Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von Mimosa pudica.

Von

Dr. phil. **August Jakob Schilling.**

In seinem jüngsten Werke: Die Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen, hat Pfeffer[1]) den experimentellen Nachweis geliefert, daß die Pflanze Kraftquellen von ganz außerordentlicher Ergiebigkeit besitzt. Die Inanspruchnahme derselben richtet sich nach der Größe der äußeren und inneren Widerstände, welche sich ihr beim Wachstum entgegenstellen. Durch ihre selbstregulatorische Thätigkeit wird sie in entsprechender Weise geregelt.

Daß aber nicht nur wachsende, sondern auch ausgewachsene Pflanzenteile bei der Ausführung von Bewegungen beträchtliche Arbeitsleistungen vollbringen können, hat der genannte Forscher[2]) schon vor nunmehr zwei Jahrzehnten bei seinen Untersuchungen über das Zustandekommen der periodischen Bewegungen an Blattorganen festgestellt. Ob aber in diesem Falle auch die Kraftentwickelung über das unter gewöhnlichen Verhältnissen erforderliche Maß hinaus gesteigert werden kann, wenn die Vermehrung der vorhandenen Widerstände einen größeren Aufwand von Energie bei der Ausführung der Bewegungen bedingt, war eine bis dahin noch offene Frage, deren Lösung ich im verflossenen Sommer-

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. Abhandlungen der math.-phys. Classe der K. S. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XX, No, 3, Leipzig 1893.

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

semester im Botanischen Institut der Universität Leipzig auf Anregung des Herrn Geh. Hofrates Professor Dr. Pfeffer unternommen habe.

Von den periodischen Bewegungen, zu deren Ausführung namentlich Blattorgane befähigt sind, kommen für unsere Untersuchungen nur diejenigen, welche durch Vermittelung von Gelenken hervorgerufen werden, in Betracht. Pfeffer [1]) hat sie als Variationsbewegungen denjenigen, bei deren Zustandekommen Wachstumsvorgänge im Spiele sind (Nutationsbewegungen), gegenübergestellt. Von den Pflanzen, deren Blattorgane die für uns in Frage kommenden Bewegungserscheinungen zeigen, erwies sich eigentlich nur eine einzige, die Sinnpflanze Mimosa pudica für unsere Untersuchungen in hervorragender Weise geeignet, da die Gelenke ihrer Blattorgane vermöge ihrer außerordentlichen Reaktionsfähigkeit zu besonders rascher Ausführung ihrer Bewegungen befähigt sind, wenngleich ihre Reizbarkeit sich bei der Anstellung der Versuche oft in sehr störender Weise geltend machte. Von anderen Gewächsen, welche auf ihre Verwendbarkeit für den vorliegenden Zweck geprüft worden waren, hatte sich die Mehrzahl als ungeeignet erwiesen, weshalb die Sinnpflanze einzig und allein zur Anstellung unserer Versuche herangezogen wurde.

Das Blatt dieser Pflanze hat bekanntlich einen primären Blattstiel, an dessen Ende ein oder zwei Paare sekundärer Blattstiele sitzen, deren jeder eine größere Anzahl von Blattpaaren trägt. Ein jeder dieser Teile ist mit einem Gelenk versehen, welches ihm die Fähigkeit zur Ausführung seiner Bewegungen giebt. Mittels eines besonders stark entwickelten Bewegungsorganes dieser Art sitzt der Hauptblattstiel der Sproßachse an. Wie als hinreichend bekannt vorausgesetzt werden darf, wirken die obere und die untere Hälfte dieses Gelenkes infolge der positiven Spannung ihres Gewebes in antagonistischem Sinne zu einander und veranlassen durch wechselseitige Änderung ihrer Expansionsintensität die Hebung und Senkung des ganzen Blattorganes.

Um die Größe der Kraft, welche hierzu nötig ist, beurteilen zu können, muß man das statische Moment des betreffenden Blattes kennen. Die Bestimmung desselben kann auf verschiedenem Wege vorgenommen werden. Es besteht bekanntlich in dem Produkt aus dem Gewicht des Blattorganes und dem Abstand, in welchem sich sein Schwerpunkt von seinem Drehpunkt befindet. Man hätte

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen, S. 2.

daher jenen durch Balancieren aufzusuchen, um daraus seinen Abstand von diesem zu ermitteln. Nach Feststellung des Blattgewichtes hätte sich der gesuchte Wert aus dem Produkt der beiden gefundenen Stücke berechnen lassen. Da aber dieses Verfahren in seiner Ausführung manche Schwierigkeiten darbietet, so wurde ein einfacheres, dessen Ergebnisse eine für unsere Zwecke hinreichende Genauigkeit besitzen, zu Hilfe genommen. Es wurde nämlich die Mitte des Hauptblattstieles aufgesucht und unterstützt. Durch ein Gegengewicht am einen Arme des so entstandenen Hebels wurde das am anderen Arme wirkende Mehrgewicht gefunden. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergiebt das statische Moment eines Blattes in runder Zahl. Denn das Gewicht des Blattstieles, welches bei diesem Verfahren gar nicht in Berücksichtigung gezogen wird, hätte dabei eigentlich auch in Anrechnung gebracht werden müssen. Allein da für unsere Zwecke die auf diesem Wege gewonnenen Zahlenwerte eine hinreichende Genauigkeit besitzen, so kann ein solcher Fehler, der ohnehin nicht schwer ins Gewicht fällt, vernachlässigt werden. Dagegen ist bei der Berechnung des statischen Momentes die Stellung des Blattes jedesmal in geeignete Berücksichtigung zu ziehen. Wenn dieselbe nämlich horizontal ist, so erreicht das statische Moment seinen höchsten Wert, während eine Verminderung desselben eintritt, sobald der Winkel, welchen der Hauptblattstiel mit der Vertikalen bildet, mehr oder weniger als 90 Grad beträgt. Die Unterschiede in der Größe der Zahlenwerte, welche sich bei der Berechnung des statischen Momentes in den verschiedenen Stellungen eines Blattes ergeben, können sehr beträchtlich sein.

Um nur eine ungefähr zutreffende Vorstellung von dem Kraftaufwand, welcher zur Bewegung eines Blattes gemacht werden muß, zu gewinnen, möge die Berechnung des statischen Momentes an zwei Beispielen erläutert werden. Zu jener Zeit, wo die Messung der hierfür erforderlichen Bestimmungsstücke vorgenommen wurde, befanden sich die Versuchsobjekte in der Tagesstellung. Bekanntlich sind in diesem Falle die Fiederstrahlen zu dem primären Blattstiel so gestellt, daß die sekundären zu dessen Verlängerung einen spitzen bis rechten Winkel bilden. Weil unter solchen Umständen ihr Drehpunkt und ihr Schwerpunkt entweder zusammenfallen, oder aber auf eine unbedeutende Strecke auseinanderrücken, so wirkt am Ende des Hauptblattstiels als ziehende Kraft ungefähr das Gewicht der sämtlichen Fiederstrahlen. Die

Fiederblättchen sind in der Tagesstellung horizontal ausgebreitet und mehr oder minder senkrecht gegen den sekundären Blattstiel gestellt.

Für ein kleines Blatt mit einem Fiederpaar soll das statische Moment bestimmt werden. Sein Hauptblattstiel besitzt eine Länge von 32 mm. Nach unserem Verfahren wird in dessen Mitte der Drehpunkt eines Hebels verlegt, welcher sich erst im Gleichgewicht befand, als auf seinem leichteren Arme ein Gewicht von 0,15 g aufgelegt worden war. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergiebt für das Blatt bei horizontaler Stellung ein statisches Moment von 4,8 gmm. Es ist dieser Wert jedoch zu hoch berechnet, weil der Hauptblattstiel des betreffenden Blattes in seiner Stellung, welche er damals einnahm, als diese Berechnung angestellt wurde, einen Winkel von 60° mit der Vertikalen bildete. Wenn dies mit in Rechnung gezogen wird, so beträgt der gesuchte Wert nur noch 2,4 gmm.

Ein großes Blatt mit zwei Fiederpaaren hatte einen Hauptblattstiel von 52 mm Länge. Um den daraus hergestellten Hebel ins Gleichgewicht zu setzen, war ein Gewicht von 0,9 g notwendig. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergab für dieses Blatt ein statisches Moment von 46,8 gmm. Auch in diesem Falle fiel der gefundene Wert zu groß aus, weil eine horizontale Stellung des Blattes dabei vorausgesetzt wurde. In Wirklichkeit bildete dessen Hauptblattstiel aber einen Winkel von ebenfalls nur 60° mit der Vertikalen, sodaß das statische Moment auch bloß eine Größe von 31,2 gmm erreichen konnte.

Wenn sich das Blatt in die Nachtstellung begiebt, so ändern die Blattfiedern ihre bisherige Stellung. Sie heben sich nämlich langsam in die Höhe, bis sie, miteinander parallel geworden, die unmittelbare Fortsetzung des Hauptblattstieles bilden. Hierdurch tritt zugleich eine Vermehrung ihres statischen Momentes ein, weil bei zwar gleichbleibender Größe ihres Gewichtes ihr Schwerpunkt, welcher bei ihrer ursprünglichen Stellung mit dem Drehpunkt ungefähr zusammenfiel, von diesem immer weiter fortrückt, bis sie ihre Bewegung ausgeführt haben. Die am Ende des Hauptblattstieles ziehende Kraft muß also infolgedessen eine Vergrößerung erfahren, welche durch die gleichzeitig stattfindende Stellungsänderung der Fiederstrahlen noch wesentlich erhöht wird. Denn diese richten sich auf und schlagen sich zusammen, daß sie mit ihrem Blattstiel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel

bilden, wodurch auch ihr Schwerpunkt etwas nach vorn verlegt werden muß. Die Vergrößerung des statischen Momentes, welche mit dem Übergang des Blattes in die Nachtstellung verbunden ist, kann eine sehr beträchtliche sein, wie PEEFFER [1]) an einigen Beispielen nachgewiesen hat. So belief sich dieselbe für ein kräftiges Blatt, dessen statisches Moment in der Tagesstellung eine Größe von 27,6 gmm hatte, auf nicht weniger als 18,4 gmm. Ebenso hatte das statische Moment eines weniger kräftigen Blattes, daß in der Tagesstellung nur 10,3 gmm betrug, eine Vermehrung von 4,8 gmm auf diese Weise erfahren. Die Veränderungen in der Größe des statischen Momentes, welche durch den Übergang der Blattfiedern in die Nachtstellung veranlaßt werden, bilden den Grund für die abendliche Senkung des Hauptblattstieles. Denn wie PFEFFER schon vor einiger Zeit nachgewiesen hat, unterbleibt dieselbe allmählich, sobald die Fiederstrahlen an ihren Bewegungen gehindert werden. Es zeigt alsdann Mimosa pudica beim Wechsel von Tag und Nacht ganz dieselben Erscheinungen, wie die anderen Pflanzen, welche periodische Bewegungen mit ihren Blattorganen ausführen.

Die soeben geschilderten Veränderungen des statischen Momentes bedingen an und für sich bereits gewisse Schwankungen in der Größe des Kraftaufwandes, der zur Bewegung des Blattes notwendig ist. Dieselben bewegen sich allerdings nur innerhalb enggezogener Grenzen. Die Kraftentwickelung durch das Blattgelenk kann jedoch noch weit über ihr gewöhnliches Maß hinaus gesteigert werden, wenn zur Ausführung der Bewegungen zugleich eine größere Arbeitsleistung durch die Überwindung äußerer Widerstände notwendig wird. Diese interessante Thatsache hat sich aus einer größeren Reihe von Versuchen ergeben, welche in folgender Weise angestellt wurden:

Eine Topfpflanze wurde unter einer Glasglocke an einem Fenster aufgestellt, wo sie vor direktem Sonnenlicht möglichst geschützt war. Um sie keinem Wechsel der äußeren Verhältnisse zu unterwerfen, wurde bei der Anstellung der Versuche darauf geachtet, daß sie in der Stellung, welche ihr von vornherein gegeben worden war, während der ganzen Versuchsdauer verblieb.

Unmittelbar hinter dem für den Versuch ausersehenen Blatte, welches dem Lichte zugekehrt sein mußte, wurde ein thunlichst

---

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen, S. 79.

großer Gradbogen angebracht, dessen Mittelpunkt so genau als irgend möglich auf das Gelenk eingestellt worden war.

Ohne irgend welchen Reiz durch Erschütterung auf die Pflanze auszuüben, wurde an den primären Stiel des Blattes in einer gewissen Entfernung von seinem Gelenk ein Gewicht von bestimmter Größe angehängt. Unter dem Druck dieser Belastung muß das Blatt herabgebogen werden und zwar steht die Größe der stattfindenden Ausbiegung, sofern sie gering ist, in einem Verhältnis direkter Proportionalität zu der Größe der wirksamen Kraft, wie Pfeffer bereits vor längerer Zeit nachgewiesen hat. Wenn also z. B. in einer Entfernung von 3 mm vom Gelenk ein Gewicht von einem halben Gramm angehängt wurde, so betrug die dadurch herbeigeführte Senkung des Blattes 5. Teile des Gradbogens. Wurde aber dieses Gewicht durch ein solches von einem ganzen Gramm ersetzt, so vergrößerte sich die Ausbiegung um das Doppelte.

Wenn die Pflanze etwa fünf bis zehn Minuten sich selbst überlassen worden war, so fand eine Hebung des Blattes statt, bis der Hauptstiel desselben seine ursprüngliche Stellung wieder erreicht hatte. Es durfte jedoch bei der Anstellung dieses Versuches nicht übersehen werden, daß durch die Senkung infolge der Belastung die Stellung des Blattes sich geändert hat, womit zugleich die geotropische Wirkung auf dasselbe auch eine andere geworden ist. Diesem Umstande wurde dadurch in der einfachsten Weise Rechnung getragen, daß die Pflanze mittelst eines Richtmaßes durch passende Unterlagen, welche unter den Topf geschoben wurden, so zurechtgestellt wurde, daß das Blatt in diejenige Position zum Lote gebracht wurde, die es früher einnahm. Durch diese Veranstaltung konnte also dem Einwand begegnet werden, daß geotropische Induktion etwa als die Ursache der gedachten Erscheinungen zu betrachten sei. Daß diese aber auch dann eintritt, wenn das durch die Belastung gesenkte Blatt in seine frühere Position zum Lote gebracht worden war, ist der sicherste Beweis gegen eine derartige Annahme. Denn bei solcher Versuchsanordnung hebt sich das Blatt über seine ursprüngliche Stellung um soviel etwa empor, als es infolge der Belastung herabgebogen worden war.

Nach der Hebung des angehängten Gewichtes behält das Blatt seine Stellung solange bei, bis die Belastung aufgehoben wird. Es kehrt dasselbe trotz des vermehrten Kraftaufwandes immer wieder in seine frühere Stellung zurück, wenn es etwa

durch die Perception eines Stoßreizes aus derselben gebracht wird. Ebenso geschieht dies auch dann, wenn die durch den Übergang in die Nachtstellung verursachten Veränderungen seiner Gleichgewichtslage durch die Wirkung des Lichtes wieder aufgehoben werden.

Um das Blatt in seine frühere Lage zu bringen und in derselben zu halten, ist ein höherer Kraftaufwand nötig. Die damit verbundene Verschiebung der Spannungsverhältnisse in den beiden Gelenkhälften tritt dadurch zu Tage, daß nach Aufhebung der Belastung ein Emporschnellen des Blattes aus seiner seitherigen Gleichgewichtslage stattfindet. Die hierbei zustande kommende Arbeitsleistung muß ja der Größe der zur Bewältigung der Last erforderlich gewesenen Kraftmenge entsprechen. Je größer daher die ziehende Kraft ist, desto beträchtlicher wird die Hebung des Blattes über seine Gleichgewichtslage sein. Das emporgeschnellte Blattorgan kehrt im Verlauf von wenigen Minuten schon wieder in seine ursprüngliche Gleichgewichtslage zurück, indem es sich stetig herabsenkt, bis es diese erreicht hat. Zuweilen bemerkt man aber auch, daß diese allmähliche Senkung durch plötzliches Herabfallen des Blattes streckenweise beschleunigt wird, was auf ein sehr rasches Verschwinden der außer Thätigkeit gesetzten Kraft hinweist.

Es verdient vielleicht noch besonders darauf hingewiesen zu werden, daß die Reizbarkeit der Pflanze durch die Arbeitsleistungen, welche dieser infolge der Belastung zugemutet wurden, keine Beeinträchtigung erfuhr. Denn auch unter dem Druck der größten Last, welche das Blatt überhaupt zu heben vermag, blieb das Gelenk des primären Blattstieles auf seiner Unterseite noch in ebenso hohem Grade reizbar, als wenn es sich unter gewöhnlichen Verhältnissen befand.

Um eine Vorstellung von der Vergrößerung der bei der Bewältigung einer aufgelegten Last erforderlichen Arbeitsleistung zu gewinnen, möge an einigen Beispielen die Vermehrung, welche das statische Moment eines Blattes durch Belastung erfährt, dargelegt werden:

Zur Untersuchung diente ein Blatt, welches am Ende seines 50 mm langen Hauptblattstieles nur ein einziges Paar von Fiederstrahlen trug. Es befand sich zur Zeit der Beobachtung, die auf die Vormittagsstunden verlegt worden war, in der Tagesstellung. Die vollständig ausgebreiteten Blattfiedern bildeten einen sehr spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher um einen

Winkel von 70° zur Vertikalen geneigt war. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse ergab sich für dieses Blatt ein statisches Moment von 28,3 gmm.

Die Last bestand aus einem Gewicht von 1 g, welches am Hauptblattstiel in einer Entfernung von 25 mm vom Gelenk angehängt worden war. Unter Beachtung der Stellungsverhältnisse des Blattes berechnete sich das statische Moment derselben auf 19,5 gmm. Es hatte demnach das statische Moment des Blattes eine Vermehrung von 28,3 auf 47,8 gmm erfahren, da sich dasselbe durch die Belastung um nicht weniger als 19,5 gmm vergrößert hat.

Ein großes Blatt, welches an seinem 60 mm langen Hauptblattstiel zwei Paare von Fiederstrahlen trug, besaß ein statisches Moment von 28 gmm. Zur Zeit der Beobachtung, welche ebenfalls in den Vormittagsstunden vorgenommen worden war, bildeten die flach ausgebreiteten Blattfiedern einen spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher selbst um einen Winkel von 60° zur Vertikalen geneigt war.

Als Last wirkte ein Gewicht von 2 g, welches am Hauptblattstiel in einer Entfernung von 40 mm vom Gelenk angehängt worden war. Ihr statisches Moment betrug 52 gmm, da bei dessen Berechnung der Neigungswinkel des Hauptblattstieles in Rücksicht gezogen werden mußte.

Es hatte infolge der Belastung das Blatt eine Vermehrung seines statischen Momentes von 28 auf nicht weniger als 80 gmm erfahren.

Ein Blatt von mittlerer Größe, welches am Ende seines 50 mm langen Hauptblattstieles zwei Paare von Fiederstrahlen trug, besaß ein statisches Moment 26,6 gmm. Bei dessen Berechnung war darauf Rücksicht genommen worden, daß zur Zeit der Beobtung die ausgebreiteten Blattfiedern einen spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher um einen Winkel von 60° zur Vertikalen geneigt war, bildete.

Als Last diente ein 4 g schweres Gewicht, welches am Hauptblattstiel in einer 20 mm großen Entfernung vom Gelenk angebracht worden war. Das statische Moment derselben, bei dessen Berechnung der Neigungswinkel des Hauptblattstieles in geeignete Rücksicht gezogen werden mußte, belief sich auf 53,3 gmm.

Es hatte sich also infolge der Belastung das statische Moment des Blattes von 26,6 auf nicht weniger als 79,9 gmm erhöht.

Gleiches ergab ein Versuch mit einem kleinen Blatt. Am

Ende seines 33 mm langen Hauptblattstieles, welcher um einen Winkel von 45° gegen die Vertikale geneigt war, saßen zwei Paare von Fiederstrahlen, welche bei vollständiger Ausbreitung ihrer Fiederblättchen einen spitzen Winkel zu dessen Verlängerung bildeten. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse berechnete sich das statische Moment dieses Blattes auf 9,9 gmm.

Die Last bestand aus einem 1,5 g schweren Gewicht, das am Hauptblattstiel in einer 40 mm großen Entfernung vom Gelenk angebracht worden war. Das statische Moment derselben belief sich auf 30 gmm, da der Neigungswinkel des Hauptblattstieles gegen die Vertikale bei seiner Berechnung in Betracht gezogen werden muß.

Infolge der Belastung hatte sich also das statische Moment des Blattes um mehr als das Vierfache seiner eigenen Größe vermehrt, indem es von 9,9 auf 39,9 gmm gestiegen war.

Diese Beispiele, denen analog andere Versuche verliefen, mögen den Beweis für die außerordentliche Leistungsfähigkeit der Gelenke bei einer mit Überwindung von großen Widerständen verbundenen Bewegung der Blattorgane liefern. In allen diesen Fällen konnte die aufgebürdete Last noch ohne besondere Schwierigkeiten bewältigt werden. In der Regel hatten sich die belasteten Blätter schon im Verlauf von 10—15 Minuten ungefähr wieder auf ihre frühere Stellung erhoben. Die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit war allerdings bei einem solchen Kraftaufwand nahezu erreicht. Aber selbst dann, wenn das Blatt infolge seiner allzu hohen Belastung sich nicht mehr auf seine frühere Stellung zu erheben vermochte, wurden immer noch alle verfügbaren Kräfte von der Pflanze hierzu aufgeboten. Es muß dies daraus gefolgert werden, daß ein solches Blatt bei der Abnahme seiner Last weit über seine Gleichgewichtslage hinausgeschnellt wird. Die hierbei zur Wirkung kommende Kraftmenge ist zuweilen so beträchtlich, daß es sich bis an die Sproßachse hinbewegt, um sich im Verlauf von etwa 5—10 Minuten in seine frühere Gleichgewichtslage zurückzubegeben. Es verdient vielleicht noch ganz besonders hervorgehoben zu werden, daß sowohl in diesem wie in allen übrigen Versuchen auf die Hebung des Blattes, welche der Entlastung desselben folgte, keine Reizbewegung eintrat, es sei denn, daß sie durch Erschütterung der Pflanze bei der Abnahme der Last veranlaßt worden war.

Es ist nunmehr die Frage zu erörtern, auf welche Weise solche veränderte Arbeitsleistungen durch die Gelenke der Blätter

hervorgebracht werden können. Wir fassen dabei wieder nur das Gelenk des Hauptblattstieles ins Auge.

Außer der Größe des statischen Momentes bedingen die Spannungsverhältnisse, welche in den beiden antagonistischen Hälften des Gelenkes herrschen, die jeweilige Stellung des Blattes und auf ihrer Verschiebung beruht die Bewegung desselben. Denn sowohl bei dem Zustandekommen der Reizbewegungen, als auch der periodischen Bewegungen ist bei der Hebung des Blattes die Expansion in der oberen Gelenkhälfte in der Ab- in der unteren dagegen in der Zunahme begriffen, während sie bei der Senkung desselben in der oberen Gelenkhälfte eine Zu- und in der unteren eine Abnahme erfahren muß, wie Pfeffer [1]) schon vor längerer Zeit nachgewiesen hat.

Es wäre nun zu entscheiden, ob diese Verhältnisse, wie sie unter gewöhnlichen Umständen bei der Bewegung des Blattes im Gelenk herrschen, bei erhöhten Anforderungen an die Leistungsfähigkeit der Pflanze die gleichen bleiben. Zur Lösung dieser Frage muß die Bestimmung der Biegungsfestigkeit zu Hilfe genommen werden. Dieselbe ist bereits von Brücke [2]) und von Pfeffer [3]) zur Entscheidung ähnlicher Fragen herangezogen worden. In den betreffenden Arbeiten dieser beiden Forscher findet sich die nähere Beschreibung und Begründung dieser Methode, sodaß ich mich an dieser Stelle nur mit einem Hinweis auf die dort gemachten Mitteilungen begnügen kann. Ihrer Anwendung bei der Lösung unserer Aufgabe liegen folgende Erwägungen zu Grunde:

Durch die Expansionsverhältnisse, welche in beiden Gelenkhälften herrschen, sind der Beweglichkeit des Blattes nach unten, wie nach oben bestimmte Grenzen gesetzt. Bei aufrechter Stellung der Pflanze übt das Blatt auf die untere Gelenkhälfte eine Kompression aus, welcher die Expansion in ihrem Gewebe das Gleichgewicht hält. Nach der Umkehrung der Pflanze wird die eine Hälfte um das statische Moment des Blattes entlastet, das nunmehr auf die andere wirkt. Die Größe des Winkels, welchen das Blatt bei seiner Bewegung innerhalb der ihm gesetzten Schranken beschreibt, zeigt die Größe der Biegungsfestigkeit des Gelenkes

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen.

2) Brücke, Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1848, S. 452.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen, S. 89.

an. Wenn sich bei der Wiederholung des soeben geschilderten Versuches nach der Hebung der Last das Blatt auf seine frühere Lage wieder einstellt, so hat sich die Biegungsfestigkeit des Gelenkes verändert, weil sich bei dem Vergleich der vor- und nachher festgestellten Winkelgröße eine Differenz ergiebt. Es mag dies dadurch veranlaßt sein, daß die Expansion in der einen Gelenkhälfte, sei es die (morphologisch) obere oder die untere eine Zu- oder Abnahme erfahren hat, während sie in der anderen die gleiche geblieben ist. Wenn dagegen der gefundene Winkel nach wie vor seine Größe beibehält, so ist die Biegungsfestigkeit des Gelenkes unverändert geblieben, denn in der oberen Gelenkhälfte hat eine ebenso große Abnahme der Expansion stattgefunden, als in der unteren eine Zunahme derselben eingetreten ist.

Bei der Bestimmung der Biegungsfestigkeit, welche unter Beachtung geeigneter Vorsichtsmaßregeln in der im Vorstehenden angedeuteten Art und Weise vorgenommen wurde, ergab sich aus einem mehrfach geprüften Versuche, daß ein Blatt, das sich zwischen dem 85. und 45. Teilstrich des verwendeten Gradbogens zu bewegen vermochte, bei der Umkehrung der Pflanze einen nohc ebenso großen jetzt nur zwischen dem 75. und 35. Teilstrich liegenden Winkel beschrieb, nachdem es eine Last von einem Gramm Gewicht, welche in einer Entfernung von 2 cm vom Gelenk am Hauptblattstiel angehängt worden war, in die Höhe gehoben hatte. Da ein jeder Teilstrich des benutzten Gradbogens einem Grad entspricht, so betrug also die Größe des beschriebenen Winkels 40°. Die Biegungsfestigkeit des Gelenkes war nach der Belastung noch ganz dieselbe geblieben, wie vor derselben. Aus einer größeren Reihe derartiger Ermittelungen, von denen nur dieses Beispiel hier angeführt sein mag, ging ohne weiteres hervor, daß die Hebung eines belasteten Blattes von dem Gelenk in der Weise bewirkt wird, daß neben der Zunahme der Expansion in der unteren Hälfte eine Abnahme derselben in der oberen einhergeht, wie dies auch bei dem unbelasteten Blatt der Fall ist.

Die vorstehenden Ermittelungen über die bei der Hebung und Senkung eines belasteten Blattes stattfindenden Vorgänge finden teilweise ihre Bestätigung in einer Reihe von Versuchen, welche nach der Abtragung der einen oder anderen Gelenkhälfte angestellt wurden. Gegen die Beweiskraft derselben läßt sich

freilich der Einfluß der Verletzungen, welche die Gelenke durch derartige operative Eingriffe erfahren, geltend machen, immerhin kann ihnen ein gewisser Wert nicht abgesprochen werden.

Wenn die Abtragung der oberen Gelenkhälfte ausgeführt ist, so ist der unteren damit die Möglichkeit zu weiter gehender Expansion gegeben. Infolgedessen dehnt sie sich aus, wobei das Blatt sich über seine bisherige Gleichgewichtslage hinausbewegt, bis es an der Sproßachse angelangt ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß damit die Expansion der betreffenden Gelenkhälfte ihre äußerste Grenze erreicht. Um dies festzustellen, hätte man die Sproßachse über dem Gelenk abschneiden müssen, um dem Blatte weiteren Spielraum für seine Bewegungen zu geben. Es sind aber derartige Versuche mit Rücksicht darauf unterblieben, daß solche Ermittelungen für die Lösung unserer Aufgabe ohne Belang waren.

Um der Expansionskraft der verbliebenen Gelenkhälfte ein Gegengewicht zu bieten, wurde das Blatt etwas belastet, so daß es seine ursprüngliche Gleichgewichtslage ungefähr wieder einnahm. Es war damit an die Stelle der von der abgetragenen Gelenkhälfte ausgeübten Kraft eine Last getreten, welche in demselben Sinne wirkte. Sobald die Schwankungen um die neue Gleichgewichtslage ausgeglichen waren, wurde das Blatt mit einem weiteren Gewicht von geringer Größe belastet. Es hatte dies seinen Grund darin, daß bei allzugroßer Belastung eine Beschädigung des Gelenkes durch Ausbiegung des Hauptblattstieles nach der einen oder anderen Seite hätte herbeigeführt werden können. Unter dem Druck der Last mußte sich das Blatt etwas senken, aber schon nach kurzer Zeit hatte es sich auf die nämliche Höhe erhoben, in welcher es sich zuvor befand. Die hierzu aufgewandte Kraft bedingt bei der Abnahme der Last eine geringe Hebung über seine Gleichgewichtslage, in welche es aber zunächst nicht wieder zurückkehrt.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die untere Gelenkhälfte vermöge ihrer Expansionskraft, jene Arbeitsleistungen, welche nicht nur zur Hebung des Blattes, sondern auch zur Bewältigung einer diesem aufgebürdeten Last notwendig ist, zu vollbringen imstande ist.

Um auch die Wirkungsweise der oberen Gelenkhälfte kennen zu lernen, mußte die Abtragung der unteren Gelenkhälfte ebenfalls vorgenommen werden. Nach dieser Operation wird das Blatt mit großer Gewalt nach abwärts geschlagen, bis es ebenfalls an

der Sproßachse angelangt ist. Damit die Last eine Kraft in entsprechendem Sinne ausüben kann, war es notwendig, sie an einem Faden, der über eine leichtlaufende Rolle geführt war, wirken zu lassen. Nachdem auch hier durch eine passende Belastung das Blatt in eine mittlere Gleichgewichtslage gelangt war, wurde eine geringe Last angehängt, wodurch eine entsprechende Hebung desselben herbeigeführt wurde. Die erwartete Rückkehr in seine vorherige Stellung trat indessen nicht ein, oder doch wenigstens nicht in so auffallender Weise, als man dies sonst zu beobachten gewohnt ist. In dem Maße, wie durch fortgesetzte Belastung die obere Gelenkhälfte eine Kompression erfuhr, wurde durch die Expansion derselben ein Gleichgewichtszustand immer wieder hergestellt, aber eine Rückkehr des Blattes auf seine frühere Stellung war niemals zu beobachten. Bemerkenswert bleibt allerdings demgegenüber die Thatsache, daß die periodischen Bewegungen des Blattes trotz der Belastung ungehindert fortgesetzt werden konnten. Es müssen also demnach doch gewisse Veränderungen in der Expansionsintensität der oberen Gelenkhälfte stattfinden können. Inwieweit die Verletzung des Gelenkes durch die Abtragung der unteren Hälfte den Ausfall unserer Versuche beeinträchtigt hat, muß dahingestellt bleiben.

Da auf dem betretenen Wege zu einer näheren Kenntnis über die Wirkungsweise der oberen Gelenkhälfte nicht zu gelangen war, so schien es nicht ohne Interesse zu sein, die untere Gelenkhälfte auf ihre Leistungsfähigkeit, über welche ja kein Zweifel bestehen konnte, bei umgekehrter Stellung der Pflanze zu untersuchen. Sie wird dadurch in die nämliche Lage versetzt, wie die obere bei aufrechter Stellung der Pflanze. Es war hierbei ebenfalls eine Übertragung der ziehenden Kraft auf eine Rolle notwendig. Bei diesem Versuche fand aber auch keine Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage statt, aus welcher das Blatt infolge seiner Belastung gebracht worden war. Andererseits leistete aber nunmehr die obere Gelenkhälfte dieselbe Arbeit, wie die untere, als sich die Pflanze noch in aufrechter Stellung befand. Bei der Hebung der Last waren auch dieselben Erscheinungen zu beobachten, wie in diesem Falle. Wenn also auch ein Tausch ihrer Rollen unter den beiden Gelenkhälften stattfinden kann, macht sich sowohl bei aufrechter, wie bei umgekehrter Stellung der Pflanze die gleiche Verschiedenheit in der Wirkungsweise der beiden Gelenkhälften geltend. Ihre Ursache ist in irgend einem Einfluß der Schwer-

kraft auf das Gelenk zu suchen, wie von Pfeffer[1]) und A. Fischer[2]) schon vor einiger Zeit festgestellt worden ist.

Da eine klare Entscheidung über die Frage, wie die obere Gelenkhälfte bei der Bewegung des Blattes sich verhält, durch die Abtragung der unteren Gelenkhälfte nicht herbeigeführt werden konnte, so bleibt dieselbe von ferneren Arbeiten in dieser Richtung zu erhoffen.

Da es in dem Wesen der von ausgewachsenen Gelenken ausgeführten Bewegungen, welche von Pfeffer[3]) als Variationsbewegungen zusammengefaßt worden sind, ausgesprochen liegt, daß bei ihrem Zustandekommen Wachstumsvorgänge nicht im Spiele sind, so können die bei denselben zustande gebrachten Arbeitsleistungen wohl nur durch osmotische Energie vollbracht sein. Sie ist daher wohl auch die Kraftquelle, durch welche das Blatt von Mimosa pudica in Bewegung gesetzt wird. Schon durch die Hebung und Senkung des Blattes muß eine unter Umständen sehr beträchtliche Arbeit geleistet werden, aber wie unsere Versuche ergeben haben, ist damit die Leistungsfähigkeit des Gelenkes noch keineswegs erschöpft, da ja daneben noch Lasten von ganz ansehnlicher Größe in die Höhe gehoben werden können.

Wie alle übrigen Lebensäußerungen der Pflanze, so sind auch die Bewegungen derselben auf Vorgänge in den einzelnen Zellen bestimmter Gewebe zurückzuführen. Auch die hier behandelten Regulationsbewegungen beruhen auf Veränderungen, welche sich in den Zellen des am Aufbau der beiden Gelenkhälften beteiligten Schwellgewebes vollziehen.

Wie sowohl in einer Zelle ohne Wachstum ihrer Wand, als auch in ganzen Geweben aus derartigen Elementen eine Zu- oder Abnahme des nach außen wirkenden Druckes zustande kommt, hat Pfeffer[4]) in seinen „Studien zur Energetik der Pflanze“ vom theoretischen Standpunkt erörtert, worauf ich an dieser Stelle verweisen muß.

In unserem Falle, wo Wachstumsvorgänge nicht in Frage

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen, S. 138.

2) A. Fischer, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Ztg., 1890, S. 674 ff.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen, S. 2.

4) Pfeffer, Abhandlungen der math.-phys. Klasse der K. S. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XVIII, No. 3, Leipzig 1892, S. 234 u. ff.

kommen, ist es am wahrscheinlichsten, daß Turgorschwankungen die Bewegungen vermitteln. Wenn sich dies so verhielte, so würde infolge der Belastung, die eine Kompression der unteren Gelenkhälfte zur Folge hat, eine Zunahme des Turgors in den komprimierten Zellen eintreten, wodurch die Hebung des Blattes veranlaßt werden müßte. Nach den an einer früheren Stelle mitgeteilten Erfahrungen [1]) dürfte daneben eine Abnahme desselben in der oberen Gelenkhälfte einhergehen, so daß er nach Erreichung derjenigen Stellung, welche das Blatt vor seiner Belastung eingenommen hatte, kleiner wäre als zuvor.

Daß eine Turgorregulation infolge von Druck stattfinden kann, hat Pfeffer [2]) auf experimentellem Wege festgestellt. Denn bei Vicia Faba trat z. B. bei Hemmung ihres Wachstums eine Steigerung des Turgors ein, womit also ein Faktor für die Vermehrung des Druckes gegen die vorhandene Widerlage gegeben ist. Es wäre daher auch denkbar, daß in unserem Falle der Turgor infolge der Bewegungshemmung so lange eine Zunahme erfährt, bis das Blatt seine Gleichgewichtslage wieder erreicht hat.

Wenn eine solche Änderung in der Stellung des Blattes, wie sie dessen Belastung zur Folge hat, stets als Reiz wirken sollte, so müßte eigentlich dadurch auch in den Zellen der oberen Gelenkhälfte eine gewisse Rückregulation des Turgors stattfinden können. Das Gleiche müßte auch bei der unteren Gelenkhälfte vorauszusetzen sein, welche bekanntlich für sich allein nach der Hebung des Blattes infolge seiner Entlastung eine Rückkehr in die Ausgangsstellung nicht bewirkt. Ob es sich in Wirklichkeit so verhält, läßt sich nicht behaupten. Denn nach Pfeffer's [3]) Ausführungen ist es nicht ausgeschlossen, daß die Veränderung der Elasticität der Zellwände die Entwickelung von Außenenergie herabsetzen kann.

Es muß daher ferneren Studien auf diesem Gebiete vorbehalten bleiben, die Vorgänge, welche sich bei dem Zustandekommen der von uns betrachteten Bewegungserscheinungen in ihren Einzelheiten aufzuklären.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, waren neben der Mimosa pudica noch eine Reihe anderer Pflanzen, deren Blatt-

---

1) Vergl. S. 426 u. ff.
2) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen.
3) Pfeffer, Energetik, S. 234 u. ff.

organe ebenfalls periodische Bewegungen ausführen, in Untersuchung genommen worden, wie Phaseolus vulgaris, Acacia lophanta, Acacia portericensis, Adcuanthes Gersoni, Amicia Sparmanni u. a. m., allein bei der minder auffallenden Reaktion ihrer Gelenke war eine zuverlässige Beobachtung der nur unter Zuhilfenahme von Kontrollpflanzen wahrnehmbaren Arbeitsleistungen, welche die Blätter nach ihrer Belastung ausführten, nur unter sehr großen Schwierigkeiten möglich. Deswegen mußten unsere Untersuchungen nur auf Mimosa pudica beschränkt bleiben.

Eine Erscheinung, welche sich den bisher betrachteten vielleicht an die Seite stellen läßt, möge an dieser Stelle noch eine kurze Erwähnung finden. Es handelt sich nämlich um die Bewegungserscheinungen an der Blüte von Stylidium adnatum, graminifolium u. a. m., die schon vor längerer Zeit der Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen durch Morren [1]), Kabsch [2]) u. A. gewesen sind. Zuletzt hat ihnen namentlich Gad [3]) eine sehr interessante Studie gewidmet.

Bei den genannten Pflanzen ist nämlich der Griffel und die Staubgefäße zu einem sog. Gynostemium verwachsen, welches durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung seiner Vorder- und Hinterseite autonome Bewegungen ausführt. Da der eine Abschnitt der fünfzahligen Blumenkrone in ein an Größe den übrigen Saumabschnitten weit nachstehendes Labellum zurückgebildet ist, so klemmt sich das sich nach vorn bewegende Gynostemium zwischen diesem und dem rechts oder links von ihm befindlichen Saumabschnitte fest. Es wird in demselben infolge der hierdurch bewirkten Hemmung seiner Bewegungen eine Spannung hervorgerufen, welche bei ihrer Auslösung ein Schnellen auf die entgegengesetzte Seite der Blüte veranlaßt. Wird durch Beseitigung des Labellums das vorhandene Hindernis aus dem Wege geräumt, so findet eine sich regelmäßig wiederholende Vor- und Rückwärtsbewegung des Gynostemiums statt. Dies tritt denn auch unter

---

1) Morren, Recherches sur le mouvement et l'anatomie du Stylidium graminifolium. Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles, t. XI.

2) Kabsch, Anatomische und physiologische Untersuchungen über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg., XIX, S. 345 u. ff.

3) Gad, Über die Bewegungserscheinungen an der Blüte von Stylidium adnatum R. Br. Bot. Ztg., 1881, S. 216 u. ff.

ganz natürlichen Verhältnissen durch Ausbildung des Labellums zu einem vollständigen Saumabschnitt zuweilen ein. Wenn unter solchen Umständen das Gynostemium an der Ausführung seiner Bewegungen gehindert wird, so wird in demselben eine neue Spannung hervorgerufen. Bei Beseitigung des Hindernisses gelangt es unter ebenso heftiger als plötzlicher Bewegung in seine Gleichgewichtslage, um nunmehr seine Bewegungen im früheren Tempo fortzusetzen.

Wenn es auch nicht mit Bestimmtheit erwiesen werden konnte, so scheint die Möglichkeit immerhin nicht ausgeschlossen zu sein, daß auch in diesem Falle bei der Hemmung der Bewegung eine größere Inanspruchnahme der der Pflanze zu Gebote stehenden Kraftquellen eintritt, wie dies bei ungehinderter Bewegung der Fall ist. Ähnlich verhält es sich vielleicht auch, wenn die Ausführung von anderen autonomen Bewegungen, wie z. B. bei Desmodium gyrans, Trifolium incarnatum u. s. w. gehemmt wird.

In der Tierphysiologie hat der geschilderte Bewegungsvorgang in dem Gelenk von Mimosa pudica ein Gegenstück in der Muskelarbeit. Auch in diesem Falle kommen die Hebung und die Senkung der Organe durch die wechselweise Verlängerung und Verkürzung zweier antagonistischer Kräfte zustande. Die hierbei hervorgebrachte Arbeitsleistung kommt nur durch die Kontraktion des einen Muskels zustande. In dieser Beziehung ergiebt sich also eine auffallende Übereinstimmung mit der Mechanik der Reizbewegungen bei Mimosa pudica, die ja auch durch die Verkürzung der einen Gelenkhälfte lediglich bewirkt werden. Der Nutzeffekt ist in beiden Fällen annähernd der gleiche. Denn wie Pfeffer [1]) bereits in seinen „Studien zur Energetik der Pflanze“ hervorgehoben hat, steht die Kraft, welche durch das Gelenk der Sinnpflanze ausgeübt werden kann, derjenigen, welche bei der Muskelarbeit thätig ist, in keiner Beziehung nach.

---

1) Pfeffer, Energetik, S. 238.

Zum Schluß möge bezüglich der Entstehung der vorliegenden Arbeit bemerkt sein, daß dieselbe während des letzten Sommersemesters im Botanischen Institut der Universität Leipzig unter der Leitung des Herrn Geh. Hofrates Professor Dr. Pfeffer ausgeführt wurde. Es sei mir denn auch an dieser Stelle gestattet, meinen hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie die Unterstützung bei deren Ausführung, nicht minder aber auch für das lebhafte Interesse, welches er meinen übrigen Studien entgegen brachte, meines aufrichtigsten Dankes zu versichern.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: NF_22

Autor(en)/Author(s): Schilling August Jakob

Artikel/Article: Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von Mimosa pudica. 417-434