

## Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände.

I. Teil.

Von

Erich Leick, Greifswald.

---

In meiner 1910 erschienenen Arbeit „Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen“<sup>1)</sup> habe ich auf Grund eigener Beobachtungen den Versuch unternommen, die bei der genannten Pflanzengruppe festgestellten Temperatursteigerungen in blütenbiologischem Sinne zu deuten. Ich glaubte zeigen zu können, daß sich bei der Annahme einer schrittweisen Entwicklung dieser Sonderanpassung die vielen widerstreitenden Angaben früherer Autoren meist in befriedigender Weise erklären lassen. Selbstverständlich bin ich mir des hypothetischen Charakters meiner Darlegungen bewußt. Eine endgültige Entscheidung in der vorliegenden Frage ist nur von sorgfältigen und ausgedehnten Untersuchungen zu erwarten, die in der Heimat der betreffenden Gewächse an Ort und Stelle ausgeführt werden.

Immerhin ist es auch von einiger Wichtigkeit, das umfangreiche, weit zerstreute und oft schwer zugängliche Beobachtungsmaterial früherer Forscher zu sichten und kritisch zu verarbeiten. Das konnte in der oben genannten Schrift nur in bescheidenem Maße geschehen.<sup>2)</sup> Es schien mir daher wünschenswert, meine früheren Ausführungen

---

1) Bruncken & Co., Greifswald. 1910.

2) p. 18—41. „Chronologische Übersicht über die bisher an Araceenblütenständen ausgeführten Messungen.“

durch zusammenhängende historische Studien zu ergänzen. Den ersten Teil dieser Literaturbearbeitung übergebe ich hiermit der Öffentlichkeit.

Die eigentümliche Erscheinung der Blütenwärme wurde zuerst von dem bekannten französischen Naturforscher J. B. de Lamarck im Jahre 1777<sup>1)</sup> beobachtet. Die Selbsterwärmung wurde nicht — wie viele Autoren angeben — zuerst bei *Arum maculatum* konstatiert, sondern bei *Arum italicum*.<sup>2)</sup> Die Veröffentlichung der neuen Entdeckung erfolgte bereits 1778.<sup>3)</sup> Genauere Angaben finden sich allerdings erst in der 1789 erschienenen „Encyclopédie méthodique“.<sup>4)</sup> Die Wärmeproduktion fand nur während der Blüteperiode („état de perfection ou de développement“) statt und erstreckte sich über wenige Stunden. Eine periodische Wiederkehr der Erscheinung wurde hier ebenso

---

1) De Lamarck gibt selber 1777 als Entdeckungsjahr an (in: „Encyclopédie méthodique. Botanique. Bd. 3. p. 9. Paris et Liège 1789.). In der älteren Literatur finden sich wiederholentlich falsche Jahresangaben (so bei Neugebauer und Hoppe!). Vergl. hierüber: Gregor Kraus: Über die Blütenwärme von *Arum italicum*. Anhang: „Historische Bemerkung über die Entdeckung der Selbsterwärmung.“ Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 16. 1883—1886. p. 74 ff. — Vergl. auch E. Leick: l. c. p. 6.

2) Falsche Angaben finden sich z. B. bei J. Senebier („Physiologie végétale.“ Bd. 3. 1800.) und bei C. Fr. Gärtner („Vers. und Beob. über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse u. über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen.“ Stuttgart 1844. p. 154—210.). Dieser Irrtum wurde dadurch hervorgerufen, daß de Lamarck seine Beobachtung in dem Abschnitte über *Arum maculatum* („Flore française“. 1. Aufl. 1778. Bd. 3.) mitteilt. Daß trotzdem *Arum italicum*, welches damals übrigens nur für eine Varietät von *A. mac.* gehalten wurde, gemeint ist, geht aus folgendem Satze hervor: „J'ai observé ce phénomène sur une variété de cette plante, que M. de Tournefort nomme *arum venis albis, italicum, maximum*. Inst. 158.“ (Zitiert nach G. Kraus!) Nähere Angaben hierüber finden sich bei G. Kraus: l. c. p. 74—76.

3) De Lamarck: *Flore française*. 1. Aufl. 1778. Bd. 3. p. 538.

4) De Lamarck: *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Bd. 3. Paris et Liège 1789. (Gouets ou Aroides. 7. Gouet d'Italie, *Arum italicum* p. 9.) Der ganze Abschnitt ist zitiert bei O. Hoppe: *Nova Acta*. Halle 1879. Bd. 41. 1. Teil, p. 200.

wenig wie später bei *Arum maculatum* wahrgenommen.<sup>1)</sup> Als Ursache der Temperaturerhöhung gibt de Lamarck die „action vitale“ an und spricht zugleich die Vermutung aus, daß nicht nur die anderen Aroideen dasselbe Phänomen je nach der Größe ihres Blütenstandes („selon l'épaisseur de leur chaton“) mehr oder weniger deutlich zeigen würden, sondern daß es wahrscheinlich in geringerem Grade auch in den Fortpflanzungsorganen („les parties destinées à leur reproduction“) anderer Gewächse bemerkbar sei. Die Angaben de Lamarcks gründen sich übrigens noch nicht auf zahlenmäßige Feststellungen mit Hilfe des Thermometers, sondern lediglich auf annähernde Schätzung nach dem Gefühl. Das Gleiche gilt für die Untersuchungen an *Arum maculatum*, von denen derselbe Forscher in der dritten Auflage der „Flore française“<sup>2)</sup> berichtet.

Ebenfalls bei *Arum italicum* beobachteten um das Jahr 1790 C. C. Gmelin und Schweyckert im Karlsruher botanischen Garten eine erhebliche Temperatursteigerung.<sup>3)</sup>

Die ersten thermometrischen Messungen über die „chaleur propre“ der Aroideenblütenstände verdanken wir Jean Senebier. Die erste kurze Darstellung seiner Untersuchungen findet sich in einem 1795 veröffentlichten Briefe.<sup>4)</sup> Als Versuchspflanze wird *Arum maculatum* ange-

1) Durch zahlreiche Untersuchungen späterer Forscher ist die Periodizität der Erwärmung bei den beiden genannten Pflanzen als sicher erwiesen worden. Vergl. p. 192 der vorliegenden Arbeit!

2) Diese Auflage wurde zusammen mit de Candolle herausgegeben. Vergl. G. Kraus: Über die Blütenwärme von *A. italicum*. I. (Anhang.) Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. **16**. 1886. p. 75.

3) C. C. Gmelin: Flora badensis alsatica. Bd. **3**. Karlsruhe 1808. p. 585. Hier heißt es: „Incalescentiam Spadicis, durante fructificatione, de qua primus ill. Lamarck mentionem fecit, in nostra specie italica ultra octodecim annos in horto botanico Carlsruhano cum Schweyckerto, hortorum inspectore, observavi“. (Zitiert nach G. Kraus: l. c. p. 75.) Über die falsche Angabe Hoppes vergl. G. Kraus: l. c. p. 75—76.

4) Vergl. Annalen d. Botanik, hrsg. von P. Usteri. 15. Stück. Leipzig 1795. p. 119. „Auszug eines Briefes von Hr. Senebier an den Herausgeber d. d. Rolle im Canton Bern. 8. Juli 1795.“

geben.<sup>1)</sup> Die Erwärmung begann mit dem Öffnen der Spatha, stieg im Verlaufe von 4 bis 5 Stunden zu einem Maximum von etwa  $+ 9^{\circ}$  ( $7^{\circ}$ — $8^{\circ}$  R.) an und fiel dann gleichmäßig ab, um nach kurzer Zeit völlig zu verschwinden. Einen umfangreicheren und gründlicheren Bericht über seine Experimente gibt derselbe Forscher in seiner im Jahre 1800 erschienenen „Physiologie végétale“.<sup>2)</sup> Hier findet sich auch die erste tabellarische Übersicht über den Verlauf des Phänomens bei *A. maculatum*. Wir entnehmen daraus folgendes: Um 3 Uhr nachmittags öffnet sich die Spatha.<sup>3)</sup> Ein dem Kolben („chaton“)<sup>4)</sup> angelegtes Thermometer zeigt zu dieser Zeit  $+ 0,5^{\circ}$  Temperaturüberschuß. Zwischen 7 und 8 Uhr abends erreicht die Differenz mit  $+ 8,83^{\circ}$  ( $6,9^{\circ}$  R.)<sup>5)</sup> ihren höchsten Wert. Am nächsten Morgen ist die Eigenwärme völlig verschwunden und kehrt auch nicht wieder zurück. Die Zahlenwerte selber sind infolge der Inkonstanz der Außenverhältnisse nur von bedingter Gültigkeit. Die Ursache der auffälligen Erscheinung wurde von Senebier ihrem Wesen nach bereits richtig erkannt. Er schreibt die Wärmeproduktion der heftigen Vereinigung („rapide combinaison“) des „gaz oxygène“ der Luft mit der „matière charboneuse“ des Kolbens zu<sup>6)</sup> und macht zugleich den Vor-

1) Die Angabe, daß Lamarck das Phänomen zuerst an *A. maculatum* beobachtet habe, beruht entweder — wie Kraus annimmt — auf einem Mißverständnis, oder aber Senebier betrachtet *A. italicum* ebenfalls nur als eine Abart von *A. maculatum*. Das Letztere halte ich aber nicht für wahrscheinlich.

2) Jean Senebier: Physiologie végétale. Bd. 3. Genève 1800. p. 305 ff.

3) J. Senebier sagt: „J'ai toujours observé que cette chaleur se faisait sentir entre trois et quatre heures après-midi, et que son maximum était entre six et huit heures.“ Vergl. damit die genau übereinstimmenden Angaben von Gregor Kraus! (E. Leick: l. c. 1910. p. 44.)

4. Offenbar ist der Appendix, d. h. die keulenförmige Verdickung oberhalb des eigentlichen Blütenstandes, gemeint; denn er allein tritt bei der Öffnung der Spatha zu Tage.

5) Die Außentemperatur schwankte zwischen  $14,0^{\circ}$  und  $15,6^{\circ}$ .

6) Als eine unmittelbare Folge des Atmungsprozesses wurde die Wärmeproduktion bereits von Hassenfratz („Sur la nutrition des végétaux.“ Ann. de chim. 1792. — Übers.: Hermbstaedt's Archiv der

schlag, das Verhalten des Spadix in einem geschlossenen Rezipienten (Sauerstoffmangel!) und in einer reinen Sauerstoffatmosphäre (Steigerung der Wärmeproduktion!) zu prüfen.<sup>1)</sup> Damit war das Problem schon um ein gutes Stück gefördert.

Eine kurze Notiz über die Erwärmung der Blütenstände von *Arum maculatum*, *Arum italicum* und *Arum Dracunculus* findet sich in der „Flora atlantica“ von R. Desfontaines (1800).<sup>2)</sup> Die Beobachtungsmethode war überaus primitiv, da der Autor selber angibt, daß die Eigenwärme „tactu percipiatur.“

Eine sehr wesentliche Bereicherung der früheren Erfahrungen brachten die Versuche Huberts (1804) auf der Insel Bourbon<sup>3)</sup>, von denen Bory de St. Vincent in seiner Reisebeschreibung eingehend berichtet.<sup>4)</sup> Hubert beobach-

---

Agrikulturchemie. Bd. 1. Berlin 1803. p. 113) betrachtet. In gleichem Sinne äußerte sich S. F. Hermbstaedt („Über die Fähigkeit der lebenden Pflanzen, im Winter Wärme zu erzeugen.“ Magazin d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. 2. Jahrg. 1808. p. 316.). — Vergl. E. Leick: Über den Temperaturzustand verholzter Achsenorgane. Separat-Abdruck aus den Mitt. d. naturw. Vereins für Neuvorpommern u. Rügen. 44. Jahrg. 1912. p. 19—20.

1) Derartige Versuche wurden später von Hubert, G. Vrolik und W. H. de Vriese, L. Garreau und G. Kraus ausgeführt. Siehe weiter unten!

2) R. Desfontaines: Flora atlantica sive historia plantarum, quae in atlante, agro tunetano et algeriensi crescunt. Bd. 2. 1800. p. 328. Die Angaben Desfontaines' wurden bestätigt von Dumont-Courset: Le botaniste cultivateur.

3) In der Literatur sind zahlreiche falsche Angaben über den Ort der Beobachtungen verbreitet.

4) Bory de St. Vincent: Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique. Bd. 2. Paris 1804. p. 68—80. — Übersetzung: Beiträge zur Naturgeschichte der Maskarenischen Inseln. Übers. von D. Bidermann (Anhang.). Erschienen in der Bibliothek der neusten und wichtigsten Reisebeschreibungen, hrsg. von M. C. Sprengel, fortgesetzt von P. F. Ehrmann. Bd. 26. Weimar. p. 41—53. — Vergl. auch: Hubert: Journal de physique, de chimie, d'hist. naturelle et des arts. Bd. 59. 1804. p. 280ff. Ein ziemlich ausführlicher Bericht über die Untersuchungen Huberts findet sich bei O. Hoppe: Nova Acta. Bd. 41. 1. Teil. Halle 1879. p. 204—206.

tete, daß die Blütenkolben von *Colocasia odora*<sup>1)</sup> (syn: *A. cordifolium*, *A. caulescens*, *A. rectum*), deren Spatha sich stets während der Nacht öffnete,<sup>2)</sup> meist kurz vor Sonnenaufgang den höchsten Grad der Eigenwärme zeigten. Als fünf Kolben um ein Thermometer zusammengebunden wurden, ergaben sich folgende Temperaturen:<sup>3)</sup>

Zeit	Luft	Kolben	Überschuß
Sonnenaufg.	23,75 <sup>0</sup>	55,0 <sup>0</sup>	<b>31,25<sup>0</sup></b>
8 <sup>h</sup> morg.	26,25 <sup>0</sup>	52,5 <sup>0</sup>	26,25 <sup>0</sup>
9 <sup>h</sup> abends	26,25 <sup>0</sup>	35,0 <sup>0</sup>	8,75 <sup>0</sup>
9 <sup>h</sup> morg. des nächst. Tages	—	—	0,00 <sup>0</sup>

Daraus ist zu ersehen, daß die Erwärmung nur einmal stattfand und bereits nach 24 Stunden völlig verschwunden war. Hubert hebt darum ausdrücklich hervor: „Ein Kolben wird nur einmal heiß, und diese Hitze dauert 24 Stunden.“<sup>4)</sup> Ein derartiges Ergebnis steht in einem schroffen Gegensatz zu dem von A. Brongniart<sup>5)</sup>, O. Hoppe<sup>6)</sup> und allen anderen Forschern<sup>7)</sup> gewonnenen.

Hubert arbeitete sowohl mit abgeschnittenen Kolben, als auch mit unversehrten Pflanzen; das Resultat war in beiden Fällen dasselbe. Nur wenn die Kolben schon stundenlang vor dem Aufblühen von der Pflanze abgetrennt wurden, zeigten sie kein normales Verhalten mehr. Das Eigenwärmemaximum fiel dann bedeutend geringer aus (5 Kolben, die schon am Abend vor der Blüte abge-

1) *Colocasia odora* gehört zu den Araceen, die keinen nackten Appendix besitzen wie *Arum italicum*, *A. maculatum*, *A. Dracunculus* und die *Sauromatum*-Arten. Hier ist der ganze Kolben mit Sexualorganen bedeckt, die allerdings zum Teil fehlgeschlagen sind (oben Staminodien oder Parastemonen, in der Mitte Paracarpidien).

2) Der von O. Hoppe (l. c.) untersuchte Blütenstand öffnete sich bereits am Abend.

3) Die Angaben sind in Celsiusgrade umgerechnet.

4) Bory de St. Vincent: l. c. (Übersetzung) p. 44.

5) Vergl. p. 175 der vorliegenden Arbeit!

6) Vergl. den II. Teil der vorliegenden Arbeit!

7) Vergl. die Untersuchungen von G. Vrolik, W. H. de Vriese, Raispail, A. van Beek und C. A. Bergsma!

schnitten wurden, brachten das Thermometer statt auf  $55^{\circ}$  nur auf  $42,5^{\circ}$ , während zugleich die Erwärmungsperiode erheblich in die Länge gezogen wurde (im Verlaufe des ersten Versuchstages hielt sich das Thermometer auf  $40^{\circ}$  bis  $41,25^{\circ}$  und zeigte selbst am folgenden Tage noch  $+ 2,5^{\circ}$  Temperaturüberschuß). Dieses Ergebnis müssen wir bei der Beurteilung späterer Untersuchungen mit in Betracht ziehen. 5 große Kolben um ein Thermometer ergaben eine Temperatur von  $56,25^{\circ}$ , 5 kleine Kolben dagegen nur  $52,5^{\circ}$  (die Höhe der Lufttemperatur ist bei diesem wie bei dem folgenden Versuche leider nicht angegeben!). 5 der Länge nach aufgespaltene Blütenstände ließen das Thermometer ebenfalls auf  $52,5^{\circ}$  steigen. Ein Kolben, dessen Mark herausgebohrt war, wies einen völlig normalen Temperaturverlauf auf und zeigte im hohlen Innern einen Überschuß von  $+ 27,5^{\circ}$  (bei  $21,25^{\circ}$  Lufttemperatur!). Daraus geht also mit Sicherheit hervor, daß der Markkörper des Spadix für das Wärmephänomen so gut wie gar nicht in Betracht kommt. Noch durch ein zweites Experiment, bei dem nur die oberflächlichen Schichten der Infloreszenz Verwendung fanden, wurde bewiesen, daß die Wärmeproduktion lediglich in dem äußeren Gewebemantel des Kolbens stattfindet.<sup>1)</sup> Auch über die Transpirationsgröße und den Gaswechsel des warmen Spadix wurden zahlreiche Versuche angestellt. Brachte man 3 Kolben während der Blütezeit in ein Kapernfläschchen, so schlugen sich an den Wänden sehr bald Wassertröpfchen nieder, die schließlich zusammenflossen und bereits nach einer Stunde den Boden mit einer zollhohen Wasserschicht bedeckten. Hubert umwickelte einen warmen Blütenstand mit einem Leinenlappen, der mit Baumöl getränkt war. Die Eigenwärme verschwand momentan und kehrte erst nach Entfernung des Lappens wieder. Das Gleiche geschah, wenn man das Untersuchungsobjekt mit einer Fettschicht überzog oder in Wasser eintauchte. Blieben die Kolben längere Zeit unter Wasser, so erreichte nach dem Herausnehmen die Eigenwärme nicht

1) Vergl. darüber die Untersuchungen von Dunal (p. 186 der vorliegenden Arbeit!) und besonders von G. Kraus.

bemerkbar macht, bis zur Öffnung der Antheren („ad antherarum dehiscenciam“) wächst und dann wieder nach und nach verschwindet. Naturgemäß kann derartig unbestimmten Angaben keine größere Bedeutung beigemessen werden. Daß kein ursächlicher Zusammenhang zwischen Temperaturmaximum und Pollenemission besteht, geht aus folgenden Tatsachen hervor:

1. Bei den meisten Arum-Arten zeigen die Antheren eine viel geringere Temperatursteigerung als der Appendix.
2. Nicht in allen Fällen ist die Pollenentleerung von einem Eigenwärmemaximum begleitet.<sup>1)</sup>

Wertvolle Aufschlüsse über den Gaswechsel der Araceenblütenstände verdanken wir den sorgfältigen Untersuchungen Théodore de Saussures (1822).<sup>2)</sup> Die Vermutungen, die bereits Senebier über die Ursache der Wärmeproduktion ausgesprochen hatte, und deren experimentelle Begründung von Hubert angebahnt worden war, fanden hier ihre Bestätigung. Leider unterließ Saussure es, den Temperaturzustand seiner Untersuchungsobjekte genau festzustellen, so daß die Verwendbarkeit seiner Zahlen dadurch beeinträchtigt wird.<sup>3)</sup> *Arum italicum* wurde von ihm zwölf Jahre hindurch im Freien in der Nähe von Genua beobachtet, doch konnte er in keinem Falle eine nennenswerte Eigenwärme feststellen. Dieses Resultat ist schwer zu verstehen,<sup>4)</sup> wenn man bedenkt, daß gerade der Blütenstand

---

1) Vergl. E. Leick: l. c. p. 58.

2) Th. de Saussure: De l'action des fleurs sur l'air, et de leur chaleur propre. Ann. de chim. et de physique par Gay-Lussac et Arago. Bd. **21**. (3.) 1822. p. 279—303. — Vergl. auch: Th. de Saussure: Mémoires de Genève. Bd: **6**. 1833. p. 251 u. p. 558. — Vergl. schließlich auch den II. Teil der vorliegenden Arbeit!

3) Vergl. O. Hoppe: Beobachtungen der Wärme in der Blütenscheide einer *Colocasia odora* (*A. cordifolium*). Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher. Bd. **41**. II. Teil. Halle 1879. p. 208.

4) Das Fehlen der Eigenwärme ist um so auffälliger, als der Kolben innerhalb 24 Stunden das 5—6fache seines eigenen Volumens an Sauerstoff verbrauchte.

dieser Pflanze — wie von zahlreichen Forschern mit der größten Sicherheit nachgewiesen worden ist — eine recht ansehnliche Temperaturerhöhung aufweist. O. Hoppe versucht das negative Ergebnis aus der Ungunst der klimatischen Verhältnisse und aus der Unzuverlässigkeit der im Freien vorgenommenen Messungen zu erklären.<sup>1)</sup> Saussure selber führt es darauf zurück, daß die Pflanzen infolge der ungünstigen Außenbedingungen nicht zur Fruktifikation schritten. Daß ein solcher unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Wärmephänomen und dem Befruchtungsvorgange nicht vorhanden ist, werden wir weiter unten sehen.<sup>2)</sup> Etwas günstiger waren die Erfahrungen des französischen Forschers mit *Arum maculatum*, wo es ihm gelang, wenigstens vier warme Kolben zu ermitteln. Ein solcher warmer Blütenstand von 6,6 ccm Rauminhalt verbrauchte in 24 Stunden 200 ccm Sauerstoff, d. h. also ungefähr das 30fache seines eigenen Volumens. Dagegen wurde von einem nicht erwärmten Kolben kaum das 1fache des eigenen Volumens absorbiert. Die Menge des gebildeten Kohlendioxydes entsprach genau der aufgenommenen Sauerstoffmenge. Daraus ergibt sich also, daß Wärmeentbindung, Sauerstoffkonsum und Kohlensäureproduktion in allerengster Verbindung zueinander stehen. Weiter läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß die zu Tage tretende Wärme hauptsächlich dem Atmungsprozesse entstammt<sup>3)</sup>, und daß vornehmlich Kohlenhydrate der physiologischen Oxydation anheimfallen. Durch einen weiteren Versuch wurde der Frage nähergetreten, welcher Teil des Blütenstandes der Hauptträger der Erwärmung ist, und in welchem Maße sich die verschiedenen Regionen des Spadix an dem Gaswechsel beteiligen. Leider ist nicht angegeben, wie

---

1) Vergl. O. Hoppe: l. c. p. 207.

2) Vergl. besonders die Ausführungen von G. Kraus: Ann. du jardin botan. de Buitenzorg. Bd. 13. 1896. p. 272. — E. Leick: l. c. 1910. p. 57.

3) Saussure sagt p. 290: „On peut présumer, que la prompte combinaison de l'oxygène avec le carbone du végétal est la cause de leur effet calorifique.“

lange die Erwärmung bereits andauerte, als die Untersuchung begann. Wir haben aber — wie wir später sehen werden — Grund, anzunehmen, daß das erste Maximum der Wärmeproduktion bereits überschritten war. Das Resultat fiel folgendermaßen aus:<sup>1)</sup>

- I. Die Spatha („le corneil ou la spathe“) verbrauchte in 24 Stunden das 5fache ihres Volumens an Sauerstoff.
- II. Der Appendix, d. h. der oberhalb der Fortpflanzungsorgane befindliche, nackte Teil des Kolbens („le spadice coupé au-dessus des organes génitaux“), verbrauchte in 24 Stunden das 30fache seines Volumens an Sauerstoff.
- III. Der mit den Sexualorganen besetzte Teil des Spadix („la partie cylindrique du chaton qui porte les organes sexuels“) verbrauchte in 24 Stunden das 132fache seines eigenen Volumens an Sauerstoff.<sup>2)</sup>

Dieses Ergebnis entspricht durchaus dem Wärmezustand der Infloreszenz, wie er sich im zweiten Stadium der Blütenentwicklung bei *Arum maculatum* einzustellen pflegt.<sup>3)</sup> Sobald die Erwärmungsperiode des ersten Abends, die ihren Hauptsitz im Appendix hat, überwunden ist, stellt sich im Verlaufe des zweiten Tages eine neue Kulmination der Erwärmung ein, die in den Sexualorganen lokalisiert ist. Diese werden dann in der Regel auch einen maximalen Sauerstoffkonsum aufweisen.

---

1) Der warme Blütenstand wurde in der nachstehend angegebenen Weise zerschnitten, und jedes Stück für sich in einen Rezipienten von 1000 ccm Inhalt gebracht. Das entstehende Gasgemenge wurde am Schlusse des Versuches (nach 24 Stunden) analysiert. Natürlich sind die Versuchsbedingungen nicht mehr normal zu nennen. da durch die umfangreichen Verwundungen notwendig eine Modifikation des Atmungsverlaufes eintreten mußte.. Immerhin geben die ermittelten Zahlen ein relatives Bild vom Sauerstoffkonsum der einzelnen Teile.

2) Vergl. Th. de Saussure: l. c. p. 287—288!

3) Es ist übrigens daran zu erinnern, daß der Temperaturverlauf den absorbierten Sauerstoffquantitäten durchaus nicht immer proportional zu sein braucht. Vergl. die Arbeiten von Gregor Kraus und meine oben zitierte Schrift!

Daß unter den Sexualorganen in erster Linie die Antheren, d. h. also die männlichen Organe, in Betracht kommen, war bereits aus einigen Versuchen Huberts zu ersehen. Deutlich spiegelt sich dieser Sachverhalt wider in einer Beobachtung Saussures. Das auf den Balearen heimische *Arum Dracunculus*, dessen Temperaturverlauf ungefähr demjenigen von *A. italicum* und *A. maculatum* entspricht, wurde in der gleichen Weise wie das oben angeführte *Arum maculatum* untersucht. Hier stellten sich die Werte für den Sauerstoffkonsum, wie folgt:

Teil des Blütenstandes.	Sauerstoffkonsum. Vol. des Objektes = 1.
1. Spatha:	0,5.
2. Appendix:	26,0.
3. Antheren:	<b>135,0.</b>
4. Pistille:	10,0. <sup>1)</sup>

Wir müssen auch hier annehmen, daß das erste Wärmemaximum bereits überschritten war. Das vorstehende Resultat gewinnt besonders durch den Vergleich mit dem Temperaturzustand anderer Blüten Bedeutung. Ich werde darüber an anderer Stelle eingehend berichten.

Im Treibhause des botanischen Gartens zu Berlin beobachtete im Jahre 1828 Carl Heinrich Schultz Blütenstände von *Philodendron pinnatifidum*.<sup>2)</sup> Die Messungen fanden mit Hilfe von Thermometern bei einer Lufttemperatur von c. 15° (C?) statt. Es zeigte sich, daß der Kolben 4°—5° (C?) wärmer als seine Umgebung war. Die mit Staubfäden besetzten Teile schienen sich am stärksten zu erwärmen. Die Temperatursteigerung wich erst nach dem Verblühen. Wurde der Kolben zerschnitten, so wies auch das Innere (Markzylinder oder Rindenparenchym?) eine er-

1 Vergl. Th. de Saussure: l. c. p. 289—290! Die gleiche Übersicht findet sich bei Jacob Schmitz: Üb. d. Eigenwärme der Pflanzen. Inaug.-Dissertation. Jena 1870.

2) Carl Heinrich Schultz: Die Natur der lebendigen Pflanze. II. Teil. 1828. p. 185. — Vergl. auch: Gottl. Wilhelm Bischoff: Lehrbuch der Botanik. Bd. 2. I. Teil. Allgem. Bot. (5. Band d. Naturgesch. der drei Reiche, bearbeitet von Verschiedenen.) Stuttgart. 1836. p. 449.

höhte Temperatur auf. Ob eine periodische Erwärmung stattfand, ist leider nicht vermerkt, doch als sehr wahrscheinlich anzunehmen, da besonders hervorgehoben wird, daß die Erwärmung während der ganzen Blütezeit anhielt. Im ganzen genommen, sind diese Angaben zu lückenhaft, um eine klare Vorstellung vom Verhalten der genannten Pflanze zu ermöglichen.

Schwer verständlich ist es, daß mehrere Forscher bei ihren angeblich sehr sorgfältigen und umfangreichen Untersuchungen über den Temperaturzustand blühender Araceenkolben zu einem negativen Resultate gelangten. Wir wollen hier nur in aller Kürze auf die einschlägigen Arbeiten verweisen.

J. F. Smith<sup>1)</sup> (1819) fand bei *Arum maculatum* in keinem Falle eine nennenswerte Temperaturerhöhung. Über die Untersuchungsmethode sowie über die äußeren Versuchsbedingungen werden in der unten angeführten Schrift keine weiteren Mitteilungen gemacht.

L. C. Treviranus<sup>2)</sup> (1829)<sup>3)</sup> beobachtete drei Jahre hindurch die verschiedensten Araceenarten, die teils im Freien, teils im Glashause oder im Zimmer zur Blüte kamen. Folgende Versuchspflanzen werden von ihm selber angegeben: *Arum divaricatum*, *A. Dracunculus*, *A. pedatum*, *A. sagittifolium*, *A. fornicatum*, *A. trifoliatum*, *Caladium bicolor*,

1) J. F. Smith: Introduction to Botany. 2. Ed. p. 92. (Zitiert nach L. C. Treviranus!) Übers. von J. H. Schultes unter dem Titel: „Anleitung zum Studium der Botanik“. Wien 1819. In einer Fußnote gibt der Übersetzer an, daß er bereits seit 10 Jahren an *Arum maculatum* die Erwärmung während des Blühens beobachtet habe (vergl. H. R. Göppert, 1830. p. 179!).

2) L. C. Treviranus: Entwickelt sich Licht und Wärme beim Leben der Gewächse? Zeitschr. f. Physiologie, hrsg. von Tiedemann, G. R. und L. C. Treviranus Bd. 3. Darmstadt 1829. p. 257—268. — L. C. Treviranus: Physiologie der Pflanzen. Bd. 2. — L. C. Treviranus: Die Lehre vom Geschlechte der Pflanzen. p. 127.

3) Ich übergehe an dieser Stelle die Arbeit von A. Bertoloni („Praelectiones rei herbariae“. Bononia. 1827. § 365. p. 118.), aus der nur zu entnehmen ist, daß der Verfasser bei *Arum italicum* eine fühlbare Eigenwärme feststellen konnte. — Vergl. E. Leick: l. c. 1910. p. 23!

*C. viviparum*, *Calla aethiopica*, *Pothos crassinervis*, *P. lanceolata*, *P. digitata*, *P. violacea*, *P. cordifolia*. Da muß es zunächst auffallen, daß gerade die Arumarten, an denen das Wärmephänomen am häufigsten beobachtet worden war, nämlich *Arum italicum* und *Arum maculatum* in der Liste fehlen. Nur *A. Dracunculus* und *Pothos cordifolia* (?) waren bereits vorher untersucht worden. Wenn es nun schon von vornherein seine Bedenken hat, aus Wärmemessungen, die bei stark schwankenden Außentemperaturen vorgenommen wurden, selbst im Falle einer erheblichen Differenz, sichere Folgerungen zu ziehen, so verdient dieser Umstand hier noch viel mehr Berücksichtigung, da es sich möglicherweise nur um ganz unbedeutende Temperaturüberschüsse handeln konnte. Es ist ja durchaus nicht gesagt, daß alle Mitglieder der Familie mit einer thermometrisch wahrnehmbaren Eigenwärme ausgestattet sein müssen. Für *Calla aethiopica* ist z. B. das Fehlen höherer Temperaturen mit Sicherheit nachgewiesen worden.<sup>1)</sup> Ich selber habe im Jahre 1904 den Versuch gemacht, den Blütenstand von *Dieffenbachia imperialis* im Treibhause näher zu untersuchen, erhielt aber derartig schwankende Temperaturdifferenzen, daß sich nicht zuverlässig entscheiden ließ, wie weit nur die physikalischen Verhältnisse in Betracht kamen, und wie weit vielleicht auch physiologische Ursachen mit im Spiele waren.<sup>2)</sup> Außerdem senkte Treviranus sein Thermometer „in den unteren, tütenförmigen Teil der Scheide“. Eine derartige Versuchsanordnung ist aber die denkbar ungünstigste, da die Messungen von Gregor Kraus an *Arum italicum* gezeigt haben, daß trotz einer „sehr hohen Keulentemperatur“ die Eigenwärme am Grunde des Blütenstandes nur wenige Zehntelgrade beitragen kann.<sup>3)</sup> Nehmen wir noch hinzu, daß die Unter-

1) Vergl. die Untersuchungen von G. Kraus im II. Teile der vorliegenden Arbeit!

2) Eine tabellarische Zusammenstellung meiner Versuchsergebnisse findet sich im 2. Teile dieser Arbeit.

3) Vergl. G. Kraus: Abhandl. der Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 16. 1886. p. 49.

suchungsmethode eine mangelhafte war, da neben dem Thermometer „auch Fingerspitzen, Lippen und Zungenspitze als Wärmemesser benutzt wurden“, <sup>1)</sup> daß ferner häufig Temperaturdifferenzen von  $\frac{1}{2}$ — $1^{\circ}$  beobachtet wurden, <sup>2)</sup> so erhellt wohl zur Genüge, wie wenig Treviranus zu seinem absprechenden Urteile berechtigt war. <sup>3)</sup>

Ebenfalls zu einem negativen Resultate gelangte H. R. Göppert (1830), <sup>4)</sup> der zu seinen Messungen Thermometer und sehr empfindliche Thermoskope verwendete. Untersucht wurden: *Arum pedatum* (2 Ex.), *A. brasiliicum* (1 Ex.), *A. divaricatum* (6 Ex.), *A. pictum* (3 Ex.), *A. orixense* (2 Ex.), *A. fornicatum* (10 Ex.), *Calla aethiopica* (6 Ex.), *Caladium tripartitum* (1 Ex.), *C. helleborifolium* (2 Ex.), *Pothos crassinervis*, *P. digitatus*, *P. lanceolatus*, *P. violaceus*, *Orontium japonicum*. Wir können auf nähere Angaben hier umso mehr verzichten, als derselbe Forscher bereits zwei Jahre später (1832) an *Arum Dracunculus* zu einem positiven Ergebnis gelangte. <sup>5)</sup> Die Messungen führte Goeppert mit Hilfe von Thermometern aus, deren kleine Quecksilbergefäße er direkt in die Substanz des Kolbens einsenkte. Im ganzen beobachtete er 5 Blütenstände. Durch das Abschneiden wurde die Eigenwärme etwas vermindert, dauerte aber doch noch 24 Stunden lang an. Alle Teile des Spadix waren höher temperiert als die Umgebung, die maximale Eigenwärme wurde aber stets zwischen den Staubfäden festgestellt. <sup>6)</sup> Von hier aus nahm die Tempe-

1) O. Hoppe: l. c. p. 209. Hoppes Kritik ist durchaus gerechtfertigt.

2) L. C. Treviranus: l. c. 1829. p. 267.

3) Er sagt am Schlusse seiner Arbeit: „Ich glaube demnach, soweit meine Erfahrungen bis jetzt reichen, überwiegende Gründe dafür zu haben, daß bei den Pflanzen keine Entwicklung von Licht und Wärme als Resultat des Lebensprozesses statthabe“ (l. c. p. 268.).

4) H. R. Göppert: Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau. 1830. p. 186—188.

5) H. R. Göppert: Über Wärme-Entwicklung in der lebenden Pflanze. Ein Vortrag. Wien 1832. p. 24—25.

6) Leider gibt Göppert nicht an, zu welcher Zeit sich die Spatha öffnete, und wann die Ablesung des Thermometers begann. Zu vermuten ist, daß auch hier — wie bei Th. de Saussure — das erste Wärmemaximum im Appendix übersehen wurde.

ratur nach oben und unten zu ab. Selbst die abgeschnittenen Staubfäden zeigten längere Zeit hindurch noch eine erhebliche Eigenwärme.<sup>1)</sup> Der höchste überhaupt gemessene Temperaturüberschuß betrug  $+ 14^{\circ}$  und wurde bei einer Lufttemperatur von  $13^{\circ}$  zwischen den Antheren festgestellt.

Eine kurze Bemerkung über die Wärmeproduktion von *Arum italicum* findet sich bei A. P. de Candolle (1832).<sup>2)</sup> Nach seinen Beobachtungen tritt die Erwärmung des Blütenstandes nur einmal ein. Ihren Hauptsitz soll sie im Appendix haben, der ungefähr um 5 Uhr nachmittags sein Eigenwärmemaximum erreicht. Das zweite, in der Antherenzone lokalisierte Maximum, das am zweiten Tage einzutreten pflegt, wurde hier offenbar übersehen.

Bei den bisherigen Untersuchungen handelte es sich meist um Araceenkolben, die nicht ihrer ganzen Ausdehnung nach mit Sexualorganen besetzt sind, sondern am oberen Ende einen kahlen Appendix tragen. Nur Hubert hatte umfangreiche Versuche an einem anders gebauten Blütenstand, nämlich demjenigen von *Colocasia odora*, ausgeführt. Die Infloreszenz derselben Pflanze wurde 1834 von Adolphe Brongniart<sup>3)</sup> im „Jardin des plantes“ zu Paris von neuem sorgfältigen Messungen unterworfen. Das Resultat fiel erheblich anders aus als bei Hubert. Vor allem zeigte sich, daß die Eigenwärme nicht nur einmal anstieg und dann wieder abfiel, sondern täglich wiederkehrte und während der 6 Tage dauernden Blüteperiode 6 Kulminationspunkte aufwies. In den 4 ersten Tagen wurde das Maximum abends erreicht, an den beiden letzten da-

1) Wahrscheinlich wurde die ganze Zone des Kolbens, die mit den männlichen Sexualorganen besetzt ist, herausgeschnitten.

2) A. P. de Candolle: Physiologie végétale, ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux. Bd. 2. Paris. 1832. p. 551—552. (Deutsche Übersetzung von Röper.)

3) A. Brongniart: Note sur l'élévation de température dans les fleurs du *Colocasia odora*. Nouv. annal. du Muséum d'hist. nat. Bd. 3. 1834. p. 145 ff. — A. Brongniart: Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. d. sc. nat. (1.) Bot. Bd. 12. 1827. p. 47. — Vergl. auch H. J. Dutrochet: Ann. d. Bsc. nat. (2.) Botan. Bd. 13. 1840. p. 67.

gegen morgens. Diese periodische Wiederkehr der Erwärmung bezeichnete Brongniart als „fièvre quotidienne“ oder als einen täglichen „Paroxysmus“. Es ergibt sich die Frage: wie sollen wir dieses Resultat mit dem von Hubert gewonnenen in Einklang bringen? An der Richtigkeit der Brongniartschen Angaben ist nicht zu zweifeln, zumal da sie durch spätere Untersuchungen durchaus bestätigt worden sind.<sup>1)</sup> Es bleiben also nur zwei Erklärungsmöglichkeiten übrig. Entweder sind die Beobachtungen Huberts ungenau, oder aber die Pflanze zeigte im zweiten Falle ein anderes Verhalten als im ersten. Wenn nun auch zugegeben werden muß, daß zu einer sicheren Feststellung des Sachverhaltes eine größere Anzahl von Messungen in gleichmäßigen Abständen und bei möglichst konstanter Außentemperatur nötig wären, als von Hubert tatsächlich ausgeführt worden sind, so kann man doch andererseits kaum glauben, daß ein so auffälliges Phänomen von dem ersten Beobachter völlig übersehen sein soll. Mehr Wahrscheinlichkeit hat die Annahme für sich, daß dieselbe Pflanze in ihrer Heimat tatsächlich einen anderen Erwärmungsmodus zeigt als unter den mehr oder weniger ungünstigen Kulturverhältnissen unserer Treibhäuser. Zumal wenn wir die lebhafteste Wärmeproduktion der Araceen als eine blütenbiologische Anpassung auffassen wollen, so läßt es sich sehr wohl denken, daß die anormalen Außenbedingungen, insbesondere die zu niedrige Temperatur, auf den gesamten Verlauf der Blüte umgestaltend einwirken. Damit würde auch die bereits von Hubert ermittelte Tatsache im Einklange stehen, daß künstliche Hemmungen eine Verzögerung der Entwicklungsphasen und eine Verschleppung der Wärmeperiode zur Folge haben. Zutreffend erscheint mir die Ansicht Gärtners, der sich folgendermaßen äußert: „Gegen diese Widersprüche ist jedoch zu bemerken, daß die Umstände, unter welchen diese Verschiedenheiten und Abweichungen beobachtet wurden, nicht genau bezeichnet sind; und da die meisten dieser Pflanzen aus heißen Kli-

1) Vergl. z. B. die Untersuchungen von O. Hoppe im II. Teile der vorliegenden Arbeit!

maten abstammen, so könnte man in ihrem gezwungenen Aufenthalt den Grund dieses Mangels an Wärmeentwicklung suchen“. <sup>1)</sup> Die höchste von Brongniart gemessene Eigenwärme betrug  $+ 11^{\circ}$ . <sup>2)</sup> Der Temperaturüberschuß war am beträchtlichsten im obersten Teile des Kolbens, der mit den fehlgeschlagenen männlichen Blüten (Staminodien) besetzt ist, <sup>3)</sup> und verlor sich nach der Basis zu, wo die fertigen weiblichen Organe (Pistille) stehen.

Über das Wesen und die Bedeutung des Erwärmungsprozesses hatte sich Adolphe Brongniart schon in einer früheren Arbeit (1827) geäußert. <sup>4)</sup> Er vertritt hier die Ansicht, daß das Wärmephänomen eine weitverbreitete und notwendige Erscheinung aller Blüten sei, da erst durch sie das Zustandekommen der Befruchtung gewährleistet würde. Er sagt: „L'élévation de température est nécessaire à l'accomplissement de cette fonction, en augmentant pour ainsi dire la vitalité du pollen, et lui donnant les propriétés qui sont indispensables pour que la fécondation s'opère“ (l. c. p. 47.). Diese irrigte Meinung wurde auch späterhin von vielen Forschern vertreten, obgleich eine ganze Reihe von Tatsachen ihr direkt widersprachen. Es liegt das wohl in der Eigenart der Erscheinung begründet, die sich soweit vom Herkömmlichen entfernt und mit den physiologischen Anschauungen so schwer in Einklang zu bringen ist. Namentlich Gregor Kraus ist später mit allem Nachdrucke gegen diese falschen Anschauungen zu Felde gezogen. <sup>5)</sup>

---

1) C. Fr. Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommneren Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen. Stuttgart 1844. p. 157. Diese Äußerung bezieht sich auf die negativen Resultate, die von L. C. Treviranus ermittelt wurden.

2) Die Messungen fanden mit Hilfe von Quecksilberthermometern statt.

3) Eine genaue Abb. des Kolbens u. d. ganzen Pflanze findet sich bei A. van Beek u. C. A. Bergsma (siehe weiter unten!).

4) A. Brongniart: Mémoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. d. sc. nat. (1.) Bot. Bd. **12**. 1827. p. 14—53, 145—172, 225—296.

5) Vergl. den II. Teil der vorliegenden Arbeit!

Eine Bestätigung fanden die Ergebnisse Brongniarts durch Beobachtungen von G. Vrolik und W. H. de Vriese<sup>1)</sup>; die in den Jahren 1835 und 1836 im botanischen Garten zu Amsterdam 7 Kolben von *Colocasia odora* und 1 von *Pothos umbraclifera* untersuchten. Am 15. April 1835 erschloß sich der erste Blütenstand von *Colocasia odora* im Treibhause. Erst am 17. April erfolgte das Ausstreuen des Pollens. Der obere Teil des Kolbens zeigte zu dieser Zeit eine Temperaturdifferenz von  $+ 2,2^{\circ}$ ; dieser Temperaturüberschuß war der höchste, der während der Blütezeit gemessen wurde. Zwei Blütenstände derselben Pflanze, die sich später öffneten, wurden einer eingehenden und sorgfältigen Untersuchung unterworfen. Die Thermometer wurden mit verschiedenen Stellen des Spadix in innigste Berührung gebracht („dans le contact le plus intime possible“). Die Beobachtungen fanden in einem Glashause statt, dessen Temperatur häufig nicht nur recht kühl (an einem Tage im Maximum  $+ 13,3^{\circ}$ ) war, sondern auch sehr erhebliche Schwankungen zeigte.<sup>2)</sup> Es muß darauf hingewiesen werden, daß die zu niedrige Außentemperatur ohne Zweifel eine Modifizierung der Blütenentwicklung zur Folge hat, und daß die umfangreichen Oszillationen der Luftwärme sehr leicht zu unrichtigen Resultaten führen können. Die Spatha des einen Kolbens öffnete sich am Abend des 28. April. Die Erwärmung machte sich jedoch erst am folgenden Nachmittage bemerkbar und erreichte ihre Kulmination um 4<sup>h</sup> nachm. mit  $+ 4,4^{\circ}$  zwischen den männlichen Organen. An diesem Tage zeigten sich die Staminodien nicht

1) G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Recherches sur l'élévation de température du spadice du *Colocasia odora*, faites dans le jardin botanique d'Amsterdam. Ann. d. sc. nat. (2.) Botanique Bd. 5. 1836. p. 134—146. — G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Tijdschrift voor natuurlijke geschiedenis en physiologie. Bd. 2. p. 296—314. — Vergl. ferner: Frorieps neue Notizen. Jahrg. 1836. — Meyen: Neues System der Pflanzenphysiologie. Bd. 2. Berlin 1838. p. 161. — Meyen: Wiegmanns Archiv. Bd. 2. Jahrg. 1836. p. 95. (Heft 3.) — O. Hoppe: Nova Acta. Bd. 41. I. Nr. 4. Halle 1879. p. 210—213.

2) Vergl. die Tabellen l. c. p. 142—146. Diese Schwankungen betrogen im Laufe eines Tages bis zu  $18^{\circ}$ .

wärmer als die normalen Staubblätter. <sup>1)</sup> Am 30. April wurde um 5<sup>h</sup> nachmittags ein maximaler Überschuß von + 7,2<sup>o</sup> zwischen den Staminodien gemessen. Der Gipfel des Kolbens wies auch fernerhin die höchsten Eigenwärmegrade auf. Am Nachmittage des 1. Mai begann die Emission des Pollens, die sich bis zum 3. Mai fortsetzte. Zu gleicher Zeit betrug die Temperaturdifferenz + 6,7<sup>o</sup>. <sup>2)</sup> Eine erhebliche Erwärmung zeigte sich auch noch an den beiden folgenden Tagen. Sie erreichte am 2. Mai um 9<sup>h</sup> vormittags am oberen Ende des Kolbens + 8,9<sup>o</sup> und am 3. Mai zwischen den normalen Staubblättern + 7,8<sup>o</sup>. Während der letzten Tage trat ein nicht unerhebliches Längen- und Dickenwachstum des Kolbens hervor. <sup>3)</sup>

Wie sehr der Verlauf der Blüte von der Außentemperatur abhängig ist, dafür liefert uns die Beobachtung des dritten Kolbens einen guten Beleg. Die Spatha öffnete sich am 10. Mai, und schon am Mittage des folgenden Tages begann das Ausstreuen des Pollens. Die Temperaturdifferenz betrug um 3<sup>h</sup> nachmittags am oberen Teile des Spadix + 8,9<sup>o</sup>, am unteren dagegen nur + 0,6<sup>o</sup>. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dieses von den früheren Beobachtungen der beiden Forscher abweichende Ergebnis darauf zurückzuführen, daß während der Blütezeit die Temperatur des Untersuchungsraumes bedeutend höher war. <sup>4)</sup> Die Erwärmung setzte sich bis zum 14. Mai fort und zeigte eine ausgeprägte tägliche Periode. Folgende Maxima wurden beobachtet:

12. Mai.	Max.	12 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> mitt.	+ 8,3 <sup>o</sup>
13. Mai.	Max.	2 <sup>h</sup> nachm.	+ 10,0 <sup>o</sup>
14. Mai.	Max.	12 <sup>h</sup> mitt.	+ 1,7 <sup>o</sup> .

Am oberen Ende desselben Kolbens wurde ein Bohrloch angebracht, groß genug, um gerade dem Quecksilber-

1) Vergl. mit den Untersuchungen von A. van Beek u. C. A. Bergsma: p. 182 der vorliegenden Arbeit!

2) Eine Messung der Temperatur der Antheren wurde an diesem Tage leider nicht ausgeführt.

3) Die gleiche Beobachtung wurde auch von mehreren anderen Forschern gemacht.

4) Das Maximum am 11. Mai betrug + 15,6<sup>o</sup>.

gefäß eines Thermometers Raum zu bieten. Aus der Wunde floß anfänglich reichlich Saft aus. Wenn auch zugegeben werden muß, daß die Versuchsbedingungen unter diesen Umständen nicht mehr normal waren, so verdienen die Resultate doch immerhin einige Beachtung. Die Temperatur im Innern des Kolbens war durchweg niedriger als die Temperatur der oberflächlichen Schichten,<sup>1)</sup> eine Tatsache, die durch spätere genaue Untersuchungen bestätigt wurde. Zur Zeit, wo zwischen den Staminodien ein Eigenwärme-maximum von  $+10,0^{\circ}$  konstatiert wurde, wies das im Innern befindliche Thermometer nur einen Temperaturüberschuß von  $+4,5^{\circ}$  auf. Ein dem unteren Teile des Spadix angelegtes Thermometer zeigte zu derselben Stunde eine Differenz von  $+1,1^{\circ}$ . Daraus ergab sich also, daß der Hauptsitz der Wärmeentbindung in der Rindenschicht des oberen Kolbenteiles (Zone der abortierten Antheren) zu suchen war.

Ein Kolben, der vor der Öffnung der Spatha abgeschnitten wurde, entwickelte sich nicht in normaler Weise und ließ auch keine Temperaturerhöhung erkennen.<sup>2)</sup> Ein ähnliches Verhalten wurde an einem Blütenstande wahrgenommen, der bei einer ungewöhnlich hohen Außentemperatur ( $+30,0^{\circ}$ ) zur Entfaltung gelangte. Die Forscher sagen darüber:<sup>3)</sup> „L'émission du pollen suivit presque immédiatement l'ouverture de la spathe. Le spadice était fané au bout de deux jours; il s'était rétréci, desséché, sans avoir indiqué la moindre augmentation de chaleur“. Sie neigen zu der Ansicht, daß gleich zu Anfang (vor Beginn der Messung) die Wärmeentwicklung so energisch verlief, daß dadurch die obere zulässige Temperaturgrenze überschritten wurde. Die Richtigkeit dieser Erklärung muß als fraglich bezeichnet werden. Jedenfalls steht aber fest, daß Blütenverlauf und

---

1) Die Verfasser sagen (l. c. p. 139): „Le thermomètre dont la boule était placée dans la cavité, resta toujours de quelques degrés au-dessous de celui attaché à la surface extérieure“.

2) Die ungünstige Einwirkung einer zu frühzeitigen Abtrennung des Blütenstandes wurde bereits von Hubert beobachtet. Vergl. p. 164 der vorliegenden Arbeit!

3) l. c. p. 140.

Wärmeproduktion in erheblichem Maße von den Außenbedingungen abhängig sind. Ferner ergibt sich aus den vorstehenden Versuchen, daß der Gipfel des Kolbens, der nur mit abortierten, also unfruchtbaren Staubblättern bedeckt ist, die ansehnlichste Eigenwärme besitzt. Das stimmt genau mit den Erfahrungen überein, die man bei *Arum italicum*, *A. maculatum* und *A. Dracunculus* gemacht hat, wo ebenfalls das obere Kolbenende, das hier von dem nackten Appendix gebildet wird, in erster Linie als Wärmeproduzent tätig ist. Dann aber ist man nicht berechtigt, den hohen Eigenwärmegrad unmittelbar zum Befruchtungsvorgange in Beziehung zu setzen, sondern man ist viel eher versucht, ihn als eine blütenbiologische Anpassung zu deuten, die im Dienste der Insektenanlockung steht. Ferner wird es auch verständlich, daß naheverwandte Arten ein recht verschiedenes Verhalten zeigen, entsprechend der verschiedenen Ausgestaltung ihrer Bestäubungsvorrichtungen. Damit fände — wenigstens zum Teil — auch die Tatsache ihre Erklärung, daß mehrere Forscher bei Araceen keine Temperaturerhöhung nachweisen konnten. Die von G. Vrolik und W. H. de Vriese beobachtete *Pothos umbraculifera* zeigte nur am ersten Tage der Blüte eine Eigenwärme von  $+ 1,0^{\circ}$ .<sup>1)</sup>

Bevor wir auf die späteren Untersuchungen derselben beiden Forscher eingehen, haben wir uns mit einer 1838 von A. van Beek und C. A. Bergsma veröffentlichten Arbeit zu beschäftigen.<sup>2)</sup> Auch in diesem Falle handelte es sich um *Colocasia odora*. Die Genannten bedienten sich zum ersten Male einer neuen Wärmemeßmethode; sie benutzten eine Thermonadel, die aus Platin und Eisen zusammengesetzt war.<sup>3)</sup> Die Pflanze befand sich in einem besonderen Untersuchungsraume, der aber nicht unbedeu-

1) Vergl. l. c. p. 138.

2) A. van Beek et C. A. Bergsma: Observations thermo-électriques sur l'élévation de température des fleurs du *Colocasia odora*. Utrecht 1838.

3) Es war dieselbe Nadel, die Becquerel und Breschet zu ihren Blutuntersuchungen verwendet hatten. l. c. p. 1 u. p. 4.

tende Temperaturschwankungen aufwies. Eine direkte Sonnenbestrahlung war durch Vorhänge und Lichtschirme unmöglich gemacht. Die Nadel, die durch eine mehr als 2 m lange Drahtleitung mit dem Galvanometer verbunden war,<sup>1)</sup> wurde bei der ersten Beobachtungsreihe zwischen den sterilen männlichen Organen („dans le cône formé par les fleurs mâles avortées“) oberflächlich eingestoßen. Die Messungen erstreckten sich leider nur über zwei Tage. Das Ausstreuen des Pollens begann bereits am Mittage des ersten Beobachtungstages<sup>2)</sup> und dauerte am zweiten noch an. Das erste Maximum wurde um 3<sup>h</sup> nachmittags mit  $+ 14,38^{\circ}$  erreicht. Der folgende Tag brachte um 3<sup>1/2</sup><sup>h</sup> nachmittags sogar einen maximalen Temperaturüberschuß von  $+ 22^{\circ}$ . Die überraschende Höhe dieser Differenzen<sup>3)</sup> erklärt sich wohl hauptsächlich daraus, daß die Thermonadel eine genauere Feststellung der Gewebetemperaturen gestattet, während das angelegte Thermometer nur auf einer Seite erwärmt wird.<sup>4)</sup> Des weiteren unternahmen die beiden Forscher eine Reihe von Untersuchungen,<sup>5)</sup> um die Unrichtigkeit der von Raispail vertretenen Anschauungen darzutun. Dieser hatte sich nämlich im Jahre 1834<sup>6)</sup> dahin geäußert, daß die an Araceenkolben beobachtete Temperaturerhöhung eine rein physikalische Erscheinung darstelle. Von der Spatha sollten in ähnlicher Weise wie von einem

1) Die Empfindlichkeit der Nadel war keine große. 1 Scalenteil entsprach ungefähr einem Grad. Bei den Untersuchungen Dutrochets entfielen 6 — später sogar 16 — Scalenteile auf ein Grad Temperaturdifferenz.

2) Außentemperatur c.  $+ 20^{\circ}$ .

3) Nur Hubert hatte ein noch höheres Maximum festgestellt, nämlich  $+ 31\frac{1}{4}^{\circ}$ .

4) l. c. p. 8. „Le contact d'une boule de thermomètre avec le spadice, quand même cet instrument est appliqué avec le plus grand soin, ne peut être aussi intime que celui de la pointe soudée très fine d'une aiguille, qui pénètre dans la substance du spadice presque sans le blesser“.

5) Vergl. l. c. p. 2—3 u. p. 7.

6) Raispail: Nouveau système de physiologie végétale et de botanique. Bd. 2. Paris 1837. p. 213—227. — Vergl. auch O. Hoppe: l. c. p. 213.

parabolischen Hohlspiegel die Wärmestrahlen zurückgeworfen und in der Mitte der Höhlung vereinigt werden. Obgleich es Raispail gelang, eine Reihe von Gründen beizubringen, die seine Auffassung scheinbar unterstützten, so bedurfte trotzdem die Sache eigentlich keiner weiteren Diskussion, da bereits durch G. Vrolik und W. H. de Vriese<sup>1)</sup> gezeigt worden war, daß die Erwärmung des Spadix unverändert fortbesteht, auch wenn die Spatha vollkommen reseziert wird. Wir wollen daher auf diesen Teil der Untersuchungen nicht näher eingehen. Durch weitere Messungen sollte festgestellt werden, in welchem Teile des Spadix die maximale Erwärmung zustande kommt. Wurde die Thermonadel am oberen Ende desjenigen Kolbenteiles, der mit den normalen männlichen Organen besetzt ist, eingestoßen, so zeigte sie zu einer Zeit, wo der Pollen bereits in großer Menge ausgestreut wurde, keine nachweisbare Eigenwärme. Im höher gelegenen Gebiete der Staminodien dagegen wurde zu gleicher Zeit an allen Stellen eine Temperaturdifferenz von  $+ 10^{\circ}$  gemessen. Dieses Resultat würde durchaus mit den früheren Angaben übereinstimmen, daß nämlich der Gipfel des Kolbens der Hauptsitz der Wärmebildung ist. Umso überraschender ist daher das Ergebnis, welches an einem in der Nacht vom 19. zum 20. September aufgeblühten Kolben ermittelt wurde. Am Vormittage des 20. September um 11<sup>h</sup> zeigte die mittlere Partie der Antheren eine Differenz von  $+ 14^{\circ}$ , während die entsprechende Zone der Staminodien nur einen Überschuß von  $+ 4,27^{\circ}$  aufwies. Eine Differenz zu Gunsten der Antheren blieb den ganzen Tag über bestehen. Um 11<sup>1/2</sup><sup>h</sup> vorm. erreichten die Antheren ihr Eigenwärmemaximum mit  $14,75^{\circ}$ . Zu gleicher Zeit wurde zwischen den Staminodien nur eine Temperaturerhöhung von  $+ 7,36^{\circ}$  gemessen. Der Unterschied zwischen beiden Kolbenregionen verkleinerte sich bis auf  $+ 0,5^{\circ}$ , so daß um 2<sup>1/2</sup><sup>h</sup> nachmittags die Antheren  $+ 10,61^{\circ}$

1) G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Tijdschrift voor natuurlijke geschiedenis en physiologie. Bd. 2. 1836. p. 308. — Vergl. auch: G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Ann. d. sc. nat. (2) Bot. Bd. 11. 1839. p. 66—71.

und die Staminodien  $+ 9,36^{\circ}$  wärmer als ihre Umgebung waren. Von diesem Zeitpunkte an nahm die Temperatur des Kolbengipfels stetig ab, während die Antheren bis zum späten Abend den gleichen Eigenwärmegrad bewahrten. Die Überschüsse beliefen sich abends 8<sup>h</sup> auf  $+ 11,59^{\circ}$  resp. auf  $+ 5,86^{\circ}$ . Die Differenz zwischen den beiden Regionen des Kolbens war also wieder auf c.  $5^{\circ}$  angewachsen. Die Antheren waren bisher noch fest geschlossen. Anders gestaltete sich der Temperaturverlauf am folgenden Tage, dem 21. September. Der besseren Übersichtlichkeit wegen wollen wir die wichtigsten Daten tabellarisch zusammenstellen.<sup>1)</sup>

Zeit	Eigenwärme der normalen Antheren	Eigenwärme der Staminodien	Differenz zu Gunsten der Antheren	Differenz zu Gunsten der Staminodien	Bemerkungen
5 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> morg.	5,86 <sup>0</sup>	5,14 <sup>0</sup>	0,72 <sup>0</sup>	—	—
8 <sup>h</sup> „	8,11 <sup>0</sup>	5,14 <sup>0</sup>	2,97 <sup>0</sup>	—	—
10 <sup>h</sup> vorm.	9,74 <sup>0</sup>	4,92 <sup>0</sup>	4,82 <sup>0</sup>	—	—
10 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> „	<b>9,86<sup>0</sup></b>	?	?	—	Max. der Anthereneigenwärme an diesem Tage.
2 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> nachm.	8,36 <sup>0</sup>	6,61 <sup>0</sup>	1,75 <sup>0</sup>	—	—
5 <sup>h</sup> „	6,36 <sup>0</sup>	<b>14,75<sup>0</sup></b>	—	8,39 <sup>0</sup>	Max.d. Staminodieneigenwärme an diesem Tage.
6 <sup>h</sup> „	5,99 <sup>0</sup>	9,24 <sup>0</sup>	—	3,25 <sup>0</sup>	Es wird festgestellt, daß das Ausstreuen d. Pollens bereits begonnen hat.
9 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> abds.	3,52 <sup>0</sup>	3,14 <sup>0</sup>	0,38 <sup>0</sup>	—	—
Verlauf der Eigenwärme am 22. September.					
6 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> morg.	2,64 <sup>0</sup>	2,22 <sup>0</sup>	0,42 <sup>0</sup>	—	—
10 <sup>h</sup> vorm.	2,64 <sup>0</sup>	2,22 <sup>0</sup>	0,42 <sup>0</sup>	—	—
1 <sup>h</sup> mitt.	5,14 <sup>0</sup>	7,86 <sup>0</sup>	—	2,72 <sup>0</sup>	—
2 <sup>h</sup> nachm.	<b>5,52<sup>0</sup></b>	19,11 <sup>0</sup>	—	13,59 <sup>0</sup>	Max. der Anthereneigenwärme an diesem Tage.
2 <sup>1/2</sup> <sup>h</sup> „	?	<b>20,24<sup>0</sup></b>	—	?	Max.d. Staminodieneigenwärme an diesem Tage.
4 <sup>h</sup> „	2,64 <sup>0</sup>	8,36 <sup>0</sup>	—	5,72 <sup>0</sup>	—
7 <sup>h</sup> abds.	2,22 <sup>0</sup>	2,22 <sup>0</sup>	—	—	—
Verlauf der Eigenwärme am 23. September.					
8 <sup>h</sup> vorm.	0,97 <sup>0</sup>	1,35 <sup>0</sup>	—	0,38 <sup>0</sup>	—
12 <sup>h</sup> mitt.	1,97 <sup>0</sup>	5,33 <sup>0</sup>	—	3,36 <sup>0</sup>	—
2 <sup>h</sup> nachm.	<b>2,22<sup>0</sup></b>	<b>11,11<sup>0</sup></b>	—	8,89 <sup>0</sup>	Max. der Antheren- u. der Staminodieneigenwärme an diesem Tage.
4 <sup>h</sup> „	1,35 <sup>0</sup>	6,36 <sup>0</sup>	—	5,01 <sup>0</sup>	—
Verlauf der Eigenwärme am 24. September.					
10 <sup>h</sup> vorm.	0,00 <sup>0</sup>	3,89 <sup>0</sup>	—	3,89 <sup>0</sup>	—
12 <sup>h</sup> mitt.	0,00 <sup>0</sup>	<b>15,56<sup>0</sup></b>	—	15,56 <sup>0</sup>	Max.d. Staminodieneigenwärme an diesem Tage.

1) Auszug aus Tabelle D. der Original-Arbeit.

Die Eigenwärme verschwindet nach und nach völlig. Aus der vorstehenden Übersicht ergibt sich, daß auch am zweiten Tage der Blüte zunächst noch die Eigenwärme der Antheren bedeutend höher ist als diejenige der abortierten männlichen Organe. Das Maximum der Anthereneigenwärme fällt abermals in die Vormittagsstunden, ist aber erheblich geringer als am vorhergehenden Tage. Am Nachmittage des zweiten Blütetages beginnt mit dem Ausstreuen des Blütenstaubes die Prävalenz der Staminodien, die um 5<sup>h</sup> ihr Eigenwärmemaximum mit  $+ 14,75^{\circ}$  erreichen. Am späten Abend und am Morgen des nächsten Tages (also wahrscheinlich auch während der Nacht) sind die Antheren wiederum etwas wärmer als der oberste Teil des Spadix. Um 2<sup>1/2</sup><sup>h</sup> nachmittags dagegen weisen die Staminodien einen maximalen Temperaturüberschuß von  $+ 20,24^{\circ}$  auf. Nach der Kulmination findet ein schnelles Absinken der Eigenwärme statt, so daß bereits um 7<sup>h</sup> abends beide Regionen nur noch um  $+ 2,22^{\circ}$  wärmer als ihre Umgebung sind. Am folgenden Tage, also am 4. Tage der Blüte, ist die Erwärmung der Antheren unbedeutend, während in der Zone der Staminodien ein Maximum von  $+ 11,11^{\circ}$  um 2<sup>h</sup> nachmittags ermittelt wird. Der 5. Blütetag schließlich läßt eine Erwärmung der Antheren gänzlich vermissen, die Eigenwärme der sterilen männlichen Organe dagegen kulminiert noch einmal um 12<sup>h</sup> mitt. mit  $+ 15,56^{\circ}$ , um bald darauf für immer zu erlöschen. Wir haben damit zum ersten Male eine einigermaßen zuverlässige Darstellung des gesamten Verlaufes des Wärmephänomens bei *Colocasia odora* gewonnen.

Durch eine weitere Beobachtungsserie wurde der Temperaturverlauf in den männlichen Organen noch einmal genau geprüft.<sup>1)</sup> Es ergab sich, daß nach der Öffnung der Spatha die Eigenwärme der Antheren langsam zu wachsen beginnt und erst nach ca. 18 Stunden mit  $+ 14,38^{\circ}$  ihr Maximum erreicht (um 9<sup>h</sup> vormittags). Von da an sinkt die Temperatur gleichmäßig ab, um etwa nach 4 Tagen den Wert

1) Die Eigenwärme der Staminodien blieb bei dieser Versuchsreihe leider unberücksichtigt.

0,0° zu erreichen. Im Gegensatz zu dem Staminodialgebiet des Kolbens, in dem eine deutliche Tagesperiode hervortritt, scheinen also die männlichen Organe durch eine einmalige Kulmination ausgezeichnet zu sein.<sup>1)</sup> Die Tatsache, daß alle früheren Forscher stets eine Zunahme der Eigenwärme nach dem Kolbengipfel hin feststellten, erklären sich die beiden Gelehrten daraus, daß das angelegte Thermometer in erheblicher Weise von den tiefer gelegenen warmen Partien beeinflusst wird. Sie sagen: „Il nous paraît fort naturel, que des thermomètres mis en contact avec le spadice, aient indiqué des températures croissantes depuis la base jusqu'au sommet du cône; parce que les thermomètres supérieurs furent exposés non seulement à la haute température de la partie du cône qu'ils touchaient, mais encore aux courans ascendans d'air chaud, provenant des parties inférieures du cône échauffé.“<sup>2)</sup>

Auch die an der Basis des Kolbens angeordneten weiblichen Organe, normale wie abortierte, zeigten stets eine geringfügige Temperaturerhöhung, doch kommt diese im Vergleich zu der Eigenwärme der oberen Spadixhälfte kaum in Betracht.

Schließlich erörtern unsere Autoren auch noch die Frage nach der Ursache des vorliegenden Phänomens und kommen — auf Grund der Saussureschen Untersuchungen<sup>3)</sup> und derjenigen von Dunal<sup>4)</sup> über den Stärkegehalt der Kolben von *Arum italicum* — zu dem Schlusse, daß auch bei *Colocasia odora* die lebhafte Wärmeentbindung durch die Oxydation der gespeicherten Kohlenhydrate bedingt sei.

---

1) In der ersten Versuchsreihe tritt dies nicht ganz so scharf hervor, doch ist auch hier der Gang der Temperaturerhöhung zwischen den Antheren viel gleichmäßiger als zwischen den Staminodien. Die Schwankungen sind sicherlich zu einem Teile auch durch die Veränderungen der Außentemperatur bedingt.

2) Vergl. l. c. p. 12. Anm.

3) Vergl. p. 168 der vorliegenden Arbeit!

4) Dunal: *Considérations sur les organes floraux colorés ou glanduleux*. Montpellier. 1829. Angegeben auch bei A. P. de Candoille: *Physiologie végétale*. Bd. 2. p. 124 (Übersetzung!).

In den Jahren 1839 und 1840 wurden weitere Versuche von G. Vrolik und W. H. de Vriese veröffentlicht.<sup>1)</sup> Die beiden Forscher wenden sich zunächst — ebenso wie van Beek und Bergsma — gegen die Raispailsche Theorie, nach der das Wärmephänomen lediglich eine physikalische Erscheinung darstellen soll.<sup>2)</sup> Sie weisen darauf hin, daß die Unhaltbarkeit dieser Anschauung schon durch die Versuche Huberts dargetan wurde. Zur völlig sicheren Entscheidung der Streitfrage veranstalteten die beiden Amsterdamer Gelehrten eine Reihe von Versuchen mit Araceenkolben, deren Spatha gleich nach der Öffnung entfernt worden war. Als Untersuchungsobjekte wurden außer *Colocasia odora* auch *Arum italicum* und *Arum Dracunculus* verwendet. Durchweg wurde festgestellt, daß die Erwärmung in unveränderter Weise zu Tage tritt. Die Maxima fallen in der Regel allerdings etwas geringer aus.<sup>3)</sup> Das erklärt sich naturgemäß aus dem Fehlen einer Umhüllung, durch die eine Wärmeanhäufung herbeigeführt werden muß. Interessant ist die Tatsache, daß bei *Arum italicum* im Freien keine Wärmeproduktion nachgewiesen werden konnte.<sup>4)</sup> Wir ersehen daraus wieder einmal, wie sehr das Wärmephänomen von den äußeren Temperaturverhältnissen abhängig ist. Ferner muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß bei *Colocasia odora* der Kolbengipfel erst nach der Öffnung

1) G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Nouvelles expériences sur l'élévation de la température du spadice d'une *Colocasia odora* (*Caladium odoratum*), faites au jardin botanique d'Amsterdam. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. **11**. 1839. p. 65—85. — G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Nouveaux mémoires de la première classe de l'institut royal des Pays-Bas. Bd. **8**. Amsterdam. 1840. p. 63 ff. — G. Vrolik u. W. H. de Vriese: Nouvelles expériences sur les changements que subit l'atmosphère pendant le développement de la température élevée dans un spadice de *Colocasia odora*, faites dans le jardin botanique d'Amsterdam. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. **14**. 1840. p. 359—362.

2) Vergl. p. 182 der vorliegenden Arbeit!

3) Bei *Arum italicum* betrug das Maximum der Temperaturerhöhung  $+ 2^{\circ}$ , bei *Colocasia odora* am ersten Tage  $+ 9^{\circ}$ , am zweiten  $+ 11^{\circ}$ , am dritten  $+ 8,2^{\circ}$ .

4) Vergl. die Erfahrungen Th. de Saussures: p. 168 der vorl. Arbeit!

der Antheren (also erst am zweiten Beobachtungstage!) den höchsten Eigenwärmegrad erreichte.

Durch weitere Untersuchungen stellten unsere Forscher fest, inwiefern die Wärmeentwicklung von der Zusammensetzung der Atmosphäre abhängig ist. Sie bedienten sich dazu eines sehr sinnreichen Apparates, der aber zu kompliziert ist, als daß wir hier auf seine Beschreibung näher eingehen könnten.<sup>1)</sup> Zunächst wurde der Blütenstand, der im Zusammenhange mit der Mutterpflanze blieb, in eine limitierte Sauerstoffmenge gebracht. Die Temperatur dieses Kolbens wurde nicht nur mit der Temperatur des umgebenden Sauerstoffes verglichen, sondern auch mit der Temperatur eines zweiten Kolbens, der sich im gleichen Entwicklungsstadium befand, aber außerhalb des Rezipienten aufgestellt war. Das Resultat war kurz folgendes: Der von Sauerstoff umgebene Kolben zeigt sich durchweg um mehrere Grad wärmer als der Vergleichskolben. Der maximale Unterschied zwischen den beiden Blütenständen beträgt am ersten Tage  $2,8^{\circ}$ , am zweiten  $4,6^{\circ}$ . Nach der Entfernung des Sauerstoffes aus dem Apparat entwickelte sich der Kolben völlig normal weiter. Darauf wurde ein neuer Blütenstand, der eben zur Entfaltung gekommen war, unter den Rezipienten in eine aus reinem Stickstoff bestehende Atmosphäre gebracht. Die anfänglich vorhandene Temperaturdifferenz begann bald zu schwinden. Nach 2 Stunden war keine Spur von Eigenwärme mehr nachweisbar. Auch am zweiten Tage zeigte sich nicht die geringste Temperaturerhöhung. Aber auch die gesamte Entwicklung wies ein völlig verändertes Bild auf. Wir geben hier die anschauliche Darstellung unserer Autoren wörtlich wieder: „Quelle différence frappante ne voit-on pas entre nos expériences avec l'oxigène et l'azote! Dans l'oxigène nous voyons un accroissement considérable, un développement plein de vigueur, une couleur naturelle, une température très haute; enfin tout ce qui annonce une action vivifiante et excitante dans toutes les fonctions. Dans l'azote,

1) Vergl. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. **11**. 1839. p. 72—74. Hier auch eine Abb.

au contraire, cessation de mouvement, stagnation de toute action vitale, accroissement arrêté, couleur perdue, production de chaleur interrompue, et dissolution entière à craindre“. <sup>1)</sup> Aus alledem geht also mit Sicherheit hervor, daß die intensive Wärmeproduktion an das Vorhandensein des Atmungsprozesses geknüpft ist. Sobald die Atmung durch Sauerstoffentziehung ausgeschaltet ist, verschwindet auch die durch die Oxydation der gespeicherten Kohlenhydrate hervorgerufene Wärmeentbindung.

Bei den im Jahre 1840 veröffentlichten Untersuchungen kam derselbe Apparat in Anwendung. Nur diente anstatt des Wassers Quecksilber als Sperrflüssigkeit. Ein Kolben wurde in eine limitierte Luftmenge gebracht. Er wies am ersten Tage eine lebhafte Wärmeproduktion auf, die gegen Abend nur langsam nachließ. Am nächsten Tage dagegen war die Eigenwärme kaum noch bemerkbar und zeigte nicht, wie es sonst der Fall war, ein erneutes Ansteigen. Die Luftanalyse ergab, daß aller Sauerstoff unter dem Rezipienten verschwunden war. An seine Stelle war ungefähr die gleiche Menge Kohlendioxyd getreten. Durch einen zweiten Versuch konnte dargetan werden, daß gerade in den Mittagsstunden, also zur Zeit der stärksten Erwärmung, die lebhafteste Exhalation von Kohlendioxyd stattfand. Später wurden noch mehrere ähnliche Experimente mit dem gleichen Erfolge durchgeführt. Die Feststellung der Temperatur erfolgte mit Hilfe einer Thermonadel, die derjenigen von van Beek und Bergsma genau nachgebildet war.

Sehr eingehende Untersuchungen über den Temperaturzustand von *Arum maculatum* verdanken wir dem bekannten französischen Physiologen H. J. Dutrochet. Er berichtet darüber im Jahre 1840. <sup>2)</sup> Es sei zunächst bemerkt,

1) Vergl. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. **11**. 1839. p. 83.

2) H. J. Dutrochet: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. § 2. „Observations sur la chaleur propre du spadice de l'*Arum maculatum*, à l'époque de la floraison.“ (p. 65—80.) Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. **13**. 1840. p. 1—49 und p. 65—85. Hier findet sich auch eine kurze Übersicht über die bisher erschienenen Arbeiten.

daß *Arum maculatum* zu den Araceen gehört, deren Blütenstand mit einem keulenförmigen Appendix versehen ist. Eingehende Messungen waren — abgesehen von den kurzen Mitteilungen Senebiers<sup>1)</sup> — gerade an dieser Pflanze noch nicht vorgenommen worden.<sup>2)</sup> Dutrochet bediente sich auch hier — ebenso wie bei seinen zahlreichen Versuchen an vegetierenden Pflanzenteilen<sup>3)</sup> — der thermo-elektrischen Methode. Seine Thermonadel zeichnete sich durch einen hohen Grad von Empfindlichkeit aus. Die Versuchspflanzen waren in Töpfen eingesetzt und wurden in einem besonderen Raume von annähernd konstanter Temperatur der Beobachtung unterworfen. Die Luft war nicht mit Feuchtigkeit gesättigt. Mit Recht weist Dutrochet darauf hin, daß infolge der hohen Temperatur des Kolbens auch in einer dampfgesättigten Atmosphäre die Verdunstung nicht völlig unterdrückt worden wäre. Der erste Blütenstand öffnete seine Spatha um 4<sup>h</sup> nachmittags. Die Thermonadel wurde etwa 5 mm tief in den Appendix („le renflement en massue du spadice“) eingestoßen. Bereits um 5<sup>h</sup> zeigte sich bei einer Lufttemperatur von 15,5° eine Eigenwärme von + 9,81°.<sup>4)</sup> Um 5<sup>1/2</sup><sup>h</sup> wurde das Maximum mit + 10,40° festgestellt. Nach Überschreitung des Maximums nahm der Temperaturüberschuß ziemlich schnell ab und betrug 10<sup>h</sup> abends nur noch + 1,18°. Am nächsten Morgen belief sich die Differenz auf + 0,8° und nahm bereits am Mittage einen negativen Wert an. Dieses Ergebnis stimmt also genau mit den Angaben Senebiers überein, nach dem die Erwärmung nur einmal stattfinden und ihren Hauptsitz im Appendix haben soll. Ein zweiter Kolben war um 2<sup>1/2</sup><sup>h</sup> nachmittags völlig entwickelt. Der Appendix war um diese

1) Vergl. p. 161 der vorliegenden Arbeit!

2) Kurze Hinweise auf den Temperaturzustand von *Arum maculatum* finden sich außerdem bei nachstehenden Autoren: Lamarck (aber nicht seine ersten Beobachtungen!), Desfontaines, Bernhardt, Saussure, Smith, Schultes.

3) Vergl. E. Leick: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Mitteil. d. naturwiss. Vereins für Neuvorpommern und Rügen. Bd. 43. 1911. Separat p. 28.

4) Vergl. die Tabelle: l. c. p. 70!

Zeit  $+ 7,78^{\circ}$  wärmer als seine Umgebung. Die Thermometer wurde an der Basis des Kolbens, an der Stelle, wo sich die weiblichen Blüten befinden, angebracht. Die Temperaturerhöhung betrug hier um  $2\frac{3}{4}^{\text{h}}$  nur  $+ 1,40^{\circ}$ . Sie nahm dann von Stunde zu Stunde ab, so daß um  $10^{\text{h}}$  abends nur noch  $+ 0,37^{\circ}$  gemessen wurde. Am nächsten Morgen um  $6^{\text{h}}$  war die Differenz wieder auf  $+ 1,12^{\circ}$  angewachsen. Die Kulmination der Erwärmung erfolgte an dieser Stelle um  $8^{\text{h}}$  vormittags mit  $+ 1,75^{\circ}$ .<sup>1)</sup> Bereits am Abend desselben Tages stellten sich Minustemperaturen ein. Wir sehen also, daß der untere Kolbenteil durchweg erheblich niedriger temperiert ist als die höher gelegenen Partien.

Ein dritter Blütenstand wurde dazu benutzt, das Verhalten der männlichen Organe näher zu prüfen. Die Öffnung der Spatha erfolgte um  $3\frac{1}{2}^{\text{h}}$  nachmittags. Die Thermometer wurde zwischen den männlichen Blüten in den Körper des Kolbens eingestoßen. Es zeigte sich eine Eigenwärme von  $+ 6,93^{\circ}$ ,<sup>2)</sup> die sich längere Zeit auf gleicher Höhe erhielt und dann langsam zu schwinden begann. Um  $10^{\text{h}}$  abends betrug sie nur noch  $+ 1,90^{\circ}$ . Am nächsten Morgen wurde in der Region der männlichen Organe von neuem ein Anwachsen der Temperatur beobachtet. Um  $8\frac{1}{2}^{\text{h}}$  vormittags fand eine Kulmination mit  $+ 7,78^{\circ}$  statt.<sup>3)</sup> Von diesem Zeitpunkte an verkleinerte sich die Differenz wieder, so daß sie  $9^{\text{h}}$  abends nur noch  $+ 0,12^{\circ}$  betrug. Bald nach dem Überschreiten des Maximums begann das Ausstreuen des Pollens. Daraus geht also hervor, daß nach der maximalen Erwärmung des Appendix am ersten Tage, am zweiten Tage während der Vormittagsstunden ein neues Maximum eintritt, das in der Zone der Antheren seinen Sitz hat.<sup>4)</sup> Dieses

1) Also ungefähr zu derselben Zeit, wo die männlichen Organe ihr Eigenwärmemaximum erreichten. Siehe weiter unten!

2) Ungefähr zu derselben Zeit muß im Appendix die maximale Erwärmung, die sicherlich bedeutender war als die zwischen den Antheren gemessene, stattgefunden haben.

3) Die Temperaturerhöhung der weiblichen Blüten belief sich mittags  $12^{\text{h}} 5'$  auf  $+ 2,31^{\circ}$ .

4) Zu dem gleichen Resultate gelangte später Gregor Kraus bei *Arum italicum*. Vergl. den II. Teil der vorliegenden Arbeit!

zweite Maximum fällt zeitlich ungefähr mit der Öffnung der Thecen und der Emission des Blütenstaubes zusammen.

Ein weiterer Blütenstand, der am Nachmittage zur Entfaltung gekommen war, wurde am Abend mit einem Pappzylinder umgeben. Es sollte festgestellt werden, ob sich trotz der dauernden Verdunkelung am nächsten Vormittage das zweite Eigenwärmemaximum einstellen würde. Tatsächlich erwärmte sich die Zone der männlichen Blüten bis  $10\frac{1}{2}^h$  vormittags auf  $+ 4,30^{\circ}$ . Wenn auch zuzugeben ist, daß dieses Maximum geringer war als das früher beobachtete und zu einer späteren Stunde eintrat, so muß es doch unentschieden bleiben, ob wir hierin eine Wirkung des Lichtmangels zu erblicken haben, oder ob es sich nur um eine accidentelle Erscheinung handelt.

Eine neue Beobachtungsserie sollte dazu dienen, zu ermitteln, ob auch schon vor der Öffnung der Spatha eine meßbare Eigenwärme vorhanden ist.<sup>1)</sup> Die Beobachtung begann ca. 36 Stunden vor der Öffnung der Spatha und ergab folgendes Resultat: Schon am Tage vor der Entfaltung des Blütenstandes läßt sich eine Erwärmung des Appendix nachweisen, doch beträgt diese nur wenige Zehntelgrade. Sie erreicht um  $12^h$  mittags ihr Maximum mit  $+ 0,28^{\circ}$ . Dann verschwindet sie langsam bis zum Abend, um am nächsten Morgen wiederzukehren. Jetzt steigt sie von neuem in gerader Linie an und erreicht unmittelbar nach der Öffnung der Spatha in den Nachmittagsstunden eine sehr ansehnliche Höhe (in diesem Falle  $+ 8,25^{\circ}$  um  $4^h 15'$ ). Damit ist die Wärmeperiode des Kolbengipfels für immer beendet.

Durch alle diese Versuche wurde also von H. J. Dutrochet in einwandfreier Weise festgestellt, daß auch bei *Arum maculatum* eine periodische Erwärmung stattfindet, die aber nach den verschiedenen Entwicklungsstadien des Blütenstandes verschieden lokalisiert ist. Der Appendix

---

1) Eine entsprechende Angabe findet sich bereits bei Bernhardi, der sich allerdings auf sehr wenig zuverlässige Gefühlswahrnehmungen beschränkt. Er beantwortet die Frage in bejahendem Sinne. Vergl. p. 167 der vorliegenden Arbeit!

weist sein erstes Maximum etwa 24 Stunden vor der Erschliessung der Spatha auf, sein zweites ca. 1 Stunde nach diesem Zeitpunkte. Das erste Maximum ist so gering, daß es kaum ins Gewicht fällt.<sup>1)</sup> Das zweite dagegen ist recht ansehnlich und wird von Dutrochet zu dem Vorgange der Spathenöffnung in Beziehung gesetzt. Ob diese Deutung allerdings zutreffend ist, muß zum mindesten als sehr zweifelhaft bezeichnet werden. Wir kommen auf diese Frage noch bei einer anderen Gelegenheit näher zu sprechen.<sup>2)</sup> Eine ebenfalls doppelte Wärmeperiode konnte in der Region der männlichen Blüten festgestellt werden. Die erste dieser Perioden fand an demselben Tage statt, an dem auch der Appendix seine maximale Eigenwärme erreichte. Ein zweites, beträchtlicheres Maximum wurde dann zwischen den männlichen Organen am folgenden Tage gemessen, also zu einer Zeit, wo der Appendix bereits die Temperatur seiner Umgebung angenommen hatte. Dieses zweite Maximum fiel zeitlich ungefähr mit der Emission des Pollens zusammen.

Dutrochet faßt das Ergebnis seiner Untersuchungen mit folgenden Worten zusammen: „On voit, par ces observations, que la chaleur propre qui se développe dans la fleur de l'Arum maculatum offre plusieurs paroxysmes dont les maxima ont lieu pendant le jour, et dont les minima se montrent pendant la nuit. Parmi les quatre paroxysmes observés, il n'y en a que deux qui soient remarquables par leur intensité. Le plus intense est celui qui a lieu le premier jour de la floraison; son siège principal est dans le renflement en massue du spadice et probablement aussi dans le tissu de la spathe. C'est sous son influence que s'opère le rapide épanouissement de cette dernière. Le paroxysme qui a lieu le second jour de la floraison est moins intense; il a son siège principal dans les

---

1) Es entspricht der scheinbar in allen Pflanzenteilen nachweisbaren täglichen Erwärmungsperiode. Vergl. Gregor Kraus: Über die Blütenwärme von *Arum italicum*. II. Teil. Abhandl. der Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. **16**. 1885. p. 338.

2) Vergl. den II. Teil der vorliegenden Arbeit!

fleurs mâles et dans la partie du spadice qui les porte. C'est sous son influence que s'opère l'émission du pollen.“<sup>1)</sup>

In seinem 1844 erschienenen Werke über die „Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse“<sup>2)</sup> widmet Carl Friedrich Gärtner ein umfangreiches Kapitel dem Temperaturzustand der Blüten.<sup>3)</sup> Derselbe Autor hatte übrigens schon früher einen Bericht über seine Untersuchungen an *Calla aethiopica* veröffentlicht.<sup>4)</sup> Die Gärtnersche Darstellung leidet unter vielen Unklarheiten, da der Verfasser nicht nur von falschen Voraussetzungen ausgeht, sondern auch die physikalische Seite des Problems verkennt. So ist er zum Beispiel — ohne sich auf experimentell erwiesene Tatsachen stützen zu können — fest davon überzeugt, daß „die vermehrte Ausdünstung, die Gasentbindung, die Geruchsemanation, das Zerfallen des Pollens und die Nektarabsonderung“<sup>5)</sup> in der Blüte notwendig mit einer positiven Wärmetönung verknüpft sein müssen. Auch die Annahme, daß eine unmittelbare Beziehung zwischen der Wärmeproduktion und der Befruchtung der Ovarien vorhanden sei, ist unzutreffend. Es lohnt sich nicht, auf seine Ausführungen hier näher einzugehen. Nur die wichtigsten Ergebnisse seiner Messungen sollen angedeutet werden. Die Beobachtungen an *Calla aethiopica*, die bei erheblich schwankenden Lufttemperaturen ausgeführt wurden, zeigten bald positive bald negative Temperaturdifferenzen, die 2,5° nicht überschritten. Es ist schwer verständlich, wie man aus einem derartigen Resultat auf eine Eigenwärme des Pflanzenkörpers schließen kann.<sup>6)</sup> Daß nach einer direkten Besonnung die Temperatur des Blütenstandes höher war als diejenige der

1) l. c. p. 79—80. Auch bei O. Hoppe: l. c. p. 218.

2) Carl Friedrich Gärtner: Versuche u. Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844.

3) Kap. VI. „Von der Wärmeentbindung in d. Blumen.“ p. 154—210.

4) Vergl. Flora: Jahrgang 1842. Beiblätter. Bd. 1. p. 1 u. p. 86.

5) l. c. p. 154.

6) Auch L. C. Treviranus (1829) und H. R. Göppert (1830) war es nicht gelungen, bei dieser Pflanze eine meßbare Eigenwärme zu konstatieren.

umgebenden Luft, ist aus physikalischen Gründen leicht verständlich und hat mit dem Entwicklungszustande der Blüten nicht das mindeste zu schaffen.<sup>1)</sup> Die Angaben Gärtners über den Temperaturzustand von *Arum maculatum* stimmen im wesentlichen mit den Ausführungen Dutrochets überein. Auch er fand einen „ersten Paroxysmus“ im Appendix des Blütenstandes, einen zweiten am folgenden Tage zwischen den männlichen Blüten, deren Erwärmung dauernder, aber weniger ergibig war. Zutreffend ist schließlich der Hinweis, daß die Wärmeproduktion von einer genügenden Höhe der Außentemperatur abhängig ist.

---

1) Ein verblühter Kolben zeigte auch bei direkter Insolation eine geringere Temperatur als seine Umgebung. Da die abgestorbenen Gewebe eine viel größere Verdunstung aufweisen als die lebenden, so müssen sie notgedrungen durch eine tiefere Temperatur ausgezeichnet sein.

---

Der 2. Teil dieser Abhandlung erscheint im nächsten Jahrgange der „Mitteilungen aus dem naturwissenschaftlichen Verein für Neuvorpommern und Rügen.“

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus dem naturwissenschaftlichen Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [45](#)

Autor(en)/Author(s): Leick Erich

Artikel/Article: [Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände. I. Teil 159-195](#)