

HELIOPHILE PFLANZEN.

Von

K. VON GOEBEL

(München).

(Eingelangt am 7. Juli 1927.)

Durch seine Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen gelangte J. WIESNER¹⁾ zu folgender Anschauung:

„Aus den von mir festgestellten Tatsachen ergibt sich zunächst, daß alle gut oder üppig gedeihenden Gewächse auf erheblich geschwächtes Tageslicht angewiesen sind, vor allem auf diffuses Licht, ferner auf in seiner Intensität abgeschwächtes Sonnenlicht, welches, abgesehen von dem peripher gestellten Laube freistehender Gewächse, nur kurz und vorübergehend die Organe bestrahlt.“ Wenn man bedenkt, daß das Gesetz der Mannigfaltigkeit nicht nur für die Formenbildung der Organismen gilt, sondern auch für ihre Lebensbedingungen, so wird man einer solchen allgemeinen Aufstellung von vornherein mit einigen Zweifeln begegnen. Aber solche sind in diesem Falle merkwürdigerweise nicht geltend gemacht worden.

Wenn man die neuere ökologische Literatur über die Beziehungen der grünen Blätter zum Licht durchsieht, so findet man vielmehr immer wieder betont, daß für die Pflanzen das diffuse Tageslicht vor allem in Betracht kommt. So sagt z. B. NEGER²⁾: „Es ist eine von WIESNER durch zahlreiche Beobachtungen festgelegte Tatsache, daß die Pflanze in der Natur — im großen und ganzen betrachtet — mehr unter dem Einfluß des diffusen als direkten Sonnenlichtes steht. Für Schattenpflanzen kommt nur das diffuse Tageslicht in Betracht, für frei exponierte Pflanzen eine Mischung von diffusem und direktem Sonnenlicht (gemischtes Sonnenlicht). Diese vorherrschende Anpassung an das diffuse Licht ist eine durchaus zweckmäßige Einrichtung; sie sichert dem assimilierenden Blatt einen einigermaßen konstant bleibenden Lichtgenuß. Das diffuse Licht ist ja das vorherrschende, und ein Blatt, welches so gestellt ist, daß es das diffuse Licht möglichst vollständig ausnützt, befindet sich in einer viel besseren Lage, als wenn es sich senkrecht zu den Strahlen des direkten Sonnenlichtes stellen würde. Einerseits müßte es seine Stellung mit dem Gang der Sonne am Himmel dauernd verändern, anderseits bestünde unter Umständen die Gefahr zu starker Beleuch-

¹⁾ Wiesner, J. Bemerkungen über den faktischen Lichtgenuß der Pflanzen Ber. d. deutschen botan. Gesellsch. 1894, p. 86.

²⁾ Neger, F. W. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. 1913, p. 94. — Auch in Pfeffers Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. II, p. 695, werden nur die Bewegungen angeführt, die bei starker Lichtintensität ein „Ausweichen“ der Blätter bedingen, nicht aber die hier besprochenen.

tung und Erwärmung und endlich wäre bei bedecktem Himmel doch auch wieder nur diffuses Licht verfügbar.

Das diffuse Licht ist es also auch, unter dessen Einfluß photometrische Pflanzen ihre Blätter in die sogenannte fixe Lichtlage bringen.“

Diese Äußerung des verdienten — inzwischen leider verstorbenen — Verfassers trifft aber (wie aus dem hier Mitzuteilenden hervorgehen wird) keineswegs allgemein zu. Vielmehr zeigt sie wieder deutlich, daß man mit teleologischen Zurechtlegungen sehr vorsichtig sein und daß man stets die Mannigfaltigkeit aller Lebensäußerungen der Organismen im Auge behalten muß.

Denn tatsächlich gibt es, wie teilweise schon den älteren Botanikern bekannt war¹⁾, Blätter, die die von NEGER gewissermaßen als unratsam bezeichneten Bewegungen ausführen, d. h. sich senkrecht zu den Strahlen des direkten Sonnenlichtes einstellen, ihre Stellung nach dem Gange der Sonne am Himmel dauernd verändern und dabei weder unter der Gefahr zu starker Beleuchtung und Erwärmung leiden noch sich in einer schlechteren Lage befinden als ein Blatt, welches das diffuse Sonnenlicht möglichst vollständig ausnützt — denn das können diese Pflanzen außerdem auch tun!

Gewiß gibt es Pflanzen, die durch direktes Sonnenlicht geschädigt werden. Es sind das solche, die normal im Schatten wachsen, wie manche Lebermoose, Farne, wie *Onoclea struthiopteris* (die im direkten Sonnenlicht gelbe Blätter bekommen) und Dikotylen, wie *Oxalis acetosella*. Aber man darf das nicht verallgemeinern. Da man immer wieder auf Anpassungen hingewiesen hat, welche die Blätter vor der Gefahr zu starker Besonnung schützen sollen, so mag es gerechtfertigt erscheinen, wenn einmal hervorgehoben wird, daß es auch sonnenfreudige Pflanzen, ich möchte sie „heliophile“ nennen, gibt. Darunter verstehe ich solche, die die Blätter (oder auch die Blüten) nach dem Laufe der Sonne orientieren können, also morgens nach Osten, mittags nach Süden und am Abend nach Westen, während sie bei diffusem Tageslicht — d. h. wenn die Sonne nicht scheint, ihre Blattflächen annähernd horizontal stellen. Selbstverständlich sind dazu nur Blätter imstande, die mit „Gelenken“ ausgerüstet sind, die eine derartige Einstellung ermöglichen.

Als solche wurden vom Verfasser früher schon genannt²⁾ (und teilweise abgebildet) *Neptunia oleracea* und *Herminiera elaphroxylon*. Dabei wurde erwähnt, daß sich eine ganze Anzahl von Papilionaceen, z. B. *Sesbania*, ebenso verhalten. Die genannten Pflanzen sind Sumpfpflanzen, kommen also an freien, unbeschatteten Standorten vor und haben reichlich Wasser zur Verfügung. Bei ihnen drehen sich die ganzen Blätter an ihren basalen Gelenken nach der Sonne. Es wurde damals vermutet, daß sich auch eine zu den Schlingpflanzen gehörige Papilionacee, *Centrosema spec.*, ebenso verhalte, was tatsächlich der Fall ist. Auch bei *Mimosa pudica* war mir die Orientierung der Blätter, morgens nach Osten, abends nach Westen, ebenfalls schon lange bekannt.

Besonders eigenartig wird die Bewegung, wenn an den „zusammengesetzten“ Blättern die einzelnen Teilblättchen verschiedene Stellung einnehmen, indem eines davon (oder auch zwei) sich rechtwinklig zur Rich-

¹⁾ Vergl. z. B. Bonnet: *Sur l'usage des feuilles*. Deutsche Übersetzung von J. Chr. Arnold, Nürnberg, 1762, p. 54.

²⁾ Goebel, Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen, 2. Aufl., p. 490 u. 550.

tung des stärksten Lichtes stellen, die anderen nicht. Das ist besonders auffallend bei *Vigna lutea*, deren Blattbildung durchaus der der verwandten Gartenbohne (*Phaseolus*) gleicht.

Das Endblättchen des dreizähligen Blattes ist es, welches die heliophilen Richtungsbewegungen vorzugsweise ausführte, sei es daß die Seitenblättchen weniger auf starke Lichtintensitäten gestimmt oder weniger reaktionsfähig sind.

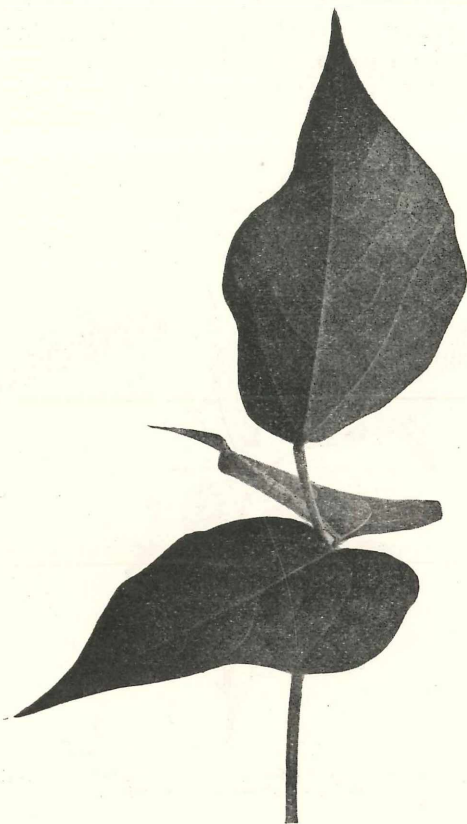


Fig. 1. Dreizähliges Blatt von *Vigna lutea* (etwa auf $\frac{1}{2}$ verkleinert) photographiert. Das mittlere Teilblättchen hat sich so gedreht, daß es vertikal steht und seine dem Beschauer abgekehrte Seite nach Osten richtet.

Fig. 1 zeigt z. B. ein Blatt, dessen Endblättchen die Strahlen der Morgensonne dadurch auffing, daß es sich rechtwinklig zur Ebene der Seitenblättchen einstellte, also seine Oberseite nach Osten kehrte. Seine Unterseite war dabei dem Beschauer zugekehrt. An sonnenlosen Tagen ist dagegen das Endblättchen in derselben Ebene (horizontal) ausgebreitet wie die Seitenblättchen. Bringt man eine Pflanze, bei der dies der Fall ist, an die Sonne, so nimmt das Endblättchen in weniger als 20 Minuten seine Flächenstellung zur Richtung der Sonnenstrahlen ein.

Bei *Cajanus indicus*, einer anderen Papilionacee, reagierten, namentlich an jüngeren Blättern, die Seitenblättchen stärker. Bei dieser Pflanze war

auch zu beobachten, daß die Sproßspitze morgens nach Osten, abends nach Westen gekehrt ist.

Mit *Vigna* wurden (von Herrn Dr. SUESSENGUTH) auf meine Veranlassung folgende Versuche angestellt: Die Temperatur eines Blättchens in Flächenstellung (gemessen mit der Thermonadel) war bei Flächenstellung in der Sonne 3,5—5° höher als die Lufttemperatur. Es ist ja klar, daß einer starken Temperaturerhöhung die Transpiration entgegenwirken wird.

Bei einer Verdunklung des Blattes mit Rauschgoldtüten blieb die heliophile Orientierung, wie zu erwarten war, aus. Die Verdunklung des Gelenkes allein blieb ohne sichergestellten Einfluß. Die Bewegung erfolgte auch im künstlichen Licht. (Es wurde solches von etwa 6400 Meterkerzen verwendet.



Fig. 2. *Hedysarum gyrans*, abends aufgenommen. Die Blattflächen sind fast alle nach Westen (dem Beschauer abgekehrt) orientiert.

Als dieses im Halbkreis um die Pflanze geführt wurde, stellten sich die Endfiedern ebenso ein, wie sonst zur Morgen- oder Abendsonne.)

Besonders auffallend sind die heliophilen Blattbewegungen bei dem bekannten *Hedysarum gyrans*. Bei zerstreutem Tageslicht stehen die Blattflächen nach allen Seiten hin von der Sproßachse ab und sind annähernd horizontal ausgebreitet. Sieht man eine junge kräftige Pflanze abends an, so zeigt sie ein ganz anderes Aussehen. (Fig. 2.)

Die Blattflächen (die großen Endfiedern der eigentlich dreizähligen Blätter und die noch einfachen Primärblätter) sind nach Westen gerichtet, die ganze Pflanze stellt also, wenn sie gut ausgerichtet ist und die Sonne nieder steht, mit Ausnahme einiger junger oder mechanisch verhinderter Blätter, ihre gesamte Blattfläche vertikal. Wenn man die gesamte Blattfläche zusammen in eine Ebene gelegt denkt, würde diese also bei zerstreutem

Tageslicht horizontal stehen, bei Ost- und Westsonne vertikal. In beiden Fällen handelt es sich aber nicht um eine Profil-, sondern um eine durch starke Beleuchtung bedingte Flächenstellung. Abends geht diese schon vor dem Verschwinden der Sonne dann in die bekannte Schlafstellung über.

Von anderen heliophilen Papilionaceen sei noch *Erythrina corallodendron* genannt, die aber, wenigstens unter den ungünstigen klimatischen Verhältnissen des Sommers von 1926, weniger auffallend reagierte als *Vigna Loureaa vespertilionis*, ein Unkraut der indischen Tropen, zeigte sich gleichfalls als heliophil; ebenso *Centrosema grandiflorum*, *Melilotus officinalis* und *M. alissima*. Gewiß verhalten sich andere Angehörige der Leguminosen-Gruppe ebenso, wobei die Empfindlichkeit der einzelnen Formen eine sehr verschiedene sein dürfte.

Daß es unter den *Malvaceen* Arten mit heliophilen Blättern gibt, war schon BONNET bekannt¹⁾, dessen Angaben aber später meist in Vergessenheit geraten zu sein scheinen.

Am auffälligsten waren bei den von mir daraufhin beobachteten *Malvaceen* die Bewegungen bei der aus Palästina stammenden *Malva oxyloba*, deren Blätter durch das unter der Blattspreite befindliche Gelenk zu denselben Bewegungen befähigt sind wie die Teilblättchen der oben erwähnten Papilionaceen. Es ist leicht zu beobachten, daß die Blattflächen morgens nach Osten, abends nach Westen gekehrt, mittags, dem Stande der Sonne entsprechend, flach ausgebreitet sind — vorausgesetzt natürlich, daß die Sonne scheint. Bei in gutem Zustande befindlichen Pflanzen, namentlich jüngeren, stellt sich demgemäß die Blattfläche morgens und abends vertikal und kehrt dadurch ihre Oberfläche der Sonne zu. Bei zerstreutem Tageslicht stehen sie annähernd horizontal. Nachts sind sie nach abwärts gerichtet. Die Pflanzen standen in einem Beete neben *Malva vulgaris*, *Malva crispa* und *Hibiscus trionum*. Auch diese zeigten heliophile Orientierungsbewegungen aber weniger in die Augen fallend, als dies bei *Malva oxyloba* der Fall war.

Bei letzterer zeigten zwei neu verpflanzte Exemplare dieselben Bewegungen, die früher an anderen Pflanzen, deren Wurzeltätigkeit geschädigt war, beschrieben wurden (GOEBEL, Entfaltungsbewegungen, 2. Auflage, S. 220—225), d. h. die Blattspreiten waren nach abwärts gerichtet. Die Blätter vergilbten aber später und wurden abgeworfen, ohne die Spreite wieder aufgerichtet zu haben.

Von Angehörigen anderer Familien mögen noch genannt werden: *Geranium dissectum* (junge Pflanzen) und *Marsilia Drummondii*, wenn letztere auch nicht so deutlich die Ost- und Westorientierung aufwiesen wie *Vigna* und *Malva oxyloba*. Selbst bei an sich nicht heliophilen Fiederblättern sind die einzelnen Fiederblättchen bei manchen Pflanzen imstande, mehr oder minder deutliche heliophile Bewegungen auszuführen, so bei *Cassia floribunda* und (weniger deutlich) *Cassia alata*.

Gewiß könnten den oben angeführten heliophilen Pflanzen noch andere, namentlich aus den Gruppen der Leguminosen und *Malvaceen* hinzugefügt werden. Die angeführten Beispiele genügen aber, um zu zeigen, daß diese Pflanzen gewissermaßen das Gegenstück der „heliophoben“ darstellen. Wenn ein *Mesocarpus*-Chlorophyllkörper bei Licht von geringer Intensität Flächen-

¹⁾ Vergl. auch H. Vöchting: Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitg. 1888.

stellung einnimmt, bei Licht von starker Intensität dagegen „Profil“stellung, so ist das ein „heliophobes“ Verhalten. Es wird der starken Beleuchtung ausgewichen. Manche dieser heliophoben Pflanzen werden durch direktes Sonnenlicht sogar nach verhältnismäßig kurzer Zeit getötet, wie das z. B. von dem foliosen Lebermoos *Calypogeia (Kantia) trichomanis* seit langem bekannt ist. Die heliophilen Pflanzen aber fliehen das direkte Sonnenlicht nicht, sondern suchen es sozusagen auf, indem sie mit ihren Blättern dem Lauf der Sonne folgen. Ein Unterschied gegenüber dem oben erwähnten Verhalten von *Mesocarpus* besteht aber darin, daß die heliophilen Pflanzen bei Licht geringerer Intensität (zerstreutem Tageslicht) ebenso wie bei direktem Sonnenlicht Flächenstellung zeigen. Dabei ist besonders hervorzuheben, daß die heliophilen Pflanzen nicht solche sind, die durch ihre Blattbewegungen eine mangelhafte Lichtzufuhr zu verbessern suchen. Sie sind vielmehr alle Pflanzen, die an offenen, stark belichteten Standorten wachsen. Diesen sind sie angepaßt. Wie z. B. bei den thermophilen Bakterien die Kardinalpunkte der Temperatur höher liegen als bei den meisten anderen Organismen, so liegt offenbar für die heliophilen Pflanzen das Optimum der Lichtintensität wesentlich höher als bei den heliophoben. Sie werden jedenfalls durch direktes Sonnenlicht nicht (wie NEGER meinte) geschädigt. Es sind alle rasch wachsende, lebhaft transpirierende und assimilierende Pflanzen, deren Nichtberücksichtigung eine Einseitigkeit der neueren Ökologie war.

Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß es zwischen heliophilen und heliophoben Pflanzen eine Reihe von Übergängen gibt, die oben teilweise erwähnt wurden. Es ist auch ganz gut möglich, daß unter den Heliophilen solche sind, die nur morgens und abends, wenn die Intensität der Sonnenstrahlen eine geringere ist, die Blätter rechtwinklig zur Richtung der Sonnenstrahlen orientieren, mittags aber Profilstellung annehmen. So verhält sich z. B., freilich nicht ausgesprochen, *Mimosa pudica*, deren Blattfiedern ähnlich denen von *Mimosa invisa*¹⁾, bei intensiver Belichtung sich aufrichten können. Auch bei Wasserkulturen von *Vigna lutea* (die nicht sehr gut bewurzelt waren) trat die Profilstellung hervor. Leider habe ich versäumt, bei meinem letzten Aufenthalt in Buitenzorg, darauf zu achten, wie bei gesunden, gut bewurzelten Pflanzen die Stellung der Blattfiedern, namentlich der Endfieder, zu der Zeit ist, wenn die Sonne am höchsten steht.

Nehmen wir an, daß es Pflanzen gebe, deren Heliophilie sich nur bei niederem Stande der Sonne geltend macht, während bei hohem Profilstellung eintritt, so würden diese einigermaßen den typischen Kompaßpflanzen gleichen, sich aber von ihnen dadurch unterscheiden, daß sie ihre Stellung beständig ändern und auch das zerstreute Tageslicht durch Flächenstellung ausnützen können. Die echten Kompaßpflanzen (z. B. *Silphium laciniatum*) zeigen ja die Profilstellung in europäischen Gärten meist ohne die Nord-Süd-Richtung der Blattflächen aufzuweisen, welche von den stark belichteten nordamerikanischen Prärien angegeben wird. Diese wird also nur bei intensiver Belichtung auftreten und dann dieselbe Stellung der Blattflächen zur Morgen- und Abendsonne bedingen, wie sie die Heliophilen einnehmen.

Zum Schlusse mag noch erörtert werden, ob es heliophile Blüten gibt. J. WIESNER²⁾ hat in seiner Abhandlung „Die Stellung der Blüten zum

¹⁾ Vergl. die Abbildung in Goebel, Entfaltungsbewegungen. Fig. 247.

²⁾ Biolog. Zentr.-Bl., Bd. 21, 1909.

Lichte“ dies in Abrede gestellt. Er spricht die im vorstehenden als nicht allgemein zutreffend nachgewiesene Anschauung aus, „bei reichem Lichtzutritt braucht weder das Blatt noch die Blüte mit dem Lichte hauszuhalten. Lichtökonomie ist nur für solche Blätter und Blüten erforderlich, welche auf geringe Lichtmengen angewiesen sind. Der positive Heliotropismus ist der Behelf, durch welchen bei geringer Lichtmenge die Blüte dem Lichte sich zuwendet und den höchsten Grad der „Schaubarkeit“ erreicht, was für die Beziehung der Insektenwelt von Bedeutung ist“ (a. a. O. p. 805). Dementsprechend spricht er der „Sonnenrose“ („*tournesol*“) die oft behauptete Fähigkeit, dem Laufe der Sonne zu folgen, ab (a. a. O. p. 809) und sagt, es sei ihm nicht gelungen, eine Pflanze ausfindig zu machen, deren Blüten sich genau mit der Sonne wenden, obwohl z. B. die Blüten von *Ranunculus acris* an sonnigen Tagen nach Osten, vor Sonnenuntergang nach Westen gerichtet seien.

Wenn es heliophile Blüten bzw. Blütenköpfe gibt, so werden wir sie nach Analogie mit den heliophilen Blättern in Florengebiets mit viel Sonnenschein erwarten dürfen.

Tatsächlich gehören die Pflanzen, denen man derartige Blüten bzw. Blütenstände zugeschrieben hat, wie namentlich *Helianthus annuus*, Nordamerika, speziell der Prärieflora an. Freilich lauten die Angaben darüber ebenso verschieden wie über die demselben Gebiet angehörigen „Kompaßpflanzen“.

J. D. HOOKER¹⁾ teilt nach seinen Beobachtungen in den nordamerikanischen Prärien mit, daß *Silphium laciniatum* seine Blätter „in a vertical plane N. and S. (tolerably) conspicuously“ stelle; „of the big yellow flowered Compositae some certainly open towards the sun, but do not appear to me to follow it; they wriggle about (afterwards) according to the wind or their own inclinations“ Diese Angabe steht im Widerspruch mit einer späteren von J. D. HOOKER, in der es heißt „I may mention that I, on the same occasion, convinced myself that the flower heads of various of the great Helianthoid Compositae that grew in hosts on the prairie did follow the sun's motion in the heavens to a very appreciable degree, their morning and evening position being reversed.“ Dazu sei bemerkt, daß dieser Satz nur dann als erwiesen betrachtet werden könnte, wenn diese Umkehr der Orientierung an einem und demselben Blütenkopf nachgewiesen wird. Daß die Blütenköpfe von *Helianthus Nuttallii*, *annuus* und noch schöner die der *Laya elegans* sich morgens nach Osten wenden, habe auch ich beobachtet.

Es wurden einige Infloreszenzen freistehender Pflanzen bezeichnet und deren Verhalten an sonnigen Tagen beobachtet. Es zeigte sich, daß die von *Coreopsis tripteris* morgens nach Osten geneigt, mittags aufrecht waren, abends (allerdings nicht so stark) nach Westen sahen. Ähnlich war es bei *Laya elegans*, was Morgen und Mittag betrifft. Eine Westorientierung abends konnte deshalb nicht stattfinden, weil hier ein Baum Schatten gab. Es waren die Blütenköpfe wieder nach Osten gewendet — da dort die größere Helligkeit war — nur trat die Orientierung nicht so stark hervor wie morgens. Ich möchte also annehmen, daß es tatsächlich heliophile Blüten bzw. Blütenköpfe gibt. Im Gegensatz zu WIESNER möchte ich auch *Helianthus annuus*

¹⁾ Life and letters of Sir Josef Dalton Hooker. Vol. II, p. 212. The compassplant in Gardeners Chronicle 1881, p. 74, 1880. (Aus „Botanical Magazine.“)

hicher zählen. Wenigstens fand ich Pflanzen, die noch keine Blütenköpfe angelegt hatten, morgens deutlich nach Osten, abends nach Westen gerichtet — vorausgesetzt, daß die Temperatur hoch genug war und die Pflanzen freistanden. Es war die Bewegung freilich nicht so deutlich wie bei *Coreopsis tripteris*. Es läßt sich die Frage nach dem weiteren Vorkommen heliophiler Blüten in den meist sonnenarmen europäischen Sommern weniger leicht entscheiden als in der Heimat dieser Pflanzen. Sie darf also einer erneuten Prüfung empfohlen werden. Daß die genannten Blütenköpfe aus ihrer Heliophilie einen besonderen Vorteil ziehen, scheint mir nicht wahrscheinlich. Sie sind auch ohnedies durch ihre leuchtend gelben Randblüten auffallend genug und die Drehung nach der Sonne findet ja schon vor dem Aufblühen statt. Unserem europäischen „Niflheim“ entspricht es ja auch, daß dort nur wenige Pflanzen als heliophile bezeichnet werden können, während es deren in sonnenreicheren Ländern, wie die oben gegebene, gewiß sehr unvollständige Übersicht zeigt, eine ganze Anzahl gibt. Darum mag es auch begründet sein, daß europäische Botaniker es waren, die den Pflanzen die Heliophilie ganz abgesprochen haben, ungedenk der alten Wahrheit Mohammeds: „Das Paradies hat tausend Tore.“

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Palaeobiologica](#)

Jahr/Year: 1928

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Heliophile Pflanzen. 79-86](#)