

## Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände.

### II. Teil.<sup>1)</sup>

Von

Erich Leick, Greifswald.

---

Schon bald nach der Entdeckung des Wärmephänomens hatte man sich der Frage nach der Ursache der auffälligen Erscheinung zugewandt. Als Erster unternahm Hubert einige Versuche, um die Abhängigkeit der Wärmeproduktion von den äußeren Verhältnissen und die durch den warmen Kolben hervorgerufene Veränderung der Luftzusammensetzung zu studieren.<sup>2)</sup> Jean Senebier führte zwar keine Experimente in der angedeuteten Richtung aus, aber er erkannte mit großem Scharfblick, auf welchem Wege man zu einer sicheren Lösung des Problems gelangen könnte.<sup>3)</sup> Die von ihm geäußerten Vermutungen

---

1) Der I. Teil dieser Abhandlung erschien im 45. Jahrgange der „Mitteilungen aus dem naturwissensch. Verein für Neuvorpommern und Rügen“ (1913. p. 159—195). Infolge der Zeitereignisse mußte der Abdruck des bereits 1914 beendeten Manuskriptes bis jetzt hinausgeschoben werden.

2) Vergl. Teil I, p. 7—9. — An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß *Colocasia odora* nicht nur von Hubert auf Bourbon, sondern auch von Haßkarl auf Java untersucht wurde. Der Bericht hierüber, der mir leider nicht zugänglich war, befindet sich in: „Tijdschrift voor natuurl. geschiedenis en physiol. VII. letterkund. Berigt. 26. — Vergl. auch: Hugo v. Mohl: Grundzüge d. Anatomie und Physiol. d. vegetab. Zelle. Braunschweig 1851. p. 259. Abdruck aus Rud. Wagners Handwörterb. d. Physiol.

3) Vergl. Teil I, p. 4—5.

über die wahrscheinlichen Ursachen der Wärmeproduktion entsprechen durchaus den später empirisch ermittelten Tatsachen. Eingehende und sorgfältige Untersuchungen über den Gaswechsel der Araceenblütenstände lernten wir dann bei Théodore de Saussure kennen<sup>1)</sup>, der sich über die Ursachen der Wärmeentbindung bei den Araceen folgendermaßen äußerte: „Ce dégagement de calorique est un résultat nécessaire de cette combinaison; s'il échappe le plus souvent à nos observations, c'est par sa petite quantité et parce qu'il est opposé à l'effet de l'évaporation.“<sup>2)</sup> Schließlich wurde durch die umfangreichen Arbeiten von G. Vrolik und W. H. de Vriese, die wir im ersten Teile der vorliegenden Abhandlung eingehend besprochen haben<sup>3)</sup>, die Notwendigkeit des Sauerstoffes für das Zustandekommen der Temperaturerhöhung überzeugend dargetan.

Ein genaues Studium der Beziehungen, die zwischen der Höhe des Temperaturüberschusses und der Menge des pro Zeiteinheit verbrauchten Sauerstoffes bei *Arum italicum* bestehen, macht sich eine Untersuchung von L. Garreau (1851) zur Aufgabe.<sup>4)</sup> Die von ihm angewandte Untersuchungsmethode zeichnete sich durch große

---

1) Vergl. Teil I, p. 11—13. — Erstaunlich ist die Tatsache, daß trotz der klaren und überzeugenden Experimente Th. de Saussures doch noch Jahrzehnte hindurch völlig irrige Vorstellungen über die Ursachen der Wärmeproduktion bei vielen Botanikern zu Tage treten. So lesen wir in der 7. Aufl. von C. L. Willdenow's „Grundriß der Kräuterkunde zu Vorlesungen“ (Berlin 1831) auf p. 410 folgende Bemerkung des Herausgebers, D. H. F. Link: „Die Hitze in den Blüten ist lokal. Die Entwicklung und Verbrennung von gekohltem Wasserstoffgas (an der Luft) scheint die nächste Ursache zu sein.“

2) Th. de Saussure: Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804, p. 133. — Auch zitiert bei L. Garreau: Ann. d. sc. nat. sér. 3 Bot. Bd. 16. 1851. p. 251.

3) Vergl. Teil I, p. 29—31. — Außer der auf p. 29, Fußnote 1, angegebenen Literatur vergl. auch: Wiegmanns Archiv. Bd. 2. 1886. p. 95.

4) L. Garreau: Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par le spadice de l'*Arum italicum*, en état de paroxysme et la chaleur qui se produit. Ann. d. sc. nat. sér. 3. Bot. Bd. 16. 1851. p. 250—256.

Einfachheit aus.<sup>1)</sup> Der Kolben wurde, sobald die Erwärmung einzutreten begann, abgeschnitten, in feuchten Sand gesteckt und unter eine graduierte Glasglocke gebracht, die durch eine Kohlensäure absorbierende Sperrflüssigkeit abgeschlossen war. Zur Sicherung einer vollständigen Absorption wurden die inneren Wandungen der Glocke mit Kalilauge befeuchtet. Durch den oberen, tubulierten Teil der Glocke wurde ein Thermometer eingeführt und mit dem Appendix des Kolbens in möglichst innige Berührung gebracht. Der ganze Blütenstand wurde mitsamt dem Quecksilbergefaß des Thermometers von einer Taffethülle umgeben. Die Ablesung der Temperatur geschah stündlich; zugleich wurde festgestellt, wie hoch die Sperrflüssigkeit in die Glocke eingedrungen war.<sup>2)</sup>

Garreau führt von einer größeren Zahl von Versuchsreihen nur 3 Beispiele vor. Die Blütenstände öffneten sich alle nachmittags (um  $3\frac{1}{2}$  h;  $2\frac{1}{2}$  h; 4 h) und erreichten schon nach wenigen Stunden (nach 3 St.; 3 St.; 4 St.) ihr Eigenwärmemaximum. Dieses fiel durchweg hoch aus, was auch infolge des verlangsamten Temperatúrausgleiches (Taffethülle!) sehr verständlich erscheint. Die Maxima betragen  $8,9^{\circ}$ ,  $10,8^{\circ}$  und  $11,5^{\circ}$ , aber unser Autor versichert, daß er Differenzen sogar bis zu  $15^{\circ}$  und  $17^{\circ}$  wahrgenommen habe.<sup>3)</sup> Die pro Stunde verbrauchte Sauerstoff-

1) Vergl. die der Originalarb. beigegebene Bildertafel! — Eine Beschreibung des Apparates findet sich auch bei W. Pfeffer: Handbuch d. Pflanzenphys. N. A. Bd. 2. 1904. p. 840 (Abb.) und bei Julius Sachs: Handb. d. Experiment.-Physiol. d. Pfl. 1865. p. 297 (Abb.).

2) Ungefähr die gleiche Versuchsanordnung benutzte schon Th. de Saussure 1822. Vergl. darüber Teil I, p. 10—13. — Natürlich muß man sich immer vor Augen halten, daß den auf diesem Wege ermittelten Resultaten keine absolute Gültigkeit beigemessen werden kann. Nicht nur das Abschneiden des Kolbens, sondern vor allem die durch den Abschluß bedingte Temperaturstauung muß notwendig den Gaswechsel des Kolbens beeinflussen haben. Vergl. Teil I, p. 12, Fußnote 1.

3) Gregor Kraus ermittelte bei einem einzelnen Kolben derselben Pflanze einen maximalen Temperaturüberschuß bis zu  $17,6^{\circ}$  und bei 5 mit einem Tuche überdeckten Kolben bis zu  $35,9^{\circ}$  (absol. Temp.  $51,3^{\circ}$ ). Vergl. p. 19 der vorliegenden Arbeit.

menge wurde auf das Volumen des Kolbens als Einheit bezogen. Vergleichen wir die von dem gesamten Blütenstand stündlich absorbierten Sauerstoffquanten mit den für die gleiche Zeit errechneten Durchschnittstemperaturen, so erhalten wir folgende Zusammenstellung.

Stunde	I. Versuch		II. Versuch		III. Versuch	
	Temp.	Verbr. O	Temp.	Verbr. O	Temp.	Verbr. O
1.	3,2°	11,1	4,2°	16,5	3,5°	10,0
2.	5,3°	16,2	7,2°	21,1	6,1°	15,5
3.	7,8°	21,4	<b>9,8°</b>	<b>27,7</b>	8,6°	21,1
4.	<b>8,3°</b>	<b>28,5</b>	8,4°	18,9	<b>10,2°</b>	<b>31,1</b>
5.	6,0°	14,2	4,8°	12,2	9,8°	18,9
6.	2,7°	5,7	2,7°	5,5	5,7°	7,7

Wir müssen aus dieser Tabelle entnehmen, daß die Wärmeproduktion geradezu als eine Funktion des Sauerstoffkonsumes aufgefaßt werden kann. Das Maximum der Absorption ist alle Male von einem Maximum der Eigenwärme begleitet. Wir kommen demnach zu dem gleichen Resultat wie schon 1822 Théodore de Saussure<sup>1)</sup>, daß nämlich die Wärmeproduktion als eine unmittelbare Folge der physiologischen Oxydation anzusehen ist.

Weiterhin ist die Feststellung von Bedeutung, wie weit sich der gesamte Temperaturverlauf vom Beginn bis zur Beendigung der Anthese im Gaswechsel widerspiegelt. Leider stoßen derartige Untersuchungen auf große experimentelle Schwierigkeiten, da zu diesem Zwecke der Sauerstoffverbrauch jeder Kolbenregion für sich ermittelt werden müßte. Das ließe sich aber nur — wie es ja auch tatsächlich von Th. de Saussure ausgeführt worden ist — durch eine entsprechende Zerlegung des Blütenstandes erreichen. Naturgemäß wird aber durch ein derartiges Ver-

1) 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 Teil I, p. 11 (besonders Fußnote 3).

fahren der normale Ablauf der Lebensvorgänge in erheblichem Maße beeinflußt. Legen wir einmal unserer Betrachtung die Ergebnisse zu Grunde, die H. J. Dutrochet bei seinen Temperaturmessungen an dem nahe verwandten und hinsichtlich der Wärmeproduktion mit *Arum italicum* fast genau übereinstimmenden *Arum maculatum* gewonnen hat.<sup>1)</sup> Wir sind — wie besonders aus den später zu besprechenden Arbeiten von G. Kraus hervorgeht<sup>2)</sup> — zu einer derartigen Annahme durchaus berechtigt. Danach würde am ersten Nachmittage nach der Öffnung der Spatha eine sehr erhebliche Temperatursteigerung im Appendix, eine nur wenig geringere in der Region der männlichen Blüten und eine unbedeutende an der Kolbenbasis stattfinden. Während der Nacht würde die Eigenwärme des Appendix völlig verschwinden, und auch die übrigen Kolbenteile würden sich nur noch wenig über 0° erheben. Der nächste Vormittag würde dann eine geringfügige Erwärmung der weiblichen und eine ziemlich bedeutende der männlichen Region bringen, während der Appendix dauernd kalt bliebe. Da die Zone der Staubblätter und der Pistille nur wenig voluminös ist, könnte — einen Parallelismus zwischen Wärmeproduktion und Sauerstoffkonsum vorausgesetzt — die absorbierte Sauerstoffmenge am zweiten Tage des Blühens nicht annähernd den hohen Betrag erreichen als am vorhergehenden Abend (resp. Nachmittag), wo fast die gesamte Kolbenmasse einen Paroxysmus durchläuft. Sehen wir einmal zu, wie weit die Angaben Garreaus diesen Vermutungen entsprechen! Wir stellen die Sauerstoffquantitäten einander gegenüber, die in den ersten 6 Stunden und die in den folgenden 18 Stunden verzehrt wurden. Es ergeben sich dann folgende Werte:

---

1) 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, 65—85. — Vergl. auch Teil I, p. 31—36.

2) Vergl. p. 28 der vorliegenden Arbeit.

	0-Verbrauch 1.—6. St.	0-Verbrauch 7.—24. St.
I. Versuch:	341 cm <sup>3</sup>	184 cm <sup>3</sup>
II. Versuch:	460 „	230 „
III. Versuch:	470 „	300 „

Tatsächlich ist also die kürzere erste Phase der Blütenentwicklung mit einem beinahe doppelt so großen Sauerstoffverbrauch verknüpft als die viel länger währende zweite Phase. Demnach kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß der Appendix als der hauptsächlichste Wärmeproduzent zu betrachten ist. Da diese Region aber nicht mehr in einer unmittelbaren Beziehung zu dem Sexualapparat steht, so ist damit auch erwiesen, daß die ansehnliche Wärmeentbindung nicht nur — wie das früher geschehen ist<sup>1)</sup> — als eine Begleiterscheinung des Befruchtungsvorganges aufgefaßt werden darf. Auch mit dem Öffnungsmechanismus der Spatha oder der Theken kann sie nicht in Zusammenhang stehen<sup>2)</sup>, da der größte Temperaturüberschuß erst nach dem Zutagetreten des Kolbens und lange Zeit vor dem Aufspringen der Antherenfächer gemessen wird. Es liegt hier — daran kann nach alledem kein Zweifel sein — eine Erscheinung vor, die nur einer blütenbiologischen Deutung zugänglich ist.<sup>3)</sup>

1) Vergl. beispielsweise C. Fr. Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844. — Vergl. auch Teil I, p. 36—37.

2) H. J. Dutrochet begann mit seinen Temperaturmessungen schon 36 St. vor der Öffnung der Spatha. Die Eigenwärme des Appendix betrug zunächst nur einige Zehntel Grade, begann am Tage der Spathaöffnung erheblich anzusteigen, erreichte aber ihren Höchstbetrag erst einige Zeit nach der Entfaltung der Spatha. Vergl. Teil I, p. 34. — Die so häufig geäußerte Ansicht, die Erwärmung stände in einer ursächlichen Beziehung zur Pollenemission, erklärt sich daraus, daß dieser Vorgang tatsächlich mit einem zweiten Eigenwärmemaximum ungefähr zeitlich zusammenfällt. — Vergl. hierüber die Untersuchungen von Gregor Kraus: p. 31 der vorliegenden Arbeit. — Ferner: E. Leick: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. p. 58—59.

3) E. Leick: Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 33. 1915. p. 518—536. — E. Leick: Die Temperatursteigerung der Araceen als blütenbiologische Anpassung. Greifswald 1911.

Garreau unterwarf den Appendix auch einer mikroskopischen Untersuchung, durch die festgestellt wurde, daß die anatomische Beschaffenheit des Kolbenanhanges einer intensiven Gasaufnahme überaus günstig ist. Die Oberfläche zeigt eine sammetartige Beschaffenheit („un aspect velouté“), die durch papilläre Ausstülpungen der Epidermiszellen hervorgerufen wird.<sup>1)</sup> Dadurch wird naturgemäß eine erhebliche Vergrößerung der absorbierenden Fläche erzielt. Zu gleicher Zeit fehlt ein Abschluß durch eine feste Kutikula, so daß Garreau von einer „épiderme à l'état rudimentaire“ spricht. Schließlich konnte auch noch durch einen Versuch nachgewiesen werden, daß der Appendix nach einem größeren Verdunstungsverlust imstande ist, seinen Wasservorrat durch direkte epidermale Wasseraufnahme zu ergänzen. Das beweist zur Genüge, wie groß die Durchlässigkeit der oberen Zellschicht auch für Gase sein muß.

Im Jahre 1858 (Veröffentlichung der Ergebnisse erst 1870) beobachtete J. Romer<sup>2)</sup> mehrere Blütenstände von *Philodendron pinnatifidum* Schott<sup>3)</sup> im Treibhause des botanischen Gartens zu Greifswald.<sup>4)</sup> Temperaturmessungen an derselben Pflanzenart waren bisher nur von C. H. Schultz ausgeführt worden.<sup>5)</sup> Romer bediente sich der thermoelektrischen Meßmethode, wie sie vor ihm von A. van Beek und C. A. Bergsma<sup>6)</sup> und von H. J. Dutrochet<sup>7)</sup> an-

1) Gregor Kraus (vergl. p. 28 d. vorl. Arbeit!) spricht von einer „papillären Oberfläche“.

2) J. Romer: Ein Beitrag zum Kapitel über Pflanzeigenwärme. Mitteil. a. d. Naturw. Verein f. Neuvorpomm. u. Rüg. Jahrg. 1870. p. 51—56.

3) Syn.: *Caladium pinnatifidum* Ventenat.

4) Dass. Exemplar war im Jahre 1902 noch in Greifswald vorhanden.

5) Vergl. E. Leick: Die Erwärmungstypen der Araceen u. ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. d. b. G. Bd. 33. 1915. p. 525. — Ferner: Teil I, p. 13—14.

6) A. van Beek et C. A. Bergsma: Observations thermoelectriques sur l'élévation de température des fleurs du *Colocasia odora*. Utrecht 1838. — Vergl. Teil I, p. 23—28.

7) H. J. Dutrochet: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. d. sc. nat. (2) Bot. Bd. 13. 1840. — Vergl. auch Teil I, p. 31—36.

gewendet worden war. Die Untersuchungen fanden in einem starken Temperaturschwankungen ausgesetzten Glashause statt. Diesem Übelstande versuchte Romer dadurch zu begegnen, daß er die freie Lötstelle in ein mit Öl gefülltes Gefäß tauchen ließ, dessen Temperatur mit Hilfe eines Thermometers festgestellt wurde. Es ist ohne weiteres klar, daß die Temperaturschwankungen innerhalb der Flüssigkeit geringer waren als in der umgebenden Luft. Dadurch wurden aber die das Versuchsergebnis störenden Verzögerungen des Temperatúrausgleiches keineswegs beseitigt, vielmehr zu den schon zahlreichen Fehlerquellen neue hinzugefügt. Der Wärmegrad des Öles stellt sich dar als eine Funktion der Lufttemperatur, der spezifischen Wärme des Öles und der vorhandenen Ölmenge. Die Messung mit Hilfe der Thermonadel gibt also garnicht den Temperaturüberschuß des Kolbens über seine Umgebung an, sondern lediglich die Temperaturdifferenz zwischen dem Kolben und einem anderen Körper, der sich in demselben Raume befindet.<sup>1)</sup> Zu welchen verhängnisvollen Fehlern eine derartige Versuchsanordnung führen kann, geht aus folgender Überlegung hervor: Die Außentemperatur ist in einem erheblichen Anstieg begriffen; der Kolben macht sich — unter günstigen Verhältnissen — diese Erwärmung ziemlich schnell zu eigen, das Öl vielleicht bedeutend langsamer. Die Folge ist dann eine Temperaturdifferenz, die voreilig als Eigenwärme des Blütenstandes gedeutet wird, in Wirklichkeit aber rein physikalischen Verhältnissen zu-

---

1) Will man die Temperatur des Pflanzenkörpers nicht unmittelbar mit derjenigen der Luft vergleichen, so muß man mindestens dafür sorgen, daß sich die zweite Lötstelle der Thermonadel in einem dem Untersuchungsobjekte physikalisch möglichst gleichartigen Körper befindet. Das versuchte *Dutrochet* dadurch zu erreichen, daß er die zweite Lötstelle in einen abgetöteten Pflanzenteil von völlig gleicher Beschaffenheit brachte, und obendrein die Beobachtung in einer mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre ausführte. Aber auch so ist das Verfahren noch keineswegs völlig einwandfrei. — Vergl. hierüber: *E. Leick: Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. Mitteil. a. d. Naturwiss. Verein f. Neuvorpomm. u. Rügen. Bd. 43. 1911. p. 28—30.*

zuschreiben ist. Um die Zuverlässigkeit der Romerschen Daten zu prüfen, habe ich selber im Treibhause eine Reihe von Messungen an dem Blütenstande von *Dieffenbachia imperialis* Lind. et Andr. ausgeführt und dabei die im Innern des Spathenkessels herrschende Temperatur nicht nur mit der der umgebenden Luft, sondern auch mit der Temperatur einer im gleichen Raume befindlichen Ölmasse verglichen. Das Ergebnis entsprach durchaus den Erwartungen: bei einer Temperaturdifferenz von  $+ 0,1^{\circ}$  zwischen Blütenstand und Luft zeigte sich eine solche von  $- 0,6^{\circ}$  zwischen Blütenstand und Öl. Ebenso stand einer Blüteneigenwärme von  $+ 0,75^{\circ}$  bzw.  $+ 2,4^{\circ}$  eine solche von  $+ 1,55^{\circ}$  bzw.  $- 1,2^{\circ}$  gegenüber, wenn man das in Öl befindliche Thermometer zum Vergleich benutzte.<sup>1)</sup> Aus den vorstehenden Betrachtungen geht wohl zur Genüge hervor, daß die Resultate Romers nur mit größter Vorsicht aufzunehmen sind.

Bei dem ersten Versuche wurde die Kupfer-Eisen-Nadel<sup>2)</sup> im oberen Teile des Kolbens etwa 2,5 cm unterhalb des Gipfels eingestoßen. Die Beobachtung nahm 6<sup>1/2</sup> Uhr abends ihren Anfang. Nach 1 St. zeigte sich eine Eigenwärme von nur  $+ 0,4^{\circ}$ . Dann wuchs die Differenz schnell an und kulminierte abends 9<sup>3/4</sup> Uhr mit  $+ 7,8^{\circ}$ . Während der Nacht verschwand die Temperaturerhöhung fast völlig und setzte erst am nächsten Morgen von neuem ein. Um 7 Uhr morgens betrug sie  $+ 1,4^{\circ}$ , mittags 12 Uhr  $+ 2,9^{\circ}$ , nachmittags 4 Uhr  $+ 3,7^{\circ}$ . Von diesem Zeitpunkte an erfolgte eine schnelle Steigerung, so daß um 6 Uhr abends eine Eigenwärme von  $+ 6,0^{\circ}$  erreicht wurde. Eine Stunde später betrug die Differenz nur noch  $+ 4,8^{\circ}$ , aber um 8<sup>1/2</sup> Uhr war sie bereits wieder auf  $+ 8,2^{\circ}$  angewachsen.

1) Einzelheiten siehe in der dieser Arbeit angehängten Tabelle.

2) Eine solche Nadel ist nur wenig empfindlich. Etwas günstiger sind Nickel-Eisen-Elemente, wesentlich leistungsfähiger dagegen Konstantan-Eisen-Elemente. — Über die bei dem Arbeiten mit der Thermometer erforderlichen Vorsichtsmaßregeln vergleiche H. Rodewald: Quantitative Untersuchungen über die Wärme- und Kohlensäure-Abgabe atmender Pflanzenteile. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 18. 1887. p. 263--345.

Eine derartige ganz unmotivierete Schwankung zeigt uns deutlich den verhängnisvollen Einfluß der Fehlerquellen, die der Romerschen Untersuchungsmethode anhaften. Das Eigenwärmemaximum wurde um 9<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Uhr abends mit + 15,2° gemessen. Zu dieser Zeit begann das Ausstreuen des Pollens. Von nun an verkleinerte sich die Temperaturdifferenz unaufhaltsam und erreichte bald den ungefähren Betrag von 0,0°. Da die bei *Philodendron* ermittelten Temperaturdifferenzen meist sehr bedeutend sind, darf man wohl annehmen, daß trotz der weiten Fehlergrenzen doch wenigstens der ungefähre Gang der Blütenwärme in den vorliegenden Beobachtungen zu Tage tritt. Wir haben demnach bei *Philodendron pinnatifidum* Schott einen wesentlich anderen Temperaturverlauf als bei den bislang untersuchten *Arum*- und *Colocasia*-Arten anzunehmen. Vor allem ist hervorzuheben, daß das Maximum des zweiten Tages ansehnlicher als das des ersten, und daß der Hauptherd der Erwärmung nicht im Kolbengipfel, sondern in einer tieferen Region zu suchen ist.

Bei einem zweiten Blütenstande derselben Pflanze wurde die Thermonadel ebenfalls am oberen Ende des Kolbens aber nur ganz oberflächlich eingestoßen. Der höchste Eigenwärmegrad zeigte sich erst um 11 Uhr abends und betrug + 6,0°. Am folgenden Tage hielt sich die Temperatur bis 6 Uhr abends gleichmäßig auf + 2,6°. Dann erfolgte der zweite maximale Anstieg, der um 9 Uhr abends mit + 6,6° gipfelte. Von da an begann die Eigenwärme langsam zu schwinden.<sup>1)</sup> Zur Zeit der stärksten Erwärmung des Kolbengipfels zeigten die mittleren Antheren der männlichen Spadixhälfte, die ihren Blütenstaub noch nicht ausgestreut hatten, einen Temperaturüberschuß von + 8,4°. Sie waren also um 1,8° wärmer als die höher stehenden männlichen Organe. Diese letzte Beobachtung stimmt ziemlich genau mit dem Verhalten überein, wie ich es am ersten Tage der Erwärmung regelmäßig bei *Monstera deliciosa*

---

1) Wie bei der ersten Versuchsreihe fehlt auch hier die nähere Angabe der Endresultate.

Liebm. beobachten konnte.<sup>1)</sup> Überraschend ist die Angabe, daß die Nadel, als sie um 9<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr abends bis zum Markzylinder in den Kolben getrieben wurde, eine Temperaturerhöhung von + 10,0° anzeigte. Da namentlich die neusten Untersuchungen bei den verschiedensten Araceen übereinstimmend ergeben haben, daß gerade das äußere Rindenparenchym der Hauptsitz der Wärmeproduktion ist<sup>2)</sup>, so gehen wir wohl kaum fehl, wenn wir annehmen, daß der größte Teil der Lötstelle sich bei dem letzten Experimente doch noch innerhalb der äußeren Parenchymschicht befunden habe. So nur wird die Romersche Angabe verständlich, daß diese hohe Temperaturdifferenz nach dem Abschneiden der Sexualorgane in kurzer Zeit völlig schwand.

Eine dritte Beobachtungsserie bestätigte die Resultate der beiden vorangegangenen und ergab außerdem, daß die untersten Antheren um 1,1° kühler waren als die weiter oben stehenden. Demnach hätten wir also anzunehmen, daß sich die Temperatur von der Mitte der männlichen Region aus nach oben und nach unten zu verringerte. Die Zahl der Beobachtungen in den verschiedenen Zonen des Blütenstandes reicht aber nicht aus, um uns ein zuverlässiges Bild von dem Sachverhalt zu verschaffen. Bemerkenswert ist schließlich noch der Umstand, daß Romer mit Hilfe der Thermonadel wesentlich höhere Temperaturen erzielte als C. H. Schultz, der bei seinen Untersuchungen Thermometer verwandte.<sup>3)</sup>

Der bekannte dänische Botaniker Eugen Warming berichtete 1867 über den Eigenwärmeverlauf des Blütenstandes von *Philodendron Lundii* (= *Ph. bipinnatifidum*

---

1) Vergl. E. Leick: Untersuchungen über d. Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910, p. 48—53. — E. Leick: Ber. d. d. b. Ges. Bd. 33. 1915. p. 524—525. — Man kann auch die Befunde bei *Colocasia odora* Schott zum Vergleich heranziehen. Siehe Teil I, p. 25—26.

2) Vergl. in erster Linie die Untersuchungen von Gregor Kraus: p. 27 der vorliegenden Arbeit.

3) Vergl. Teil I, p. 13—14.

Schott).<sup>1)</sup> Es zeigten sich an zwei aufeinander folgenden Tagen zwei deutliche Maxima der Erwärmung, von denen das erste zwischen 6 und 7<sup>1/2</sup> Uhr abends, das zweite zwischen 8 und 10 Uhr vormittags beobachtet wurde. Nach der zweiten Kulmination sank die Differenz langsam auf 0,0<sup>0</sup> herab. Warming sagt: „Le développement de chaleur comprend deux ondulations calorifiques. Le premier jour la température est maximum vers 6—7<sup>1/2</sup><sup>h</sup> du soir, elle baisse ensuite, et tombe au Zéro pendant la nuit. Le lendemain, le mouvement calorifique atteint son point culminant à 8—10<sup>h</sup> du matin, et cesse vers midi.“<sup>2)</sup> Also auch hier traten wie bei *Philodendron pinnatifidum* Schott nur zwei Eigenwärmemaxima an zwei aufeinander folgenden Tagen auf. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber der eben genannten Pflanze ist aber darin zu erblicken, daß sich die zweite Kulmination bereits in den Vormittagsstunden zeigte.

Zu den am häufigsten untersuchten Araceen gehört *Colocasia odora* Schott, an der von Hubert<sup>3)</sup>, A. Brongniart, G. Vrolik, W. H. de Vriese, A. van Beek und C. A. Bergsma Messungen vorgenommen wurden. Mit eingehenden Beobachtungen an derselben Pflanze macht uns 1879 Oskar Hoppe bekannt.<sup>4)</sup> Nur ein Blütenstand einer zwölfjährigen Pflanze wurde untersucht. Die Temperatur des Untersuchungsraumes wies erhebliche Schwankungen auf. Außerdem war die Kugelform des Quecksilbergefaßes nicht günstig; denn das Thermometer berührte während

1) Eugen Warming: Vidensk. Meddelelser for 1867. Nr. 8 bis 11. p. 145ff. Mitgeteilt nach G. Kraus: Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Bd. 13. 1896. p. 260.

2) Zitiert nach G. Kraus: l. c.

3) Die Identität des Hubertschen *Arum cordifolium* mit *Colocasia odora* Schott ist zwar nicht sicher erwiesen, hat aber nach dem Urteile aller Forscher die größte Wahrscheinlichkeit für sich. — Vergl. z. B. G. Vrolite und W. H. de Vriese: Ann. de sc. nat. (2) Bot. Bd. 5. 1836. p. 135—136.

4) Oskar Hoppe: Beobachtungen der Wärme in der Blütenscheide einer *Colocasia odora* (*A. cordifolium*). Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. d. Naturforscher. Bd. 41. Halle 1879. p. 199—252. Hier auch eine Übersicht über die einschlägige Literatur

der ganzen Versuchsdauer nicht nur den Spadix, sondern auch die Spatha. Am Abend des 9. Juni erschloß sich der Blütenstand, doch erst am folgenden Nachmittage konnte das Thermometer ohne eine Verletzung der Blüten- teile eingeführt werden. Die Lage des Meßinstrumentes war derartig, daß sein Quecksilbergefaß mit der Stelle des Kolbens in Berührung stand, an der die konische Erweiterung des Gipfelteiles ihren Anfang nimmt. Es ist das die Grenze zwischen den normalen und abortierten männlichen Organen. Da die Messung nur in einer Zone des Kolbens vorgenommen wurde, kann man auf Grund der Hoppeschen Resultate kaum zu einer klaren Einsicht in die Sachlage gelangen.

Bei Beginn der Beobachtung — 4 Uhr nachmittags — ergab sich ein Temperaturüberschuß von  $+ 2,70^{\circ}$ . Ganz allmählich verringerte sich diese Differenz.<sup>1)</sup> Als die Pflanze für kurze Zeit in einen Keller, dessen Temperatur etwas über  $+ 12^{\circ}$  betrug, gebracht wurde, sank die Eigenwärme des Blütenstandes im Verlaufe von 2 Stunden auf  $+ 1,05^{\circ}$ . Sobald die Außentemperatur wieder stieg, wuchs auch die Eigenwärme von neuem auf  $+ 2,30^{\circ}$  und zeigte selbst um  $\frac{1}{2}12$  Uhr nachts noch einen Wert von  $+ 2,13^{\circ}$ . Am nächsten Morgen stellte Hoppe eine Temperaturerhöhung von  $+ 1,4^{\circ}$  fest. Der Tag brachte einen erneuten Temperaturanstieg, so daß um  $2\frac{1}{4}$  Uhr nachmittags eine Kulmination mit  $+ 3,1^{\circ}$  erreicht wurde. Durch einen ähnlichen Temperaturverlauf waren auch die folgenden Tage ausgezeichnet. Nachstehende Maxima wurden festgestellt:

3. Tag (12. Juni)	1 Uhr 45 Min.	$+ 2,75^{\circ}$
4. Tag (13. Juni)	1 „ 5 „	$+ 3,32^{\circ}$
5. Tag (14. Juni)	1 „ 0 „	$+ 2,44^{\circ}$

Zunächst überrascht der sehr geringe Betrag der Eigenwärme. Hubert<sup>2)</sup> hatte im Innern des ausgehöhlten

1) Das Thermometer des Beobachtungsraumes zeigte zu dieser Zeit über  $+ 20^{\circ}$ .

2) Bory de St. Vincent: Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique. Bd. 2. Paris 1804. p. 69—80. (Deutsche Übersetzung von D. Bidermann. Weimar 1805. p. 41—53.) — Vergl. auch Teil I, p. 5—9.

Kolbens derselben Pflanze  $+ 27,5^{\circ}$  gemessen, A. Brongniart<sup>1)</sup> durch angelegte Thermometer  $+ 11,0^{\circ}$ , G. Vrolik und W. H. de Vriese<sup>2)</sup>  $+ 10^{\circ}$  bis  $+ 10,9^{\circ}$  ebenfalls mit Hilfe von Thermometern, A. van Beek und C. A. Bergsma<sup>3)</sup> auf thermoelektrischem Wege sogar eine Eigenwärme von  $+ 21,87^{\circ}$ . Ferner fällt die nur wenig ausgeprägte Periode auf. Maximum und Minimum lagen oft dicht beieinander.

Bei der Beurteilung der vorstehenden Ergebnisse muß ohne Zweifel in Betracht gezogen werden, daß die Versuche an einer Topfpflanze ausgeführt wurden, die sich nach der Schilderung unseres Gewährsmannes keineswegs in üppiger Vegetation befand. Außerdem diente als Beobachtungsraum ein einfaches Zimmer, dessen Luft sicher einen ungleich geringeren Feuchtigkeitsgehalt aufwies als den heimatischen Verhältnissen der *Colocasia* entspricht. Die Folge davon muß eine erhebliche Transpiration gewesen sein, durch die naturgemäß eine Herabminderung der Eigenwärme bedingt war. Das wichtigste Resultat besteht in dem Nachweis, daß die Höhe des Temperaturüberschusses in sehr erheblicher Weise von der Höhe der Außentemperatur beeinflußt wird. Die Eigenwärmemaxima stellten sich ausnahmslos in den ersten Nachmittagsstunden ein, und zwar an jedem folgenden Tage ein wenig früher als am vorhergehenden.

Jakob Eriksson verdanken wir wertvolle Untersuchungen über Wärmebildung durch intramolekulare Atmung der

---

1) 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. 145ff. — Vergl. auch Teil I, p. 17—19.

2) 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. — *Nouv. 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. — Vergl. auch Teil I, p. 20—23 u. p. 29—31.

3) A. van Beek u. C. A. Bergsma: Observations thermoelectriques sur l'élévation de température des fleurs du *Colocasia odora*. Utrecht 1838. — Vergl. auch Teil I, p. 23—28.

Pflanzen (1881).<sup>1)</sup> Unter seinen zahlreichen Untersuchungsobjekten befanden sich auch Blütenstände von *Arum maculatum* L.<sup>2)</sup> Hundert eben aufgeblühte Kolben dieser Pflanze wurden abgeschnitten, von der Spatha befreit und in der Mitte durchgeteilt, so daß sich auf der einen Seite nur der Appendix, auf der anderen der mit den Sexualorganen besetzte Kolbenabschnitt befand. Die gleichartigen Teile wurden zusammen in je einen besonders hergerichteten Apparat gebracht, der eine Verdrängung der Luft durch Wasserstoff ermöglichte, und so der Beobachtung unterworfen. Zum Vergleiche wurden die Temperaturen an entsprechenden Pflanzenteilen, die vorher durch kochendes, salicylsäurehaltiges Wasser abgetötet waren, gemessen. In der Wasserstoffatmosphäre zeigten die Appendices einen ziemlich konstanten Temperaturüberschuß von  $+ 0,3^{\circ}$ , die basalen Teile nur einen solchen von  $+ 0,2^{\circ}$ . Im Luftstrom dagegen setzte sofort eine namhafte Wärmeentbindung ein, die sich im ersten Falle (Appendices) auf  $+ 16,5^{\circ}$ , im zweiten (Region der Sexualorgane) nur auf  $+ 12,9^{\circ}$  belief. Dieser Versuch bestätigte erstens die schon von G. Vrolik und W. H. de Vriese experimentell festgestellte Tatsache, daß der Sauerstoff für das Zustandekommen der Selbsterwärmung unumgänglich notwendig ist<sup>3)</sup>, und zweitens die von vielen Forschern beobachtete Erscheinung, daß dem Appendix die maximale Eigenwärme zuzuschreiben ist.

---

1) Jakob Eriksson: Über Wärmebildung durch intramolekulare Atmung der Pflanzen. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. Herausgegeben von W. Pfeffer. Bd. 1. 1881—1885. p. 105 bis 133 (1. Heft).

2) Vergl. die Tabelle l. c. p. 124.

3) 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. — Vergl. Teil I, p. 30—31. — Schon Hubert hatte gezeigt, daß Kolben, die mit ölgetränkten Lappen umwickelt oder mit Fett bestrichen oder unter Wasser getaucht werden, ihre Eigenwärme schnell verlieren. Vergl. Bory de St. Vincent: l. c. und Teil I, p. 7—8.

Wir wenden uns jetzt den Arbeiten von Gregor Kraus zu, die in den Jahren 1883, 1885 und 1896 erschienen sind. Die Untersuchungen dieses Forschers sind umfangreicher, sorgfältiger und vielseitiger als alle vorangegangenen. Durch sie wurde das Wärmeproblem der Araceenblütenstände wenigstens in den Hauptzügen klargelegt. Wir müssen uns daher mit den Resultaten seiner Untersuchungen, die hauptsächlich an *Arum italicum* Mill. ausgeführt wurden, etwas eingehender befassen.<sup>1)</sup> Ein besonderer Vorzug ist darin zu erblicken, daß Kraus seine Beobachtungen an Ort und Stelle, d. h. in der Heimat der Pflanze, vornehmen konnte, und daß seine Temperaturmessungen bei beinahe konstanter Luftwärme stattfanden. Gerade der letztgenannte Umstand ist ja für die Brauchbarkeit der erzielten Resultate von allergrößter Bedeutung.<sup>2)</sup>

Während der Monate März und April blühte *Arum italicum* in der unmittelbaren Umgebung Roms in zahlreichen Exemplaren. Der Verlauf der Blüte war kurz folgender: vormittags sah man auf den *Arum*-Feldern nur geschlossene oder bereits verblühte Kolben. Die mit den Rändern meist noch fest übereinander liegenden Spathen erschienen grün und spitzkegelig. Ein wesentlich anderes Bild dagegen bot sich in den Nachmittagsstunden. Überall zeigten sich die Hüllblätter gelb und bauchig aufgetrieben. Vielfach war schon ein Spalt in der Blütenscheide

---

1) Gregor Kraus: Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. I. u. II. Teil. Abhandl. d. Naturforschend. Ges. zu Halle. Bd. 16. 1883—1886. p. 37—76 u. p. 259—358. — Gregor Kraus: Sitzungsbericht d. Naturforsch. Ges. zu Halle vom 23. Februar 1884. (Vorl. Mitteilung.)

2) Erich Leick: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910. Hier heißt es p. 40—41: „Waren die Außenverhältnisse, namentlich die Lufttemperatur, während der Beobachtung erheblichen Schwankungen unterworfen, so muß damit gerechnet werden, daß die Resultate mehr oder weniger fehlerhaft sind. Geringfügige Temperaturüberschüsse entbehren in solchem Falle jeglicher Beweiskraft.“ — Vergl. auch Erich Leick: Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen. Biolog. Zentralblatt. Bd. 36. 1916. p. 253.

sichtbar, durch den der goldgelbe Spadix hervorleuchtete. Ein starker, anfänglich keineswegs unangenehmer Duft erfüllte die Luft. Einige Stunden später, also etwa um 4—5 Uhr, waren die Kolben voll entwickelt und wiesen in ihrem obersten, nackten Teile eine sehr lebhaftere Erwärmung auf, die man bei der Berührung leicht wahrnahm. Die Intensität des Geruches war noch bedeutend gestiegen. Nur ganz vereinzelt fanden sich kalte Blütenstände. Von ihnen sagt Kraus: „Sie sind — — nach meiner Erfahrung als physiologische Mißbildungen anzusehen, etwa so, wie man morphologische Mißbildungen z. B. mit Staminodien besetzte Kolbenenden findet.“<sup>1)</sup> Zur Zeit der Spathenöffnung stand der Kranz der Staminodialhaare am Eingange des Blütenkessels stramm aufrecht, die Narben der protogynen Blüten waren mit feinen Haarbüscheln versehen und empfängnisbereit, während die Antheren überall noch fest geschlossen waren. Sie stäubten erst im Verlaufe des folgenden Vormittags, wenn die Erwärmung des Appendix bereits vollkommen erloschen war. Die Blütenscheide zeigte zu dieser Zeit meist schon ein faltiges Aussehen und war an manchen Stellen durchscheinend geworden.<sup>2)</sup> Unmittelbar nach der Pollenemission

---

1) G. Kraus: l. c. p. 39. — Ganz anders waren die Erfahrungen, die Théodore de Saussure in der Nähe von Genua mit *Arum italicum* machte. Nach seinen Angaben ist es ihm während einer 12jährigen Beobachtungszeit in keinem Falle gelungen, eine nennenswerte Eigenwärme nachzuweisen. Ob sich dieses negative Resultat — wie Hoppe es will — aus der Ungunst der klimatischen Verhältnisse und der Unzuverlässigkeit der Untersuchungsmethode erklären läßt, muß dahingestellt bleiben. — Vergl. Th. de Saussure: De l'action des fleurs sur l'air, et de leur chaleur propre. Ann. de chim. et de phys. par Gay-Lussac et Arago. Bd. 21. (3.) 1822. p. 279—303. — Th. de Saussure: Mémoires de Genève. Bd. 6. 1833. p. 251 u. p. 558. — O. Hoppe: Beobachtungen der Wärme in der Blütenscheide einer *Colocasia odora*. Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol.-Deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. 41. II. Teil. Halle 1879. p. 207. — Vgl. auch Teil I, p. 10—11.

2) Diese Erscheinung ist wahrscheinlich auf eine Injektion der Interzellularen mit Wasser zurückzuführen. — Vergl. l. c. II. p. 261. Anmerkung.

sanken die den Spathenkessel verschließenden Staminodialhaare schlaff herab.

Nachstehend gebe ich eine kurze Schilderung der Kraus'schen Untersuchungsmethode. Die Blütenstände wurden in der Regel unmittelbar vor dem Aufrollen der Spatha abgeschnitten und in Wasser gestellt. Die Blütenentwicklung wurde auch so — wie zahlreiche Beobachtungen lehrten — in vollkommen normaler Weise durchlaufen. Während der Temperaturmessungen wurden die Kolben, an denen die Thermometer mit Hilfe von Gummiringen befestigt waren, frei im Beobachtungsraume aufgehängt. Die Schnittflächen waren mit feuchtgehaltenem Filtrierpapier umwickelt. Die Ablesungen der Thermometer erfolgten in sehr kurzen Zeitintervallen.

Die Eigenwärmemessungen ergaben folgendes Bild. Solange die Spatha noch fest geschlossen war, zeigte sich keine meßbare Temperaturerhöhung.<sup>1)</sup> Diese setzte erst ein, sobald der Kolben zu Tage trat. Die Eigenwärme stieg zunächst langsam an, dann schneller, so daß nach wenigen Stunden die maximale Höhe erreicht wurde. Das war beinahe ausnahmslos zwischen 6 und 8 $\frac{1}{2}$  Uhr abends der Fall. Die gleiche Erfahrung hatten auch die meisten früheren Beobachter gemacht.<sup>2)</sup> Nachdem sich die Temperatur einige Zeit (1—2 St.) annähernd auf gleicher Höhe erhalten hatte, sank sie mehr oder weniger schnell herab und verlor sich gegen Morgen völlig. Eine wiederholte Erwärmung, wie bei *Colocasia odora*, *Philodendron pinnatifidum*, *Monstera deliciosa*, *Arum maculatum* u. a., wurde bei diesen ersten Versuchen nicht beobachtet.<sup>3)</sup> Es muß aber

1) Bei *Arum maculatum*, das sonst in allen wesentlichen Punkten dem Erwärmungstypus von *A. italicum* entspricht, gelang es H. J. Dutrochet, schon am Tage vor der Öffnung der Spatha um 12 Uhr mitt. eine maximale Eigenwärme von  $+ 0,28^{\circ}$  nachzuweisen. — Vergl. Teil I der vorl. Arbeit, p. 34.

2) So gibt z. B. De Candolle das Maximum der Eigenwärme um 5 Uhr nachm., L. Garreau um 5 Uhr nachm. bis 7 $\frac{1}{2}$  Uhr ab. an. J. Senebier fand bei *Arum maculatum* das Eigenwärmemaximum zwischen 6 und 8 Uhr abends. — Vergl. Teil I d. vorl. Arbeit, p. 4.

3) Zu dem gleichen Ergebnis waren — wie wir schon gehört haben — auch verschiedene frühere Forscher gelangt. De Lamarck

gleich hinzugefügt werden, daß Gregor Kraus bei späteren Untersuchungen eine zweite Temperaturerhebung am nächsten Vormittage in der Zone der männlichen Organe konstatieren konnte.<sup>1)</sup> Der maximale Wert der Eigenwärme im Kolbengipfel fiel ziemlich verschieden aus, wie man aus folgender Zusammenstellung entnehmen kann:

Versuch	Datum	Zeit	Temperatur des Kolbens	Eigenwärme
1.	24. März	6h 50'	29,85°	+ 13,25°
2.	25. „	8h 16'	28,35°	+ 12,15°
3.	25. „	6h 47'	25,7°	+ 9,9°
4.	18. „	6h 15'	26,6°	+ 8,0°
6.	27. „	7h 50'	25,7°	+ 9,1°
7.	19. April	7h 24'	35,2°	+ 16,1°
10.	22. März	5h 45'	—	+ 12,5°
11.	16. April	—	35,0°	+ 17,6°

Die Eigenwärmemaxima der einzelnen Kolben schwankten also zwischen 8,0° und 17,6°. Bedeutend höhere Temperaturen wurden erzielt, wenn man, wie das schon von Hubert geschehen war, mehrere Blütenstände rings um ein Thermometer aufstellte:<sup>2)</sup>

2 Kolben	Absol. Tem.	38,4°	Differenz	+ 20,6°
5 „	„	44,7°	„	+ 27,0°
4 „	„	40,7°	„	+ 24,7°
4 „	„	43,7°	„	+ 27,7°
5 „ (mit einem Tuche umgeben)	„	51,3°	„	+ 35,9°

sagt (Encyclopédie méthodique. Botanique. Bd. 3. Paris et Liège 1789. p. 9.): „Cet état ne dure que quelques heures.“ Ähnlich äußert sich De Candolle (Physiologie végétale. Bd. 2. 1832): „J'ai vu que cette chaleur n'a lieu qu'une fois pour chaque chaton.“ — Vergl. auch Teil I d. vorl. Arbeit, p. 2—3.

1) Vergl. p. 28 der vorl. Arbeit. Damit besteht also eine weitgehende Übereinstimmung in dem Eigenwärmeverlauf bei *Arum italicum* und *Arum maculatum*. — Vergl. besonders H. J. Dutrochet: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. d. sc. nat. (2.) Bot. Bd. 13. 1840. p. 1—49 u. p. 65—85.

2) Das Quecksilbergefaß des Thermometers muß natürlich alle Kolben gleichzeitig berühren.

7 Kolben (mit einem Tuche umgeben) Absol. Temp.  $49,2^{\circ}$  Differenz  $+ 33,2^{\circ}$

5 kl. Kolben (mit einem Tuche umgeben) „ „  $47,0^{\circ}$  „  $+ 30,0^{\circ 1)}$ .

Daß kleinere Kolben in der Regel auch eine geringere Wärmeproduktion aufweisen, wurde schon von anderen Forschern hervorgehoben.<sup>2)</sup>

Wie wir auf den vorhergehenden Seiten hörten, waren verschiedene ältere Forscher zu dem Ergebnis gekommen, daß in der Zone der männlichen Organe der Hauptsitz der Wärmeproduktion zu suchen sei. Unter anderen vertraten diese Anschauung Th. de Saussure<sup>3)</sup>, C. H. Schultz<sup>4)</sup> und H. R. Göppert.<sup>5)</sup> Die genaueren und umfangreicheren Untersuchungen der späteren Zeit<sup>6)</sup> lehrten aber, daß die maximale Wärmeproduktion nicht in den Sexualorganen, sondern in dem oberen Kolbenteile, der bei den *Arum*-Arten eine nackte Keule bildet, bei *Colocasia* dagegen mit Staminodien bedeckt ist, stattfand. Zu dem gleichen Ergebnis gelangte auch G. Kraus. Während der Erwärmungsperiode des Appendix zeigten auch die männlichen und weiblichen Organe eine Temperaturerhöhung, doch fiel diese — im Vergleich zum Kolbengipfel — immer nur gering aus. Namentlich die Stempelblüten wiesen meist

1) Vergl. Gregor Kraus: l. c. Teil II, p. 335—336. — In ganz ähnlicher Weise (5 Kolben um 1 Thermometer zusammengebunden) gelang es Hubert bei *Colocasia odora*, das Quecksilber bis auf  $55,0^{\circ}$  hochzutreiben. Die Temperaturdifferenz betrug bei diesem Versuche  $+ 31,25^{\circ}$ . — Vergl. Bory de St. Vincent: l. c. 1804.

2) Z. B. von De Lamarck und von Hubert. Letztgenannter erhielt bei 5 großen Kolben von *Colocasia odora* eine Temperatur von  $56,25^{\circ}$ , bei 5 kleinen Kolben dagegen nur  $52,5^{\circ}$  (die gleichzeitige Höhe der Lufttemperatur ist leider nicht angegeben).

3) Th. de Saussure: Ann. de chim. et de phys. par Gay-Lussac et Arago. Bd. 21. (3.) 1822. p. 287—288.

4) Carl Heinrich Schultz: Die Natur d. lebendigen Pflanze. II. Teil. 1828. p. 185.

5) H. R. Göppert: Über Wärmeentwicklung in der lebenden Pflanze. Ein Vortrag. Wien 1832. p. 25.

6) Namentlich die Untersuchungen von H. J. Dutrochet und von G. Vrolik u. W. H. de Vriese.

nur eine Erwärmung von einigen Zehntel Graden auf<sup>1)</sup>, während zwischen den Staubblüten wenigstens ein Überschuß von mehreren Graden — aber nie mehr als  $+5^{\circ}$  — gemessen wurde. Somit ist also auch im Bereiche der männlichen Organe eine deutliche Periode nicht zu verkennen, doch setzt sie später ein als die Erwärmung des Appendix, bleibt hinter dieser bedeutend zurück und erreicht auch viel früher ihr Ende. Es wurde schon erwähnt, daß die am nächsten Vormittage einsetzende zweite Erwärmungsphase der männlichen Zone bei diesen ersten Kraus'schen Versuchen nicht hervortrat<sup>2)</sup>, resp. übersehen wurde. Trotzdem kommt unser Forscher im zweiten Teile seiner Arbeit zu dem Schlusse, daß eine Analogie im Erwärmungsmodus von *Arum italicum* und *Arum maculatum* bestehen müsse. Er sagt darüber<sup>3)</sup>: „Dagegen ergibt sich auf einem anderen Wege als wahrscheinlich, daß am Morgen nach der Erwärmungsnacht der Keule noch Wärmeentwicklung in den Antheren stattfindet: ich habe feststellen können, daß dieselben im Laufe dieses Morgens, wo doch Antherenwände und Pollenkörner absolut fertig sind, noch große Stärkemassen verbrauchen. Aus dieser Tatsache ist nun freilich weder die Höhe des Temperaturüberschusses, noch auch zu ersehen, ob die Antheren am zweiten Tage einen wirklichen nochmaligen Periodengang darbieten. Das Letztere ist aus allgemeinen Gründen für unsere Pflanze wahrscheinlich, wie aus den tatsächlichen thermoelektrischen Feststellungen Dutrochets für *Arum maculatum* gewiß.“

Hinsichtlich der Verteilung der Eigenwärme in der Längsrichtung des Spadix war bereits von mehreren For-

1) G. Kraus sagt (l. c. p. 48): „An den Fruchtknoten aber habe ich entweder gar keine, an andern nur ganz geringe Temperaturerhöhung finden können.“

2) Man muß die Möglichkeit im Auge behalten, daß die abgesechnittenen und nur mit feuchtem Fließpapier umwickelten Kolben am zweiten Beobachtungstage keine normale Beschaffenheit mehr zeigten.

3) Vergl. Gregor Kraus: Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. II. Teil. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. 16. 1883—1886. p. 330.

schern<sup>1)</sup> eine stetige Zunahme von der Basis zum Gipfel des Kolbens gefunden worden. Ein — wenigstens zeitweise — abweichendes Resultat fanden, wie wir gesehen haben, van Beek und Bergsma bei *Colocasia odora*.<sup>2)</sup> Sie glaubten, ihrer Einzelbeobachtung Allgemeingültigkeit zuschreiben zu dürfen und erklärten das abweichende Ergebnis aller früheren Messungen durch die der direkten thermometrischen Meßmethode<sup>3)</sup> anhaftenden Fehler. Es sei unvermeidlich, daß das höher gelegene Thermometer von dem warmen Luftstrome, der von einer tieferen maximalen Wärmezone ausginge, beeinflußt würde. Mag dieser letztgenannte Umstand auch tatsächlich eine Wirkung ausüben, so kann diese doch auf jeden Fall nur sehr geringfügig sein. Außerdem hat G. Kraus — wenigstens für *Arum italicum* — überzeugend und einwandfrei bewiesen, daß ein Anwachsen der Eigenwärme nach dem oberen Kolbenende zu stattfindet.<sup>4)</sup> Unser Forscher faßt auf Grund umfangreicher Messungen das Ergebnis in folgenden Sätzen zusammen:<sup>5)</sup>

„Es ist an der Keule:

1. oben und unten ein selbständiger Periodengang der Wärme vorhanden; die Erwärmung hebt oben zuerst an, erscheint bald darauf auch unten; im

1) Vergl. Teil I d. vorliegend. Arbeit, p. 20—21 u. p. 34—35.

2) A. van Beek u. C. A. Bergsma: Observations thermométriques sur l'élévation de température des fleurs du *Colocasia odora*. Utrecht 1838. — Nur ein Kolben zeigte (am 20. Sept. 11 Uhr vorm.) zwischen der Antherenzone und der höher gelegenen Staminalzone eine Differenz von 9,73° zu gunsten der ersteren. Allerdings verringerte sich diese Differenz nach einigen Stunden auf 0,5°. — Vergl. Teil I d. vorl. Arbeit, p. 25—26.

3) A. van Beek u. C. A. Bergsma arbeiteten bekanntlich zum ersten Male mit Hilfe von Thermoelementen.

4) Gregor Kraus: l. c. Teil I, p. 51.

Luft	Kolben oben	Kolben unten	Stiel
16,7°	31,5°	24,0°	21,5°
17,8°	26,1°	25,8°	20,0°
17,2°	26,3°	25,5°	19,0°

5) Gregor Kraus: l. c. Teil I, p. 52.

Laufe der Wärmesteigerung tritt oben das Maximum eher als unten ein. —

2. in der Mehrzahl der Fälle oben die Temperatur absolut höher als unten.“

Schon zu wiederholten Malen<sup>1)</sup> wurde die Frage erörtert, ob der Hauptsitz der Eigenwärme in den oberflächlichen Schichten oder im Markkörper des Blütenkolbens zu suchen sei. Es liegt in der Natur der Sache, daß diese Frage auf dem Wege der thermometrischen Messung kaum zu entscheiden ist. Um zum Innern des Kolbens zu gelangen, bedarf es immer operativer Eingriffe, durch die stets mehr oder weniger anormale Zustände geschaffen werden.<sup>2)</sup> Obendrein ist zu bedenken, daß das im Bohrloche befindliche Thermometer einerseits mit einer bedeutend größeren Fläche in Berührung kommt als ein von außen angelegtes<sup>3)</sup>, andererseits durch den austretenden Saft dauernd feucht gehalten wird. Es können daher aus der von Kraus gefundenen Tatsache, daß die Temperatur im Innern stets etwas höher war als die an der Außenseite gemessene, kaum irgend welche Folgerungen gezogen werden. Die Hauptergebnisse seiner Untersuchungen faßt

---

1) Hubert zeigte, daß trotz einer starken Beschädigung der den Kolben von *Colocasia* bedeckenden Sexualorgane die Erwärmung des Blütenstandes sich in völlig normaler Weise vollzieht. Vergl. Teil I d. vorl. Arbeit, p. 8. — G. Vrolik u. W. H. de Vriese bohrten Löcher in den Kolben von *Colocasia* und maßen so die Temperatur im Innern desselben. Diese blieb bis zu 5,5° hinter der Temperatur d. Rindenschicht zurück. — Vergl. T. I d. vorl. Arb., p. 21—22.

2) Die traumatische Reizung lebender Gewebe hat stets eine Steigerung der oxydativen Vorgänge und damit der Wärmeproduktion in den benachbarten Zellen zur Folge. — Vergl. H. R. Göppert: Über Wärmeentwicklung in d. leb. Pflanze. Wien 1832. p. 17. — H. M. Richards: The respiration of wounded plants. Annals of Botany. Bd. 10. 1896. p. 531—582. — E. Leick: Über das thermische Verhalten ruhender Pflanzenteile. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 36. Halle a. S. 1915—17. p. 246.

3) G. Kraus weist in diesem Zusammenhange mit Recht darauf hin, daß ein Thermometer, das 5 kleine Kolben zu gleicher Zeit berührte, auf 36,8° stieg, während jeder einzelne Kolben nicht mehr als 28,0° aufwies. — l. c. Teil I, p. 54.

G. Kraus am Ende des ersten Teiles seiner Abhandlung<sup>1)</sup> folgendermaßen zusammen:

- „1. Der Kolben von *Arum italicum* hat eine selbständige, von äußeren Faktoren (Licht und Wärme) unabhängige Wärmeperiode.
2. Die Wärmeentwicklung ist an die Zeit des Aufblühens und das erste Delpino'sche Bestäubungsstadium geknüpft;<sup>2)</sup> gewöhnlich beginnt sie gegen die Abendzeit, dauert unter Erreichung eines vor-mitternächtlichen Maximums die Nacht über; am Morgen ist der Kolben [gemeint ist wohl hauptsächlich der Appendix] der Regel nach wieder kalt. Wiedererwärmung [des Appendix] findet nicht statt.
3. Der Anfang der Erwärmung findet in der Kolbenspitze statt; von da schreitet sie ziemlich rasch nach abwärts. Auch ist es die Spitze der Keule, welche die größte Wärme (beobachtetes absolutes Maximum:  $44,7^{\circ}$ ; höchster beobachteter Überschuß:  $+ 27,7^{\circ}$ ) entwickelt, von da abwärts nimmt der Erwärmungsgrad ab; die Staubgefäße sind [am ersten Tage] wenig, die Pistille kaum erwärmt.
4. Die Kolbenerwärmung ist eine Bestäubungseinrichtung.“

---

1) G. Kraus: l. c. Teil I, p. 56. — Diese Resultate haben durch die späteren Arbeiten desselben Autors wesentliche Erweiterungen erfahren. — Vergl. p. 31 d. vorl. Arbeit.

2) F. Delpino studierte als erster den Bestäubungsmechanismus der *Arum*-Infloreszenz und reihte ihn unter die „Kesselfallenblumen“ ein. Er unterschied 4 Bestäubungsstadien bei *Arum italicum*. — Vergl. Federico Delpino: Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della società italiana di scienze naturali. Bd. **11** u. **12**. 1869. — Federico Delpino: Sugli apparecchi della fecondazione nelle piante autocarpee (Fanerogame). l. c. Bd. **16** u. **17**. — Referat über die Untersuchungen Delpinos an *Arum italicum*: F. Hildebrand: F. Delpinos weitere Beobachtungen über die Dichogamie im Pflanzenreich (mit Zusätzen u. Illustr.). Bot. Ztg. Bd. **28**. Leipzig 1870. p. 589—581. — Vergl. auch: Paul Knuth: Handbuch d. Blütenbiologie. Bd. **2**, II. Leipzig 1899. p. 418—419. — Erich Leick: Untersuchungen über d. Blütenwärme d. Araceen. Greifswald 1910. p. 60—63.

In einer zweiten umfangreichen Abhandlung<sup>1)</sup>, die im Jahre 1885 erschien, gibt Gregor Kraus wichtige Aufschlüsse über den anatomischen Bau, die chemische Zusammensetzung und die durch den Vorgang des Blühens bewirkten stofflichen Veränderungen des Kolbens von *Arum italicum*. Nach dieser Richtung hin waren bislang noch so gut wie gar keine Untersuchungen angestellt worden. Nur wenige kurze Hinweise finden sich in der älteren Literatur. So gibt Dunal<sup>2)</sup> an, er habe aus 70 g Substanz des Appendix vor dem Blühen 3 g, hinterher aber nur 0,5 g Stärke gewinnen können. Auch Julius v. Sachs<sup>3)</sup> beobachtete bei *Arum maculatum* eine Vernichtung der im Parenchym enthaltenen beträchtlichen Stärkemengen während der Blüteperiode.

Durch Kraus erfahren wir, daß bereits makroskopisch ein erheblicher Unterschied zwischen einem noch unentwickelten und einem bereits abgeblühten Kolben wahrnehmbar ist. Der erstere ist schwerer als Wasser und zeigt einen trockenen, mehligem Bruch<sup>4)</sup>, der durch Betupfen mit Jodlösung schwarzblau wird. Der letztere dagegen schwimmt auf dem Wasser, sieht auf der Bruchfläche glasig-wässerig aus und entbehrt der Stärkereaktion in allen seinen Teilen. Die durch das Verblühen hervorgerufene stoffliche Veränderung wird wohl am besten aus folgender Gegenüberstellung ersichtlich:

---

1) Gregor Kraus: Über die Blütenwärme bei *Arum italicum*. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle (Originalaufsätze). Halle 1885. p. 261—358.

2) Dunal: Considérations sur les organes floraux colorés ou glanduleux. Montpellier 1829. — Vergl. auch A. P. de Candolle: Physiologie végétale (Übers. von Röper). Bd. 2. p. 124. — A. van Beek u. C. A. Bergsma: Observations thermo-électriques sur l'élévation de la température d. fleurs d. *Colocasia odora*. Utrecht 1838. p. 12—13. — Teil I d. vorl. Arb., p. 28.

3) J. v. Sachs: Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865. p. 293.

4) „Beim Aufblühen hat die Arumkeule [gemeint ist der Appendix] eine Zusammensetzung an organischer Substanz, die am ehesten mit der mehreicher Samen zu vergleichen ist.“ G. Kraus: l. c. II, p. 270.

Übersicht über die Trockensubstanzveränderungen in %  
der Trockensubstanz. <sup>1)</sup>

Stoff	Knospe	Warmer Append.	Verblühter Append.
1. Stärke	65,6	56,0	0,0
2. Zucker	12,2	8,3	0,0
3. Eiweißkörper	9,56	11,4	38,1
4. Amide	3,48	4,05	14,23
5. Säuren	2,34	2,62	13,24
6. Unbest. Subst.	0,84	5,1	3,27

Es ergibt sich also, daß der Appendix von *Arum italicum* während der wenige Stunden dauernden Erwärmung beinahe  $\frac{3}{4}$  (74,1 %) seiner Trockensubstanz einbüßt. Diese Zahlen gewinnen noch an Bedeutung, wenn wir sie in Vergleich setzen mit dem Substanzverlust von Dunkelkeimlingen, den man sonst schon als sehr ansehnlich zu bezeichnen pflegt. Bei Weizenkeimlingen beträgt der Substanzverlust im Dunkeln pro Tag 1,2 %. <sup>2)</sup> Bei unserer Pflanze dagegen wird beinahe der gesamte Gehalt an Kohlenhydraten während der nur wenige Stunden dauernden Erwärmungsperiode des oberen Kolbenteiles vernichtet. Also schon aus diesem Grunde ist eine nochmalige Erwärmung der oberen Region völlig ausgeschlossen. <sup>3)</sup> Der zeitliche Verlauf des rapiden, im Appendix vor sich gehenden Oxydationsvorganges wird durch folgende Zahlen erläutert: <sup>4)</sup>

1. Substanzverbrauch vom Aufblühen  
bis abends 5 Uhr . . . . . 5,1 % pro St.
2. Substanzverbrauch in der Erwärmungs-  
nacht . . . . . 3,5 % pro St.

1) G. Kraus: l. c. II, p. 263.

2) Boussingault: Agronomie, Chimie agric. et Physiologie. Bd. 4. 1868. p. 259—261.

3) Das kann nur dann geschehen, wenn infolge anormaler Hemmungen (z. B. zu frühzeitiges Abschneiden des Blütenstandes, starke nächtliche Temperaturerniedrigung, eintretende Regengüsse usw.) die erste Verbrennung unvollständig war, so daß noch erhebliche Stärkemengen erhalten blieben. Diese können dann unter besonderen Umständen durch einen zweiten Paroxysmus zerstört werden. — Vergl. G. Kraus: l. c. II, p. 333—334.

4) G. Kraus: l. c. II, p. 269.

## 3. Substanzverbrauch am folgenden

Tage . . . . . 0,08 % pro St.

Auch der Stiel des Appendix wurde von einem erheblichen Substanzverlust betroffen, doch machte dieser nur 66 % des Knospengewichtes aus. Der mit den Sexualorganen besetzte Teil des Kolbens erlitt ebenfalls eine beträchtliche Einbuße an Kohlenhydraten, doch nahm diese nach der Kolbenbasis zu ab und trat auch zeitlich später ein. Wir erhalten somit nachstehende Übersicht:<sup>1)</sup>

- „1. Aus dem Stärkemantel und den Papillen der Keule [Appendix] verschwindet die Stärke total während der Erwärmungsnacht.
2. Aus dem Stiel schwindet sie der Regel nach erst im Laufe des folgenden Morgens völlig.
3. Aus den Sperrhaaren erst im Laufe des Nachmittags des zweiten Tages.
4. In dem Gewebepolster unter den Staubgefäßen bleibt die Stärke oft noch länger zurück, während das Zentrum der Spindel entleert ist.
5. Aus dem Teil der Spindel, auf dem die Fruchtknoten sitzen, geht die Stärke überhaupt nicht heraus.“

Der Stärkeverlust des Spadix innerhalb der 24 Stunden währenden Blüte nahm also sukzessiv vom Gipfel (Appendix) zur Basis (Pistille) ab. Von größter Bedeutung ist die Tatsache, daß die quantitativ ermittelten Substanzverluste mit den aus der Kohlensäureproduktion berechneten gut übereinstimmten. Auffälliger Weise war der Verlust an Kohlenhydraten größer als derjenige an Trockensubstanz. Diese Erscheinung läßt sich nur so deuten, „daß nicht alle Kohlenhydrate, die als solche verschwinden, die Keule in Form von CO<sub>2</sub> verlassen, sondern in andere Körper verwandelt in der Keule verbleiben“.<sup>2)</sup> Dieser umgewandelte Teil machte etwa 3,7 % der Gesamtmenge aus. Da der Gehalt an Pflanzensäuren nach dem Ver-

1) Vergl. G. Kraus: l. c. II, p. 303.

2) G. Kraus: l. c. II, p. 275.

blühen wesentlich zugenommen hatte, ist es naheliegend, diese als die fraglichen Umwandlungsprodukte anzusprechen.

*Arum maculatum*, das in ganz ähnlicher Weise untersucht wurde, ergab nur sehr wenig abweichende Resultate. Wir können es uns daher sparen, hierauf näher einzugehen. Auch die Einzelheiten der vielseitigen und gründlichen experimentellen Untersuchungen können hier nicht weiter berührt werden.<sup>1)</sup> Es soll nur noch erwähnt sein, daß der Appendix in seinem anatomischen Bau drei deutliche Schichten erkennen läßt, nämlich ein großmaschiges, von Gefäßbündeln durchzogenes Markgewebe, einen dicken Parenchymmantel, dessen Zellen völlig mit Stärke angefüllt sind, und schließlich ein papilläres, spaltenarmes Epithel. Die Parenchymschicht ist — wie schon erwähnt — nach Beendigung der Blüte aller Stärke beraubt. Der nachträgliche Stärkeverlust in den tieferen Schichten des Blütenstandes beweist uns mit Sicherheit, daß nach Beendigung der Wärmeperiode des Appendix eine Erwärmung der Sexualregion am folgenden Tage statthaben muß.<sup>2)</sup> Wir sind daher berechtigt, eine zweite Kulmination der Eigenwärme etwa in der Region der männlichen Organe an dem der Erwärmungsnacht folgenden Vormittage anzunehmen.<sup>3)</sup> Daß diese zweite ganz anders lokalisierte Periode hinter der ersten an Intensität weit zurückbleibt, versteht sich nach dem Gesagten von selber.

Von allergrößter Wichtigkeit ist der Vergleich der vorstehenden, an *Arum italicum* gewonnenen Resultate mit

1) Besondere Beachtung verdienen noch die Versuche über die Transpirationsgröße während der Erwärmungsnacht. Aus ihnen geht hervor, daß ein warmer Kolben innerhalb dieser Zeit ungefähr dreimal soviel Wasser verdunstet als ein nicht warmer Kolben. Dadurch ist selbstverständlich ein ansehnlicher Wärmeverlust bedingt.

2) Vergl. p. 21 d. vorliegenden Arbeit.

3) G. Kraus sagt (l. c. II, p. 328): „Am frühen Morgen findet man die Keulen nicht mehr, wohl aber die Stiele derselben, Antheren und auch Fruchtknoten noch erheblich warm.“ — Das Vorhandensein eines zweiten Maximums geht auch daraus hervor, daß der Stiel des Appendix am zweiten Tage stündlich 3,9 % seiner Stärke verbraucht, während sich der entsprechende Verlust in der vorhergehenden Nacht auf 2,7 % beschränkt. — Vergl. l. c. II, p. 339.

dem Verhalten anderer Araceen. Von Gregor Kraus wurden untersucht:

- Arum maculatum* L.,  
*Sauromatum guttatum* Schott,  
*Philodendron macrophyllum* Hort.,  
*Philodendron alboraginatatum* C. Koch et Sello,  
*Calla aethiopica* L.,  
*Anthurium acaule* Schott u.  
*Monstera Lennea* C. Koch.

*Arum maculatum*, das sowohl in seinem anatomischen Bau als auch in seinem gesamten Bestäubungsmechanismus *Arum italicum* völlig gleicht, zeigt hinsichtlich der Wärmeperiode und der Intensität der Erwärmung ein durchaus analoges Verhalten. Die scheinbaren Widersprüche, die zwischen dieser Aussage und den Dutrochet'schen Angaben<sup>1)</sup> hervortreten, lassen sich in ganz ungezwungener Weise erklären. Dutrochet spricht von 4 Erwärmungsperioden; zwei von diesen sind aber so geringfügig, daß sie die auch an anderen Pflanzen und Pflanzenteilen beobachteten regelmäßigen Eigenwärmeschwankungen kaum übertreffen. Sie können daher bei der Erörterung des vorliegenden Sonderproblems außer acht gelassen werden. Die beiden noch übrig bleibenden Erwärmungsperioden entsprechen in jeder Beziehung denjenigen von *Arum italicum*.

Die Gattung *Sauromatum* zeichnet sich ebenso wie die *Arum*-Arten durch den Besitz eines als Thermophor dienenden, nackten Appendix aus, der allerdings keine papilläre Oberfläche zeigt. Dieses Gebilde erreicht bei Fingerdicke eine Länge von etwa 30 cm. *Sauromatum guttatum* Schott, das unter anderen auch von Arcangeli<sup>2)</sup> untersucht worden war, stimmt hinsichtlich seines thermischen Verhaltens in allen wesentlichen Punkten mit den oben besprochenen *Arum*-Arten überein: es ist ebenfalls durch eine zweimalige Temperatursteigerung ausgezeichnet. Die von Kraus beobachteten Eigenwärmemaxima betragen

1) Vergl. Teil I d. vorlieg. Arbeit, p. 31—36.

2) Arcangeli: Nuovo Giorn. botan. ital. Bd. 15. 1883. p. 95—97.

+ 8,0° und + 11,7°. <sup>1)</sup> Nur in folgenden Einzelheiten ergab sich eine Abweichung von *Arum italicum*: <sup>2)</sup>

1. Die Wärmeproduktion zeigt in der Richtung von oben nach unten eine Zunahme.
2. Das Eigenwärmemaximum des Appendix fällt nicht in die Nachmittags- und Abendstunden, sondern in die Vormittagsstunden (G. Kraus: 9—10<sup>h</sup> vorm.; Arcangeli: 11—12<sup>h</sup> vorm.).
3. Das Eigenwärmemaximum der Antheren zeigt eine entsprechende Verschiebung auf die späteren Abendstunden.

Bei den *Philodendron*-Arten weist der Spadix einen völlig anderen Bau auf. Er ist „kurz, oft dickzylindrisch und in den oberen zwei Dritteln dicht mit den bräunlichweißen Antheren, im unteren Teile ebenso dicht von den Fruchtknoten besetzt.“ <sup>3)</sup> Die beiden untersuchten Arten, *Philodendron macrophyllum* und *Ph. albovaginatum*, begannen nachmittags mit der Temperatursteigerung und hatten bereits vor Mitternacht ihre Wärmeperiode vollendet. Bei *Philodendron macrophyllum* trat das Maximum zwischen 7 und 8 Uhr abends ein, hatte seinen Sitz zunächst in dem oberen, männlichen Teile des Kolbens und wanderte von hier aus langsam abwärts. Folgende maximale Überschüsse wurden beobachtet: + 5,4°, + 3,7° und + 6,0°. Ein Exemplar dieser Pflanze zeigte am folgenden Tage einen zweiten sehr geringfügigen Temperaturanstieg, der mit + 0,8° seinen Höchstwert erreichte. *Philodendron albovaginatum* verhielt sich ganz ähnlich. Der höchste Grad der Eigenwärme wurde hier um 8<sup>1/2</sup> Uhr abends mit + 7,4° gemessen. In einem Falle trat vor dem Hauptmaximum schon ein Temperaturanstieg um 3 Uhr nachmittags ein.

Bei drei von den untersuchten Arten, nämlich bei *Calla aethiopica* L. <sup>4)</sup>, *Anthurium acaule* Schott und *Monstera*

1) Arcangeli fand bei seinen Messungen durchweg einen etwas höheren Temperaturüberschuß.

2) Vergl. G. Kraus: l. c. II, p. 340.

3) G. Kraus: l. c. II, p. 341.

4) *Calla aethiopica* L. = *Zantedeschia aethiopica* Spreng. = *Richardia africana* Kunth. Dieselbe Pflanze war schon 1830 von H. R. Göppert

*Lennea* C. Koch, konnte in keinem Entwicklungsstadium eine thermometrisch meßbare Eigenwärme nachgewiesen werden. G. Kraus faßt die Ergebnisse seiner zahlreichen Beobachtungen an den genannten Araceen folgendermaßen zusammen:<sup>1)</sup>

- „1. Alle beobachteten Aroideen haben nur eine einmalige kräftige Wärmeperiode gezeigt<sup>2)</sup>, bei keulenbesitzenden wie keulenlosen Arten. Sehr geringwertige Perioden an den vorhergehenden oder nachfolgenden Tagen sind angedeutet; ob sie wirklich vorhanden sind, möchte ich nicht entschieden behaupten. Ermöglicht würden dieselben durch einen sehr ansehnlichen, im Spadixparenchym vorhandenen Stärkerest.
2. Wo Keule [Appendix] und Geschlechtsorgane gesondert auftreten, ist immer jene viel höher temperiert als diese, so daß sich auch hier deutlich zeigt, daß der Geschlechtsakt als solcher mit der Temperaturerhöhung garnichts zu tun hat.“

In einer im Jahre 1896 erschienenen Arbeit<sup>3)</sup> gibt Gregor Kraus wertvolle Ergänzungen zu seinen früheren Untersuchungen. Die Messungen wurden zum Teil im botanischen Garten zu Buitenzorg auf Java, zum Teil im Hallenser botanischen Garten vorgenommen und erstreckten sich auf folgende Pflanzen:

(6 Exempl.) und 1839—1844 von C. F. Gärtner (5 Exempl.) untersucht worden. — Vergl. H. R. Göppert: Über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau 1830. — C. F. Gärtner: Flora. Beiblätter. Bd. 1. 1842. p. 1 u. p. 86. — C. F. Gärtner: Versuche u. Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommneren Gewächse u. über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen. Stuttgart 1844. p. 154—210. — Vergl. auch Teil I d. vorl. Arbeit, p. 16 u. p. 36.

1) G. Kraus: l. c. II, p. 339—340.

2) Daß dieser Satz einer nicht unerheblichen Einschränkung bedarf, wurde bereits hervorgehoben. Vergl. p. 28 d. vorl. Arbeit.

3) Gregor Kraus: Physiologisches aus den Tropen. III. Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen u. Araceen. Annales du jardin bot. de Buitenzorg. Bd. 13. 1896. p. 217—275. (Araceen: p. 260—275.)

*Schismatoglottis latifolia* Miq. (= *Sch. rupestris* Zoll. et Mor.),  
*Allocasia Veitchii* Schott,  
*Philodendron melanochrysum* Lind. et Andr.,  
*Philodendron pinnatifidum* Schott (= *Caladium pinnatifidum*  
 Ventenat.),  
*Philodendron macrophyllum* Hort.

Die genannten Araceen sind nicht im Besitze eines nackten Appendix, sondern ihr Kolben ist in seiner ganzen Ausdehnung mit Sexualorganen bedeckt. Da alle Messungen bei mehr oder weniger schwankenden Außentemperaturen stattfanden, so sind die Ergebnisse mit nicht unerheblichen Fehlern behaftet, die nur da weniger ins Gewicht fallen, wo es sich um beträchtliche Eigenwärmegrade handelt. In Rücksicht darauf begnüge ich mich damit, den ermittelten Eigenwärmeverlauf hier nur in seinen Hauptumrissen zu skizzieren. *Schismatoglottis* öffnete seine Blütenstände in den Morgenstunden und strömte einen starken zimtartigen Duft aus. Das Thermometer wurde am unteren Ende der Antherensäule, die ihrerseits die obere Hälfte des Blütenstandes ausmacht, angebracht. Das Maximum der Eigenwärme wurde bald nach der Öffnung der Spatha beobachtet<sup>1)</sup> und betrug  $+ 4,9^{\circ}$  bis  $+ 6,0^{\circ}$ . Unmittelbar nach Überschreitung des Höchstwertes begann die Eigenwärme beträchtlich zu sinken, zeigte aber in den frühen Nachmittagsstunden einen erneuten Anstieg, der allerdings hinter dem ersten bedeutend zurückblieb.

*Allocasia Veitchii* Schott verhielt sich in allen wesentlichen Punkten ebenso, erreichte aber ein Maximum von  $+ 7,0^{\circ}$ .<sup>2)</sup> Der Verlauf des Blühens und der Wärmeproduktion wich bei *Philodendron melanochrysum* Lind. et Andr. nicht unerheblich von dem oben geschilderten ab. Die Spatha erschloß sich am Nachmittage. Zu dieser Zeit war bereits eine beträchtliche Eigenwärme zu verzeichnen, die schnell anwuchs, so daß um 7<sup>h</sup> 5' abends die Kulmination mit  $+ 12,6^{\circ}$ <sup>3)</sup> erreicht wurde. Unmittelbar

1) Nämlich um 7<sup>h</sup> 5', 8<sup>h</sup> 10' u. 8<sup>h</sup> 10' vorm. — Vergl. die Tabelle: l. c. p. 263.

2) Um 8<sup>h</sup> 5' vorm. — Vergl. die Tabelle: l. c. p. 264.

3) Vergl. die Tabelle: l. c. p. 264—265.

darauf begann ein langsames Absinken der Kurve. Am nächsten Morgen um 7 Uhr betrug die Eigenwärme noch  $+ 3,0^{\circ}$ . Im Verlaufe des Vormittags wurde eine zweite Periode festgestellt, die zwar der ersten an Bedeutung nachstand, aber immerhin noch einen Maximalwert von  $+ 7,1^{\circ}$  um 11 Uhr vormittags aufwies. Nach Überschreitung dieses zweiten Maximums fiel die Temperatur langsam und stetig ab.<sup>1)</sup> Von größerem Interesse sind die Beobachtungen, die an *Philodendron pinnatifidum* im botanischen Garten zu Halle ausgeführt wurden. Hier trat die Periodizität der Wärmeproduktion noch viel deutlicher zu Tage als bei dem weiter oben besprochenen *Philodendron melanochrysum* Lind. et Andr. Der Blütenstand erlangte zwischen 3 und 4 Uhr nachmittags seine Reife. Ein Thermometer wurde „oben an der Staubgefäßsäule“, ein anderes etwas weiter unten, aber ebenfalls noch im Gebiete der männlichen Sexualorgane, befestigt. Während des ersten Tages stand das obere Thermometer durchweg etwas höher als das untere, jedoch vom zweiten Tage an kehrte sich das Verhältnis im allgemeinen um.<sup>2)</sup> Unmittelbar nach dem Aufblühen begann der Anstieg der Temperaturkurve, so daß um 9 Uhr 25 Minuten abends ein maximaler Überschuß von  $+ 8,7^{\circ}$ <sup>3)</sup> erreicht wurde. Mit zunehmender Erwärmung erhöhte sich auch die Intensität des Geruches. Am folgenden Tage um 6 Uhr 15 Min. vormittags war der Kolben noch  $+ 1,7^{\circ}$  wärmer als seine Umgebung. Gleichzeitig konnte man den Geruch nur in unmittelbarer Nähe wahrnehmen. Um 12 Uhr 15 Min. mittags wurde ein Eigenwärmemaximum von  $+ 4,8^{\circ}$  gemessen, am Abend um 8 Uhr 20 Min. ein zweites Maximum von  $+ 8,5^{\circ}$  (weiter unten am Kolben sogar  $+ 8,9^{\circ}$ ).

---

1) Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte E. Warming bei der Untersuchung von *Philodendron Lundii* ( $\equiv$  *Ph. bipinnatifidum* Schott). Vergl. p. 12 d. vorl. Arbeit.

2) Die Differenzen zwischen den beiden Thermometern waren nie beträchtlich, sondern hielten sich innerhalb der durch die Schwankungen der Lufttemperatur bedingten möglichen Fehlergrenzen.

3) Vergl. die Tabelle: l. c. p. 266.

Der nächste Tag, also der dritte nach Beginn der Erwärmung, brachte 12 Uhr mittags einen Überschuß von nur  $+ 1,1^{\circ}$ . Von diesem Zeitpunkte an begann die Eigenwärme völlig zu schwinden.

Besonders wertvoll sind die Untersuchungen, die G. Kraus an den Blütenständen von *Philodendron macrophyllum* Hort. ausführte.<sup>1)</sup> Hier wurden — wie bei *Arum italicum* — durch chemische Analyse die stofflichen Veränderungen festgestellt, die der Erwärmungsprozeß nach sich zieht. Im folgenden gebe ich eine kurze Übersicht über die bei der genannten Pflanze gewonnenen Resultate:<sup>2)</sup>

1. „Die Kohlenhydrate sind im Spadix von *Philodendron* zum Teil als Zucker, zum größeren Teile aber als Stärke vorhanden und bilden in dem Knospenzustand etwa  $\frac{1}{4}$  der Trockensubstanz.“
2. „Bei der Erwärmung wird Stärke und Zucker verbraucht, in unserem Falle etwa ein Drittel des Vorhandenen.“ Ein Kolben enthielt vor dem Aufblühen 25,7 % Kohlenhydrat, in welchem Zustande aber nur noch 16,9 %.
3. Der Verlust an Kohlenhydraten ist lediglich oder doch zum weitaus größten Teile durch die Wärmeproduktion bedingt. Das ersieht man aus der Tatsache, daß sich nicht erwärmende Infloreszenzen lange nicht soviel Stärke während der Blütezeit einbüßen. Bei *Calla aethiopica* L. z. B. betrug der Rückgang nur 2,7 % (von 38,9 % auf 36,2 %).

Weitere Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen wurden dann von mir in den Jahren 1902 bis 1905 ausgeführt. Es gelang mir der Nachweis, daß sich je nach dem Bau der Blütenstände 4 verschiedene Erwärmungstypen unterscheiden lassen, die einen Übergang zeigen von der periodischen Erwärmung des ganzen Blütenstandes bei *Monstera* zu der ausgesprochenen Thermophorbildung

---

1) Diese Beobachtungen stammen zwar schon aus dem Jahre 1885, wurden aber erst 1896 veröffentlicht.

2) G. Kraus: l. c. p. 271.

bei den *Arum*-Arten. Die so gewonnene blütenbiologische Entwicklungsreihe stimmt mit der von A. Engler<sup>1)</sup> aufgestellten phylogenetischen überein. Da ich mich in einer Reihe von Arbeiten<sup>2)</sup> eingehend über diesen Gegenstand geäußert habe, mag hier der kurze Hinweis genügen.

Anhangsweise gebe ich hier noch eine kurze Übersicht über die Temperaturmessungen, die ich im Jahre 1904 an *Dieffenbachia imperialis* Lind. et Andr.<sup>3)</sup> ausgeführt habe. Der Zweck dieser Untersuchungen bestand hauptsächlich in dem Nachweis, daß das seinerzeit von J. Romer<sup>4)</sup> angewandte Verfahren der Temperaturmessung völlig irrige Resultate zeitigen mußte. Da trotz der schwankenden Außenverhältnisse stets eine — wenn auch geringfügige — Temperaturerhöhung des Blütenstandes festzustellen war, darf man annehmen, daß auch diese Pflanze sich eine durch gesteigerten Verlauf der Atmung bedingte Blütenwärme zu eigen macht. Ablauf und Umfang dieser Wärmeproduktion lassen sich aus solchen mit unzulänglichen Mitteln unternommenen Beobachtungen nicht ersehen.

1) A. Engler: Araceae. In: De Candolle: Monographiae Phanerogamarum. Bd. 2. 1879. — A. Engler: Vergl. Untersuchungen üb. d. morpholog. Verhältnisse d. Araceen. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Nat. Cur. Bd. 39. 1876. — A. Engler: Beiträge zur Kenntnis der Araceen. Bot. Jahrb. f. Syst. u. Pflanzengeogr. Bd. 1, Bd. 4, Bd. 5. 1881—84. — A. Engler: Araceae. In: Die natürl. Pflanzenfam. Bd. 2. p. 102—153. — A. Engler: Araceae. In: Das Pflanzenreich. IV 23 B — IV 23 Dc 1905—1915.

2) E. Leick: Untersuchungen üb. d. Blütenwärme d. Araceen. Greifswald 1910. — E. Leick: Die Temperatursteigerung der Araceen als blütenbiologische Anpassung. Greifswald 1911. — E. Leick: Die Erwärmungstypen d. Araceen u. ihre blütenbiologische Deutung. Ber. d. D. B. Ges. Bd. 33. 1915. p. 518—536. — E. Leick: Über Wärmeproduktion u. Temperaturzustand lebender Pflanzen. Biolog. Centralbl. B. 36. 1916. p. 241—261.

3) Vergl. Teil I d. vorl. Arbeit, p. 15.

4) Vergl. p. 8—9 d. vorl. Arbeit.

## Temperaturmessungen an dem Blütenstande von *Dieffenbachia imperialis* Lind. et Andr.

Die Beobachtungen fanden in einem Glashause bei schwankender  
Lufttemperatur statt.

Beginn: 17. Sept. 1904, 11 $\frac{1}{2}$  Uhr vorm. Die Spatha war bereits völlig geöffnet

Tag	Stunde	Temperatur der Luft	Temperatur d. Blütenstandes	Differenz	Temp. in einem Standzylinder mit Oel	Differenz zwischen Blüte und Oel	Bemerkungen
17.	11 h 30' vorm.	20,80 <sup>0</sup>	21,95 <sup>0</sup>	+1,15 <sup>0</sup>	—	—	
Sept.	12 h mitt.	21,15 <sup>0</sup>	22,60 <sup>0</sup>	+1,45 <sup>0</sup>	—	—	
04	12 h 30'	21,50 <sup>0</sup>	22,65 <sup>0</sup>	+1,15 <sup>0</sup>	—	—	
	1 h nachm.	21,20 <sup>0</sup>	22,45 <sup>0</sup>	+1,25 <sup>0</sup>	—	—	
	1 h 30'	21,00 <sup>0</sup>	22,00 <sup>0</sup>	+1,00 <sup>0</sup>	—	—	
	2 h	20,20 <sup>0</sup>	21,25 <sup>0</sup>	+1,05 <sup>0</sup>	—	—	
	2 h 45'	19,65 <sup>0</sup>	20,50 <sup>0</sup>	+0,85 <sup>0</sup>	—	—	
	4 h	18,00 <sup>0</sup>	18,50 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	18,65 <sup>0</sup>	—0,15 <sup>0</sup>	
	6 h 25'	16,55 <sup>0</sup>	16,75 <sup>0</sup>	+0,20 <sup>0</sup>	17,20 <sup>0</sup>	—0,45 <sup>0</sup>	
	8 h abends	15,20 <sup>0</sup>	15,30 <sup>0</sup>	+0,10 <sup>0</sup>	15,90 <sup>0</sup>	—0,60 <sup>0</sup>	
	9 h 45'	14,50 <sup>0</sup>	14,55 <sup>0</sup>	+0,05 <sup>0</sup>	15,00 <sup>0</sup>	—0,45 <sup>0</sup>	
18.	9 h vorm.	16,90 <sup>0</sup>	17,45 <sup>0</sup>	+0,55 <sup>0</sup>	16,40 <sup>0</sup>	+1,05 <sup>0</sup>	
Sept.	10 h	18,00 <sup>0</sup>	18,75 <sup>0</sup>	+0,75 <sup>0</sup>	17,20 <sup>0</sup>	+1,55 <sup>0</sup>	
04	11 h	18,60 <sup>0</sup>	19,60 <sup>0</sup>	+1,00 <sup>0</sup>	18,50 <sup>0</sup>	+1,10 <sup>0</sup>	
	12 h mitt.	19,65 <sup>0</sup>	20,60 <sup>0</sup>	+0,95 <sup>0</sup>	19,50 <sup>0</sup>	+1,10 <sup>0</sup>	
	1 h nachm.	19,40 <sup>0</sup>	20,20 <sup>0</sup>	+0,80 <sup>0</sup>	19,70 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	
	2 h	18,60 <sup>0</sup>	19,10 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	19,20 <sup>0</sup>	—0,10 <sup>0</sup>	
	3 h 30'	17,05 <sup>0</sup>	17,30 <sup>0</sup>	+0,25 <sup>0</sup>	17,70 <sup>0</sup>	—0,40 <sup>0</sup>	
	5 h	16,10 <sup>0</sup>	16,20 <sup>0</sup>	+0,10 <sup>0</sup>	16,75 <sup>0</sup>	—0,55 <sup>0</sup>	
	6 h	15,55 <sup>0</sup>	15,60 <sup>0</sup>	+0,05 <sup>0</sup>	16,10 <sup>0</sup>	—0,50 <sup>0</sup>	
	8 h abends	14,10 <sup>0</sup>	14,15 <sup>0</sup>	+0,05 <sup>0</sup>	14,70 <sup>0</sup>	—0,55 <sup>0</sup>	
19.	10 h vorm.	16,10 <sup>0</sup>	18,50 <sup>0</sup>	+2,40 <sup>0</sup>	19,70 <sup>0</sup>	—1,20 <sup>0</sup>	
Sept.	12 h mitt.	18,95 <sup>0</sup>	19,80 <sup>0</sup>	+0,85 <sup>0</sup>	18,60 <sup>0</sup>	+1,20 <sup>0</sup>	
04	1 h nachm.	18,50 <sup>0</sup>	19,50 <sup>0</sup>	+1,00 <sup>0</sup>	18,90 <sup>0</sup>	+0,60 <sup>0</sup>	
	6 h	15,10 <sup>0</sup>	15,60 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	15,10 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	
20.	10 h vorm.	17,20 <sup>0</sup>	18,30 <sup>0</sup>	+1,10 <sup>0</sup>	17,50 <sup>0</sup>	+0,80 <sup>0</sup>	
Sept.	12 h 30' mitt.	17,70 <sup>0</sup>	18,30 <sup>0</sup>	+0,60 <sup>0</sup>	17,90 <sup>0</sup>	+0,40 <sup>0</sup>	
04	2 h 15' nachm.	17,70 <sup>0</sup>	18,35 <sup>0</sup>	+0,65 <sup>0</sup>	18,20 <sup>0</sup>	+0,15 <sup>0</sup>	
	5 h 30'	16,30 <sup>0</sup>	16,40 <sup>0</sup>	+0,10 <sup>0</sup>	16,70 <sup>0</sup>	—0,30 <sup>0</sup>	
21.	11 h 45' vorm.	16,20 <sup>0</sup>	16,80 <sup>0</sup>	+0,60 <sup>0</sup>	16,30 <sup>0</sup>	+0,50 <sup>0</sup>	
Sept.	1 h 45' nachm.	18,30 <sup>0</sup>	18,95 <sup>0</sup>	+0,65 <sup>0</sup>	18,20 <sup>0</sup>	+0,75 <sup>0</sup>	
04	5 h 30'	16,10 <sup>0</sup>	16,10 <sup>0</sup>	+0,00 <sup>0</sup>	16,70 <sup>0</sup>	—0,60 <sup>0</sup>	
22.	11 h 30' vorm.	17,10 <sup>0</sup>	17,75 <sup>0</sup>	+0,65 <sup>0</sup>	17,10 <sup>0</sup>	+0,65 <sup>0</sup>	
Spt. 04	1 h nachm.	18,40 <sup>0</sup>	18,65 <sup>0</sup>	+0,25 <sup>0</sup>	18,50 <sup>0</sup>	+0,15 <sup>0</sup>	Die Blüte beginnt zu schimmeln.

# 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: 1920-1921

Band/Volume: [48-49](#)

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

Artikel/Article: [Beiträge zum Wärmephänomen der Araceenblütenstände II. Teil 55-90](#)