr dehnbare Aussenrinde bilden, auch die äusseren elliptischen Zellen der grünen Innenrinde sind gleich gerichtet und derbwandig. Das Stereom bildet nun einen sehr dicken Hohlcylinder. Bei Druck von innen (z. B. Einschieben einer Bleistiftspitze) treten die speichenförmig angeordneten Elemente derselben nur vorübergehend auseinander und es lässt sich der Durchmesser des Stengels verdoppeln, ohne dass die Aussenrinde hierdurch zersprengt würde. Die Zellen des innerhalb des Stereomcylinders gelegenen Markes stellen im Querschnitt des Stengels ein mehr oder weniger weitmaschiges Netz dar, dessen Maschenwände durch meist einschichtige Zellreihen gebildet werden. Bei starkem Frost ist besonders dieser Innenraum mit Eis erfüllt, die Aussenrinde wird aber nie zersprengt. Der Querschnitt der Basis des Blattstiels zeigt im Innern gleichfalls ein lockeres Grundgewebe, in dem die Gefässstränge eingelagert sind.**) Bei sehr niedriger Temperatur erkennt man unter der Lupe feine Eiskrystalle im Innern um die Fibrovasalbündel herum. Thaut man die Schnitte rasch auf, so bleiben die durch

*) Von einer Herabsetzung des Turgors durch theilweises Auskrystallisiren des Wassers kann unter gewöhnlichen Verhältnissen bei *Helleborus* kaum die Rede sein. Erst bei niederen Temperaturen käme die Frostwirkung im Innern der Pflanze in Betracht.

**) Der Blattstiel gehört zu dem II. Typus Preuss'. (Preuss, Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Inaugural-Dissertation. Berlin 1885.)

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

das Eis in der Umgebung der Stränge erzeugten Lücken noch sichtbar (Fig. 4c.), während sie bei allmählichem Aufthauen wieder durch das sich ausdehnende Nachbargewebe ausgefüllt werden. Die Unterhaut des Blattstieles, aus Epidermis und Nachbarcollenchym gebildet, löst sich ab und bleibt natürlich auf den Querschnitten dauernd getrennt, während im natürlichen Verband mit dem Stengel nach der Temperaturerhöhung der Zwischenraum wieder ausgefüllt wird.

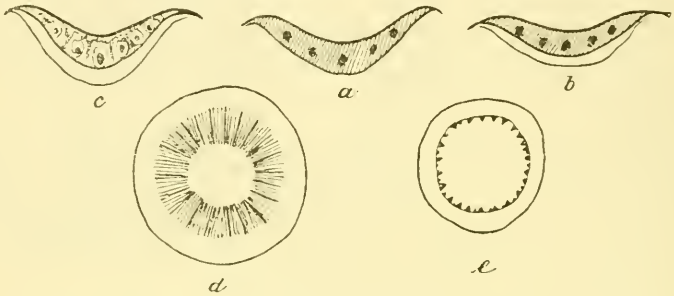

Fig. 4.
a, *b*, *c* Querschnitte der Blattstielbasis, *a* bei gewöhnlicher Temperatur, *c* des gefrorenen und danach rasch aufgethauten Stieles, *b* des langsam aufgethauten Stieles.
d Querschnitt des unteren blatttragenden Stengels, *e* Querschnitt der Hauptaxe des Blütenstandes.

Die Infloreseenzaxen haben den dicken Stereomcylinder nicht, und auch bei jungen Stengeln ist er noch schwach entwickelt, so dass beide bei Herabsetzung des Turgors in Folge Temperaturerniedrigung sich zur Seite biegen oder herabhängen. — Da der untere Theil der Hauptäste der Pflanze (cfr. Fig. 1 und 2), die eine candelaberähnliche Verzweigung zeigt, horizontal der Erde aufliegt (erst am Ende richten sie sich auf), so ist er meist mit Laub etc. bedeckt und mehr gegen Kälte geschützt als der obere Theil.

Die Deutung der winterlichen Blattbewegung bei *Helleborus foetidus* als Mittel, die Axe auch bei Schneefall aufrecht zu erhalten, findet, wie ich glaube, eine weitere Bestätigung in Beobachtungen, die ich an Pflanzen im Freien während des Sommers und an jungen aus Samen im Zimmer gezogenen Pflanzen machte. Bei ersteren fand ich die unteren Blätter häufig nach unten zurückgebogen, so dass das vegetative Stammeende oder der Blütenstand über das Laub — das der Boden bedeckte — emporgehoben wurde. Bei einem Keimling, der zwischen den dichten Aesten einer *Stapelia* im Blumentopf aufgegangen war, hatte in Folge Lichtmangels das hypocotyle Stengelglied eine Länge von 3—4 cm erreicht, die stark verlängerten Keimlappen hatten sich hakenförmig nach unten gebogen. Nachdem ich das Pflänzchen in einem grösseren Topf isolirt hatte, entwickelte sich das erste Blatt mit langem Stiel, der sich mit dem Blatt nach unten zu, dann wieder nach oben, zu einem dreiviertel Kreis bog,

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

als wenn er gleichfalls eine Stütze suchte. Eine andere Keimpflanze, die ich im Topf im Zimmer zog, trug die kürzeren Cotyledonen dicht am Boden. Die Axe blieb auch später nach üppiger Entfaltung des Blattwerkes stets senkrecht in Folge zweckmässiger Auswärtskrümmungen der Blattstiele. Im Oktober war die Pflanze aufgegangen. Am 8. December 1898 hatte sich das II. Blatt genau senkrecht gestellt und an seiner Basis wurde aus dessen Scheide das III. Blatt sichtbar, während der Stiel des I. Blattes rechtwinkelig zur Axe stand und die Spreite horizontal ausbreitete. Am 26. December nahm das II. Blatt noch die Verticalstellung ein, der Stiel des Blattes III bildete damit einen Winkel von ca. 30°, an seiner Basis war ein neues Blatt in der Knospenlage sichtbar. Am 2. Januar 1899 hatte der Stiel des III. Blattes die Verticalstellung, Blatt IV war an seiner Basis hervorgebrochen, I hatte sich mit der Spreite zu Boden gesenkt und II hat den Stiel bis zu 45° nach aussen gebogen. Am 11. Januar. Blatt II (nahezu entgegengesetzt I) mehr als rechtwinkelig nach unten gebogen, IV vertical, der Stiel von III dazu unter 30° geneigt. Aus der Scheide von IV die Anlage von V durchscheinend. Am 19. Januar. I durch *Arion hortensis* zerfressen, II bis zur Erde gebogen, III 45° zur Axe, IV noch vertical, V entwickelt (Blatt I—IV waren dreizählig, V vierzählig). Am 20. Februar Blatt IV Stiel bogig nach unten gekrümmt (I und II waren entfernt worden); V Stiel vertical, VI (fünfzählig) entfaltet. — 26. Februar: VI an Verticalstellung mit der Anlage von VII an der Basis, V Stiel bis etwa 40° nach aussen gebogen, zu dem Blatt IV das Gegengewicht bildend. — 14. März: VI in Verticalstellung, VII (mit Anlage von VIII) etwas zur Seite gebogen, IV und V noch das Gleichgewicht haltend. — 24. März: VIII entfaltet, VII in Verticalstellung, VI schwach nach IV zu, V stärker nach aussen gebogen. — 1. April: VIII in Verticalstellung, IV in Knospenlage, VII und VI etwa 30° zur Axe, V noch horizontal, IV zu Boden gebogen und verwelkt. Aus den Achseln von I, II und III Seitensprosse hervorkommend. — 20. April: IX vertical (Blatt VI bis IX fünfzählig), X mit Anlage von XI, ca. 25° (VIII abgeschnitten zur Untersuchung), VII (unter ca. 60°) und VIII (ca. 85°) nach aussen gebogen, VI ganz nach unten gebogen mit zur Erde liegender Spreite. Das Exemplar wurde sodann in den Garten verpflanzt, wo es bis Mitte Juli 7 weitere Blätter gebildet hat (Blatt No. 10—13 waren 7-zählig, No. 14—19 9-zählig). Der Stengel ist hinreichend erstarkt und es fanden von Blatt 8 an keine Abwärtskrümmungen mehr statt.

Die Bewegungen der unteren Blätter nach aussen und abwärts erfolgten so, dass der Schwerpunkt möglichst tief in oder nahe der Achse erhalten blieb und die Pflanze trotz ihres noch dünnen Stengels ihre verticale Lage beibehielt. Mag man nun diese Einrichtungen als Stütz- oder Klettervorrichtungen deuten oder als solche zur Erhaltung und Festigung des Gleichgewichtes (Verlegung des Schwer-

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

punktes nach der mechanischen Unterstützungsfläche zu) — jedenfalls wird durch sie, wie durch die winterlichen Gewohnheiten der Pflanze (letztere auch bezüglich der oberen jüngeren Blätter) eine Aufrechterhaltung der Axe erreicht, die im Sommer und Herbst durch Wind und Laubfall etc., im Winter durch Schneedruck gefährdet wird.

Meine bisherigen Beobachtungen machen es wahrscheinlich, dass die Exemplare des *Helleborus foetidus*, obwohl sie hinsichtlich der Blühgewohnheiten, wie in Bezug auf ihr winterliches Verhalten weit übereinstimmen, doch in mancher Beziehung je nach der Herkunft ein verschiedenes Verhalten zeigen — es gilt auch für die Pflanzenwelt das Sprüchwort: Andere Länder, andere Sitten. Doch sind hinsichtlich dieser Punkte weitere Beobachtungen erforderlich.

Ich cultivirte im Garten auf einem Beet nebeneinander Exemplare aus Vernayaz bei St. Maurice oberhalb des Rhonethales und solche aus der Rhön von der Lichtenburg bei Ostheim. Zunächst fiel es mir auf, dass die Ostheimer Exemplare, die ich im Sommer 1898 in meinen Garten pflanzte, von Schnecken (*Arion hortensis*, *A. empiricorum* etc.) derart zerfressen wurden*), dass ich sie nur durch besondere Maassregeln vor dem Untergang schützen konnte, während bei den Exemplaren vom Rhonethal auch die jüngsten Triebe fast unversehrt blieben, da sie durch ein Gift hinreichend geschützt sind. Es erinnert das an das Verhalten solaninarmer alter Kartoffelsorten, deren Kraut z. B. im Herbst 1898 an manchen Orten Thüringens von Schnecken abgefressen wurde, während auf den Feldern daneben kein einziger Kartoffelstock Frassspuren zeigte, an coniinfreies Conium, an den gewöhnlichen *Lathyrus silvestris* im Gegensatz zu *Lathyrus silvestris* var. *Wagneriana*, der als Wildfutter angebaut wird, an die Widerstandslosigkeit unseres Weins gegen Rebläuse im Gegensatz zu amerikanischen Reben etc.

Ferner scheint die Rhonethal-Rasse einen viel üppigeren Wuchs zu haben als die Ostheimer, deren Inflorescenzen im Winter bei Frost oft die Erde berühren (im Gegensatz cfr. Fig. 2 der Schweizer-Rasse). Schliesslich hatte die Kälte auf die Ostheimer Exemplare einen nachhaltigeren Einfluss als auf die Rhonethaler, indem nach den ungünstigen Eistag- und Frosttagperioden die Ostheimer Inflorescenzen sich immer, einen Tag oder mehr, später wieder völlig aufrichteten, als die anderen.

Ich hatte vermuthet, dass in den Botanischen Gärten andere bienne oder perenne Staudengewächse existirten, welche gleich *Helleborus foetidus* (und *Euphorbia Lathyris*) eine winterliche Entwicklung zeigten. Eine Umfrage bei mir bekannten Botanikern ergab jedoch, dass theils üble Erfahrungen mit einzelnen Arten

*) Die knopflörmigen Trichome, welche sie ebenso wie die Schweizer Exemplare an den Blütenstielen, jungen Blattstielen und Blättern tragen — meist sind dieselben aufwärts gerichtet — dienen hiernach kaum als Schutzmittel gegen Schneckenfrass. (Ob etwa der Wasseraufnahme?)

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

zu der Praxis geführt haben, alles im Herbst mit Laub zu bedecken oder abzuschneiden, theils fehlte an einigen Orten zur Zeit der Umfrage der Frost noch gänzlich oder die Pflanzen waren alle tief im Schnee geborgen.

Einige Ergebnisse der Umfrage seien aber hier hervorgehoben:

In Salzburg zeigten am 26. Januar nach Mittheilung von Prof. Dr. Eberh. Fugger und des botanischen Gärtners Ludwig Glaab nur 3 Pflanzen frische Blattentfaltung über Schnee: *Euphorbia Lathyris*, *Helleborus foetidus* und *Teucrium Scorodonia*, die auch bei wärmerer Witterung die Blätter bei Temperaturabnahme senkten, bei Zunahmen hoben (vergl. meine Abb. in Mutter-Erde. Fig. 1), am 6. Februar waren *Helleborus* und *Teucrium* unter Schnee, *Euphorbia Lathyris*, das allein über den Schnee hinausragte, liess die Blätter hängen (am 16.), bei 10° R betrug der Blattwinkel des Beobachtungsblattes 64° R, am 19. Januar bei 80° R 70°; am 21. Januar bei +2° R 76° und am 6. Februar bei —6° 152°.

In Innsbruck (nach Professor E. Heinricher und Universitätsgärtner Bilek) waren am 15. Januar sämmtliche Pflanzen im Garten unter Schnee begraben und auch am 29. Januar lag der Schnee noch so hoch, dass die Pflanzen nicht hervorschauten. Nur bei *Euphorbia Wulfenii* und *Brassica nigra* wurde ein ähnliches Verhalten wie bei *Euphorbia Lathyris* beobachtet. Bei Frost lagen die Blätter nach unten dem Stengel fast parallel, bei Thauwetter richteten sich die jüngeren Blätter auf. Aus St. Petersburg theilte mir Prof. M. Woronin unterm $\frac{\text{28. Januar}}{\text{9. Februar}}$ mit, dass alles unter tiefem Schnee stecke, dass aber der Gärtner am Botanischen Garten der Petersburger Universität, R. Nymann, die von mir bei *Helleborus foetidus* und *Euphorbia Lathyris* beobachteten Eigenthümlichkeiten auch bei *Saxifraga crassifolia* gesehen habe, die Blätter nehmen hier im Spätherbst beim Schneefalle immer eine mehr oder minder verticale Lage ein, während sie im Sommer immer horizontal ausgebreitet sind. Im Frühjahr, nach dem Abschmelzen des Schnees, sehen die Blätter ganz frisch grün aus und haben wieder ihre normale horizontale Lage erhalten. In Christiania werden (nach Prof. Wille) die Pflanzen im Winter gedeckt, hauptsächlich, weil zu wenig Schnee liegt, gewöhnlich verschwindet der Schnee mehrmals im Laufe des Winters, die Pflanzen werden dann von der Wärme zum Hervorsprossen herausgelockt und werden von den folgenden kalten Nächten getödtet. In St. Petersburg, wo die Kälte viel schlimmer ist, können viele Pflanzen viel besser aushalten, weil sie vom Schnee continuirlich gedeckt und geschützt werden.

In Berlin waren am 24. Januar alle Systempflanzen mit Laub bedeckt. Dabei erfriert nach Mittheilung Dr. Lindau's

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

Euphorbia Lathyris bisweilen, „bedurfte also einer besseren Deckung" — es ist dies auffällig gegenüber der Thatsache, dass im Thüringer Gemüsegarten diese Springwolfsmilch Jahr aus Jahr ein als Unkraut unbedeckt überwintert, ohne zu erfrieren.

Im gleichen Maass verwunderte mich die Mittheilung von Dr. Herm. Ross aus München, „bei uns erfriert *Helleborus foetidus* meist, wenn er nicht sehr gut gedeckt wird, ebenso *Euphorbia Lathyris*; andere Sachen haben wir nicht, die die Blätter behalten". In Jena war im Winter *Euphorbia Lathyris* wie auch *Helleborus foetidus* vorhanden und zeigten die beschriebenen Eigenthümlichkeiten. Beide waren aber nur in dürftigen Exemplaren vorhanden und die Notiz meines Berichterstatters (Oberlehrer Dr. Unrein) über *Helleborus foetidus* lautet: Bei Frost Stengel umgebogen, Blüten am Boden liegend, so dass sie diesen mit den Staubfäden berühren. Bei 4—5° R war alles aufgerichtet. Hier wie in München scheint eine der Ostheimer Form analoge, kleinere empfindlichere Rasse des *Helleborus foetidus* in Frage zu kommen (auch könnte, was ich augenblicklich nicht controlliren kann, für München die Vertheilung der Eis- und Frosttage eine ungünstige sein).

Eine Blattbewegung wurde auch bei *Euphorbia Geradiana*, *Alyssum Wierzbeckii*, *Vesicaria cretica* und *Biscutella laevicata* beobachtet.

In Göttingen waren nach Auskunft von Prof. Dr. Peter am 9. Januar die Pflanzen im System bereits abgeschnitten, doch war eine grössere Anzahl von Stauden etc. am 9. Januar — Schnee und Frost gab es bis dahin in Göttingen nicht — noch grün: *Ruta graveolens*, *Dorycmium herbaceum*, *Ulex europaeus*, *Veronica latifolia*, *Thymus vulgaris*, *Salvia officinalis*, *Sideritis scordioides*, *Marrubium pannonicum*, *M. vulgare*, *Lamium longiflorum*, *Phlomis Russelliana*, *Ballota nigra*, *Hypericum calycinum*, *Malva silvestris*, *Althaea rosea*, *Lavathera thuringiaca*, *Pyrethum Parthenium*, *Antirrhinum majus* und *Pentastemon Digitalis*.

Scheint nach den Ergebnissen dieser Umfrage die Zahl echter Winterpflanzen (der „Chimonophilen"), die auch über Schnee weiter wachsen und sonst Anpassungen an die winterliche Entwicklung zeigen, bei uns auf wenige Arten von *Helleborus*, *Euphorbia*, *Saxifraga* etc. beschränkt und ihre Kenntniss noch wenig verbreitet, so ist andererseits die Zahl niedriger Pflanzen mit bei uns überwinternden krautartigen Laubblättern eine ganz beträchtliche. Sie geniessen in Wintern mit lange dauernder Schneedecke hinreichenden Schutz durch den Schnee, sind aber auch für die schneefreien Frosttage und Eistage auf besondere Weise geschützt. Wir nennen sie zum Unterschied von den immergrünen Gewächsen Chimonochlore (Wintergrüne im besonderen Sinn). An sie schliesst sich eine dritte biologische Gruppe von Pflanzen mit Sonderanpassungen an die Frostperiode, die im Nachwinter und Vorfrühling Blüten und Blätter oder erst Blätter und dann Blüten zur Entwickelung bringen — sie mögen

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

als hemichimonophil bezeichnet werden. Zu den chimonochloren Pflanzen gehören nicht nur viele unserer ersten Frühlingsblumen, wie *Pulmonaria*, *Scrophularia vernalis*, *Bellis perennis*, *Viola odorata* etc., sondern auch viele zweijährige und perenne Gewächse, wie *Verbascum*, *Lunaria biennis*, die oben im Göttinger Verzeichniss genannten Pflanzen etc. Zu den *Hemichimonophilen* gehören z. B. *Galanthus nivalis*, *Leucoium vernum*, *Fritillaria imperialis*, *Eranthis hiemalis* etc., *Hyacinthus*, *Euphorbia dulcis*, deren Blüten- und Fruchtstände bei Frost entweder nickende Stellung einnehmen oder (wie z. B. auch die mächtigen Inflorescenzen von *Fritillaria*) sich der ganzen Länge nach auf die Erde legen, um sich dann bei Thauwetter wieder aufzurichten. Bei eintretendem Schneefall bleiben sie aber im Gegensatz zu den *Chimonophilen* im Schnee vergraben.

Die obigen Eigenschaften der Chimonochloren und Hemichimonophilen sind mannigfach erörtert worden, so z. B. von Göppert (Botan. Zeitung. 1871. No. 24. Wärmeentwicklung in der Pflanze. Bd. I. p. 12 ff.), der auch die Beobachtungen Linné's an *Euphorbia Lathyris* citirt, von Frank (Schenk's Handbuch der Botanik. Bd. III. etc.). Frank constatirte z. B. Abwärtskrümmungen der Blätter von *Allium Victoriale*. Die Wurzelblätter waren bei Frost horizontal auf dem Boden hingestreckt. Meist krümmt sich das Blatt in seiner ganzen Länge abwärts oder es ist nur der Blattstiel, wie bei *Malva silvestris*, *Ficaria verna*, bei kurzgestielten oder sitzenden Blättern, z. B. *Fritillaria imperialis*, die Blattfläche, die sich in der Kälte zurückkrümmt. Was die Stengel anlangt, so sind nach Frank die der *Paeonien*, von *Delphinium*, *Adonis*, *Potentilla*, *Diclytra* etc. mit der Spitze nach aussen zur Erde gebogen, Raps und Kohl haben nur nickende Stengel, bei *Silybum marianum*, *Sonchus oleraceus*, *Senecio vulgaris*, *Urtica urens*, *Mercurialis annua*, *Sinapis alba*, *Poterium Sanguisorba* sind die Blütenstiele wie im welken Zustand im weiten Bogen abwärts gekrümmt, bei *Calendula*, *Chrysanthemum Parthenium*, *Euphorbia helioscopia* nur nickend etc.

Weiter hat E. Warming 1883 in der Botanischen Gesellschaft zu Stockholm (vergl. Botanisches Centralblatt. XVI. 1883. p. 350 ff.) seine Beobachtungen über Pflanzen mit überwinternden dünnen Laubblättern veröffentlicht. Er fand die Zahl dieser Pflanzen weit grösser als er bis dahin geglaubt, und dass dieselben meist auf der Oberseite reich an Gerbsäure sind, die er wegen ihrer hygroskopischen Eigenschaften als Schutzmittel gegen die austrocknenden kalten Winde betrachtet.

V. B. Wittrock hatte im Anschluss daran mitgetheilt (l. c.), dass die wintergrünen Wurzelblätter sich dadurch gegen die Winterkälte schützen, „dass sie anstatt wie im Sommer schräg aufwärts gerichtet zu sein, sich hyponastisch rückwärts und abwärts biegen, so dass sie wenigstens den äusseren Theil der unteren

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

Blattfläche gegen den Boden gedrückt haben. Diese starke Bogenstellung nehmen die Blätter bei uns (in Schweden) im Oktober und November ein und behalten sie bis April oder Anfang Mai". Wittrock führt als besonders auffällige Beispiele wintergrüner (chimonochlorer) Pflanzen an *Hypochaeris maculata*, *Geum urbanum* (auf offenem Felde), *Cerefolium sativum* etc., als Beispiele zeitiger Frühlingspflanzen (hemichimonophiles) *Ficaria verna* und *Fritillaria Meleagris*.

Während die ältere Litteratur das Herabbiegen der Blätter nur als Folge einer Erschlaffung durch das Gefrieren, Auskrystallisiren des Wassers aus den Geweben, betrachtete (starr wird das Organ nach ihr erst, wenn sich so viele Eiskrystalle bilden, dass sie sich zu einer Kruste vereinigen), zeigt Wille besonders durch Untersuchung von *Androsace latifolia*, *Cerefolium sativum*, *Aegopodium Podagraria* und *Geum urbanum*, *Papaver*, *Taraxacum officinale*, *Erodium marchimum*, *Capsella bursa pastoris* etc., dass in vielen Fällen eine solche Erklärung unstatthaft ist. Nach ihm führen die Blattstiele dieser Pflanzen Collenchymbündel, die auf der Unterseite durch den Turgor des Parenchyms im Zustande passiver Spannung erhalten werden. Bei niedriger Temperatur lässt diese Spannung nach, und es muss, da die grösseren Collenchymbündel der Unterseite sich dabei stärker verkürzen als die Oberseite (was Wille*) experimentell nachgewiesen hat) eine Abwärtskrümmung erfolgen.

H. Vöchting hat zuletzt (Ueber den Einfluss der Wärme auf die Blütenbewegungen der *Anemone stellata* [Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik. XXI. 1889. p. 285 ff.], Ueber den Einfluss niedriger Temperatur auf die Sprossrichtung [Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. XVI. 1898. Heft 3. p. 37 ff.]), darauf hingewiesen, dass nicht nur Blütenstiele, sondern auch vegetative Sprosse vielfach bei höherer Temperatur eine Streckung, bei niedriger eine Krümmung zeigen, und zwar wachsen die Laubsprosse gewisser krautartiger Gewächse bei hoher Temperatur aufwärts, bei niedriger in horizontaler Richtung. Vöchting hat das durch eingehende Untersuchungen an *Mimulus Tilingii* Rgl. nachgewiesen; ihm dürften sich zahlreiche andere Arten anschliessen. „Die Abwärtskrümmungen, die man beim Uebergang vom Herbst in den Winter an den Sprossen der *Sinapis arvensis*, des *Senecio vulgaris*, der *Euphorbia exigua* u. a. beobachtet, werden wahrscheinlich durch niedrige Temperatur verursacht; sie treten bei trübem wie bei hellem Wetter ein, sobald nur die Temperatur sich dem Nullpunkt nähert." Kriechende Arten, wie *Veronica Buxbaumii*, sah Vöchting zur selben Zeit ihre Triebe

---

*) N. Wille, Om de mekaniska Aarsager til at visse Planters Bladstilke krumme sig ved Temperature des naerme sig Frysepunktet. (Ofversigt of Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Stockholm. 1884. No. 2. p. 79—94. Mit Taf. IX., vorläufiges Ref. im Bot. Centralbl. XVIII. 1884. p. 220 ff.).

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

dem Boden dichter anschmiegen; auch die unteren Sprosse an den Stengeln von *Senecio vulgaris* verhielten sich wie kriechende Formen. Auch das Kriechen mancher Alpenpflanzen dürfte theilweise oder gänzlich auf den Einfluss niederer Temperatur beruhen, und die Tracht mancher Pflanzen der glacialen Region mit demselben Umstande zusammenhängen. — Vöchting bezeichnet das in Rede stehende Verhalten der Pflanzen gegen niedere Temperaturen, um es bestimmt von anderen ähnlichen Eigenschaften, besonders dem Thermotropismis, zu unterscheiden, als Psychroklinie. Verkleinerung der Wärme ausstrahlenden Oberfläche, und damit Verminderung des Erfrierens, sind nach Vöchting die Hauptvortheile der Psychroklinie, die aber wohl nicht immer nach der Wille'schen Theorie zu erklären sein dürfte, sondern z. T. auch durch ein erhöhtes Wachsthum der Oberseite an jungen Blättern etc.

Fassen wir die Hauptergebnisse des Erörterten noch einmal kurz zusammen, so könnten wir — ausser den immergrünen Gewächsen — drei biologische Gruppen von Pflanzen unterscheiden, welche Sonderanpassungen gegen Frost und Winterkälte besitzen:

1. Solche, deren oberirdische Entwicklung noch zur Zeit der Fröste beginnt — Hemichimonophile;
2. solche, deren dünne krautartigen Blätter überwintern — Chimonochlore;
3. solche, deren Hauptentwicklung in das Winterhalbjahr fällt — Chimonophile.

Zu den letzteren gehörte neben anderen Arten von *Helleborus*, *Euphorbia* etc., *Helleborus foetidus*. Anpassungen des letzteren an die Winterentwicklung waren die verschieden gestalteten Winter- und Sommerblätter, die psychroklinen Bewegungen. Letztere bestanden in einem Herabbiegen (Nicken) der jungen Blattsprosse und der Blütenstiele und einem Herabfallen der ganzen älteren Blätter durch Erschlaffen der Gelenke bei Herabgehen der Temperatur auf den Gefrierpunkt oder darunter.

Der Hauptnutzen der psychroklinen Bewegungen besteht hier in der Aufrechterhaltung der Axe im Schnee (der sonst die winterliche Entwicklung hindern würde). — Eine Blattbewegung findet auch im Sommer statt. Sie erstreckt sich nur auf die ersten (untersten) Blätter an der Achse, dient aber gleichfalls zur Aufrechterhaltung der Achse (Schutz gegen Laubfall etc.) und charakterisirt *Helleborus* im gewissen Sinne als Kletterpflanze. Bei der Erreichung dieses Zweckes kommt ihr auch die Blattform zu statten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Botanisches Centralblatt

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 80

Autor(en)/Author(s): Ludwig Friedrich

Artikel/Article: Weitere Beobachtungen über die Biologie von Helleborus foetidus. 401-413