

Mittheilungen.

69. Oscar Schmidt: Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion.

Eingegangen am 4. Dezember 1883.

In der Zeit vom April 1882 bis zum Sommer 1883 stellte ich unter Leitung des Herrn Professor Schwendener im botanischen Institut der Berliner Universität Untersuchungen an, welche mir über die Natur der heliotropischen Bewegungen der Pflanzentheile und über das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe näheren Aufschluss geben sollten.

Bevor ich die Resultate meiner Beobachtungen mittheile, sei es mir gestattet, in Kürze auf die wichtigeren neueren Ansichten über die Mechanik des Heliotropismus kritisirend einzugehen.

Frank¹⁾, welcher zuerst das Zustandekommen der Lichtlage der Blätter zum Gegenstand eines eingehenden Studiums gemacht hat, gelangte behufs Erklärung desselben zur Annahme einer Polarität der Zellmembranen. Er ging von der falschen Voraussetzung aus, das Zustandekommen der transversalen Lage der Blätter sei ganz allgemein als Wirkung einer einzigen Kraft (des Lichtes) aufzufassen, obgleich es a priori nicht entschieden war, ob die übrigen das Wachsthum der Pflanzen beeinflussenden Kräfte, deren Wirkungen an transversalheliotropischen nicht minder als an anderen Organen zur Geltung kommen, nicht etwa an dem Hervorbringen der Lichtlage theilhaftig sind.

Frank nahm ferner an, dass die sog. heliotropischen Drehungen durch eine direkte Einwirkung des Lichtes auf die sich tordirenden Theile zu Stande kommen. Den näheren Grund für diese Bewegungen glaubte er in einer durch das Licht bewirkten Begünstigung des Wachsthums der peripherischen Schichten zu erblicken, während er gleichzeitig ein vermindertes Wachsthum in dem centralen Theile und ein intermediäres Verhalten der dazwischen liegenden Gewebspartien annahm. Die Richtigkeit dieser Voraussetzungen zugestanden, würde die Erklärung vom mechanischen Standpunkte aus als berechtigt bezeichnet

1) Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig 1870.

werden müssen; jedenfalls aber hätte Frank, wenn seine Vorstellung auf den Werth einer mechanischen Erklärung Anspruch machen sollte, den experimentellen Nachweis für die Richtigkeit seiner Voraussetzungen beibringen müssen. Angesichts der Thatsache aber, dass die heliotropischen Krümmungen in einem begünstigten Längenwachsthum der Schattenseite einseitig beleuchteter Organe ihren Grund haben, muss die Frank'sche Voraussetzung, dass das Licht das Wachsthum der verschiedenen concentrischen Schichten eines cylindrischen Pflanzenorgans in ungleichem Grade beeinflusse, als unbegründet bezeichnet werden. Die Möglichkeit, dass auch die sog. heliotropischen Torsionen durch eine infolge unsymmetrischer Ausbildung herbeigeführte ungleiche Belastung der Organe hervorgerufen werden könnten, hat Frank nicht erörtert.

Der von Frank gemachte Versuch einer Erklärung des transversalheliotropischen Verhaltens der Blattorgane wurde von Hugo De Vries¹⁾ einer eingehenden Kritik unterworfen. Es wird Frank der Vorwurf gemacht, dass er die Erscheinungen der Epinastie und Hyponastie bei seinen Versuchen nicht berücksichtigt und dass er den Einfluss einseitiger Beleuchtung, sowie die durch Belastungsverhältnisse bedingten Veränderungen einer experimentellen Prüfung nicht unterzogen habe. Die Unrichtigkeit der Frank'schen Voraussetzungen beruhe auf den unberechtigten Annahmen, dass „jedesmal nur eine äussere Kraft ausschliesslich die zu erreichende Richtung bestimmt“²⁾, und dass überall diese äussere Kraft direkt auf die sich krümmenden oder tordirenden Theile einwirke. De Vries weist darauf hin, dass das Gewicht der Blattspreite häufig Krümmungen der Stiele und, im Falle ungleicher Belastung beider Seiten, Torsionen hervorzurufen im Stande sei; er betont, dass wir in vielen Fällen die Torsionen der Pflanzenorgane allein als eine Wirkung des Eigengewichts aufzufassen haben und ist geneigt, die an transversalheliotropischen Organen gelegentlich vorkommenden Drehungen auf Rechnung der Belastungsverhältnisse zu setzen. Eine experimentelle Begründung dieser Ansicht brachte er jedoch nicht bei. Die Torsionen der Internodien von Pflanzen mit decussirter Blattstellung, welche Frank durch die Annahme einer direkten Einwirkung der Schwere auf die Internodien zu erklären versuchte, führte De Vries unzweifelhaft auf die Wirkung des Eigengewichts der Blätter zurück.

Die Frage nach dem Zustandekommen der fixen Lichtlage hat De Vries behufs experimenteller Untersuchung sich nicht vorgelegt. Ueberhaupt schreibt dieser Autor dem Lichte bei Erreichung der Lichtlage nur einen geringen Einfluss zu und sucht die Thatsache einer mathe-

1) Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile in Sachs' Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg, I, p. 223 (1871).

2) p. 237.

matisch genau bestimmten Abhängigkeit der Lage der Blattorgane von der Einfallrichtung des Lichtes in Abrede zu stellen. Lasse man den Transversalheliotropismus gelten, so könne man mit demselben Recht auch von einem 45°-Heliotropismus und dergleichen sprechen.

Gegenüber diesen Behauptungen braucht man nur auf die zahlreichen von Frank angeführten Fälle einer genau senkrechten Einstellung der Flächenorgane gegen das einfallende Licht zu verweisen. Wenn De Vries hinsichtlich des von Frank constatirten abweichenden Verhaltens von *Polygonum aviculare* und *Lysimachia Nummularia* behauptet, dass wir zur Erklärung der ausgesprochenen Lichtlage von *Polygonum* keiner besonderen Kraft bedürfen, dass wir es vielmehr in beiden Fällen nur mit einer Erscheinung des negativen Heliotropismus zu thun haben und dass der Grund, weshalb die eine Pflanze in der günstigen Lichtlage verharre, die Blätter der andern aber unter Umständen diese Lage überschreiten, allein auf ungleicher Biegungsfähigkeit der Stengel beider Pflanzen beruhe, — so giebt er hiermit eine Erklärung, die jeder experimentellen Begründung entbehrt. De Vries zeigt nur, wie die Blätter unter dem Einfluss aller auf dieselben wirkenden Kräfte plagiotrop werden. Eine Erklärung, weshalb ihnen durch das Licht eine ganz bestimmte Lage aufgenöthigt wird, vermag er uns nicht zu geben.

Es mag erwähnt werden, dass Leitgeb in seinen Untersuchungen über die Keimung der Lebermoossporen¹⁾ auf das streng transversalheliotropische Verhalten der Keimscheibe derselben aufmerksam macht.

Sachs, welcher sich mit der Frage nach dem Zustandekommen der fixen Lichtlage der Laubblätter zwar nicht beschäftigt, dagegen die Beziehungen zwischen dem Plagiotropismus²⁾ der *Marchantiasprosse* und der Richtung des einfallenden Lichtes klarzulegen versucht hat, spricht auf Grund seiner Beobachtungen die Meinung aus, dass man dem Lichte beim Erreichen der fixen Lage der Laubsprosse von *Marchantia polymorpha* keinen massgeblichen Einfluss einräumen dürfe. Vielmehr nimmt er an, dass die verschiedenen Richtungen derselben ein Ausdruck seien für die Lagen, in welchen die betreffenden Organe unter dem Einfluss aller äusseren Kräfte sich im Gleichgewicht befinden. Auch dies ist eine Annahme, die eines experimentellen Beweises nicht fähig sein dürfte.

Durch zahlreiche Beobachtungen an Culturen von Marchantiaceen, welche ich bei einseitiger Beleuchtung erzog, habe ich die Ueberzeugung gewonnen, dass die senkrechte Einstellung der Thalluslappen gegen das

1) Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte, Separat-
abdruck aus den Sitzb. der k. Acad. d. Wiss. zu Wien, 1876.

2) Ueber orthotrope und plagiotope Pflanzentheile, in „Arb. des bot. Inst. in
Würzburg“, Bd. II.

Licht regelmässig erfolgte. Neigte ich — nachdem die fixe Lichtlage erreicht war — die Schalen, welche die Culturen trugen, unter bestimmten Winkeln gegen die Quelle einseitiger Beleuchtung, so konnte ich nach Verlauf einiger Tage beobachten, dass die Sprosse sich wiederum genau transversal zum einfallenden Lichte gestellt hatten. Bei genügender Vergrösserung des Neigungswinkels hatten die fortwachsenden Enden der Thalluslappen sich vollständig vom Substrat abgehoben, sodass die negativ heliotropischen Würzelchen frei in den Raum hinausragten. Die Thatsache, dass nach Sachs die Laubsprosse von *Marchantia* bei einer geringeren Lichtintensität eine ausgesprochene Lichtlage nicht annehmen, berechtigt uns nicht zu der Behauptung, dass dieselben auch unter den gewöhnlichen, normalen Vegetationsbedingungen keine bestimmte fixe Lage zum Licht erreichen. Aus Sachs' Bemerkung, dass die *Marchantia*-Sprosse, als sie dieses abnorme Verhalten zeigten, weit hinter ihrer normalen Entwicklung zurückblieben, geht hervor, dass die Vegetationsbedingungen für diese Pflanze in dem betreffenden Versuche offenbar nicht normal waren.

Es erübrigt schliesslich noch eine nähere Erörterung der von Wiesner in seinem 1878 erschienenen Werke¹⁾ entwickelten Vorstellung von dem Zustandekommen der heliotropischen Bewegungen und der fixen Lichtlage der Blätter. Während Wiesner im Allgemeinen mit der De Vries'schen Widerlegung des Transversalheliotropismus sich einverstanden erklärt und während er zugiebt, dass man einen Theil der an Pflanzenorganen vorkommenden Drehungen als Wirkungen des Eigengewichts anzusehen habe, hebt er ausdrücklich hervor, dass man in vielleicht ebenso vielen Fällen für das Zustandekommen von Torsionen die Wirkung des Lichtes in Anspruch nehmen müsse. In seinen Bemerkungen über „heliotropische Torsionen der Stengel“ heisst es: „Auf heliotropische Bewegungen sind die Drehungen einseitig beleuchteter *Campanula*-Stengel (*C. Trachelium*, *rapunculoides*, *persicifolia* u. A.) zurückzuführen. Die Internodien der heliotropisch vorgeneigten Stengel werden hier durch das Gewicht der nach dem Lichte strebenden Blätter gedreht. Auch an einseitig beleuchteten Laubtrieben (z. B. bei *Cornus mas*) werden die Internodien nicht nur durch die von den Blättern ausgehende Belastung, sondern häufig genug durch heliotropische Ortsveränderungen der Blätter gedreht.“²⁾

Hinsichtlich des Zustandekommens der fixen Lichtlage der Blätter erkennt Wiesner die Unzulänglichkeit aller bisher beigebrachten Erklärungsversuche an und entwickelt in geistreicher Weise seine eigene Vorstellung über die Mechanik dieses Problems. Er gelangt zu dem Resultat: „Das anfänglich geotropisch aufstrebende Blatt kommt durch

1) Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, Wien 1878.

2) II, p. 38.

negativen Heliotropismus in die günstigste Lichtlage und wird in dieser festgehalten, weil bei der nunmehr herrschenden stärksten Beleuchtung die Bedingungen für die negativ geotropische (und vielleicht auch für die diese letztere unterstützende positiv heliotropische) Aufrichtung die möglichst ungünstigsten sind.“¹⁾ Ausdrücklich aber hebt der Verfasser hervor, dass das Gewicht des Blattes und der positive Heliotropismus beim Zustandekommen der fixen Lichtlage nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Abgesehen davon, dass die Fälle, an denen Wiesner seine Vorstellung über das Zustandekommen der Lichtlage entwickelt, zu einfach sind, als dass die an denselben angestellten Betrachtungen sich auf alle andern in der Natur vorkommenden Stellungs- und Beleuchtungs-Verhältnisse übertragen liessen, so entbehrt diese Hypothese doch jeder experimentellen Begründung und steht mit wenigen sogleich zu betrachtenden Thatsachen in offenbarem Widerspruch.

Ich gehe zur Mittheilung meiner eigenen Beobachtungen über.

Ausgehend von der Ueberlegung, dass die Wirkung des Lichtes sich in einer Begünstigung des longitudinalen Wachsthums der Schattenseite einseitig beleuchteter Organe äussert, schien es eine einfache Forderung der Mechanik zu sein, dass man dem Lichte die Fähigkeit zuschreibe, Krümmungen der Organe, nicht aber Torsionen derselben hervorzurufen. Von diesem Gesichtspunkte aus durfte dann auch die Annahme, dass auch die sog. heliotropischen Torsionen sich auf die Wirkung von Drehungsmomenten, also auf Belastungsverhältnisse werden zurückführen lassen, für wahrscheinlich gehalten werden.

Da es sich darum handelte, zu ermitteln, welche Bewegungen allein durch das Licht hervorgerufen werden, so war es nöthig, zur Vermeidung jedes Missverständnisses bei der Beurtheilung der Bewegungen, das Eigengewicht und den Geotropismus zu eliminiren. Dieser Zweck wurde dadurch erreicht, dass ich die Versuchsobjekte auf einem, nach der Angabe Pfeffers construirten Klinostaten um die horizontale Achse rotiren liess. Da die Klinostaten mit einer Tragkraft von mehreren Kilogramm ausgerüstet waren, so konnte ich die Versuchspflanzen mit den Töpfen, in welchen sie erwachsen waren, auf die Apparate bringen. Dadurch war es möglich, die Pflanzen während der häufig langwierigen Versuche frisch zu erhalten. Sämmtliche Versuche wurden in der Dunkelkammer des Instituts, und zwar ausschliesslich bei einseitiger Beleuchtung ausgeführt.²⁾

War die Annahme, dass die sog. heliotropischen Torsionen unabhängig vom Lichte und allein infolge von ungleicher Belastung zu

1) II, p. 58.

2) In Bezug auf die nähere Beschreibung der Versuche, sowie der Vorsichtsmassregeln, welche beobachtet wurden, muss ich auf meine Inaugural-Dissertation verweisen.

Stände kommen, richtig, so durfte an den Pflanzen, welche auf dem Klinostaten der Wirkung der Schwerkraft entzogen waren, keine Drehungen entstehen. Um ein Mittel zu gewinnen, etwaige Torsionen bequem und deutlich wahrzunehmen, wählte ich Pflanzen, deren Blätter mit möglichst langen Stielen versehen waren. In dieser Hinsicht bewährte sich am meisten *Phaseolus multiflorus*, und deshalb habe ich den weitaus grössten Theil meiner Versuche mit dieser Pflanze angestellt. Zwar sind die Blattstiele und Stengel derselben nur in sehr geringem Grade für Lichtreize empfindlich; in um so grösserem Maasse sind aber die unteren und oberen Blattpolster mit dieser Fähigkeit ausgestattet. Da *Phas. multiflor.* als Keimpflanze opponirte Blätter besitzt, und ich fast ausschliesslich mit Keimpflanzen experimentirte, an denen noch nicht mehr als die beiden ersten Blätter entwickelt waren, so war es leicht, die Pflanze in bestimmter Weise gegen das einseitig auffallende Licht einzustellen. Die Stellung, in welcher die Insertionsebene der Blätter der Einfallsrichtung der Lichtstrahlen parallel verlief, mag als Flankenstellung bezeichnet werden, als Normalstellung dagegen diejenige Art der Einstellung, bei welcher die Insertionsebene von den Lichtstrahlen in normaler Richtung getroffen wurde. Zu Anfang jedes Versuches wurde die dem Lichte zugekehrte Seite der Stengel und Blattstiele in Entfernungen von etwa 10 zu 10 *mm* mit Tusche markirt. Etwaige Torsionen mussten sich durch Abweichen einzelner Punkte von der Geraden oder durch Uebergehen der letzteren in eine Spirale zu erkennen geben. Die Klinostaten waren von Anfang bis zu Ende des Versuchs ununterbrochen im Gange.

Gleichzeitig mit jedem auf dem Klinostaten angestellten Versuch wurde behufs Vergleichung ein gleichaltes Exemplar von *Phas. multiflor.*, welches hinsichtlich seiner Grösse und äusseren Entwicklung dem ersten möglichst conform war, unter denselben physikalischen Bedingungen frei exponirt, so dass Eigengewicht und Geotropismus unbehindert ihren Einfluss auf dasselbe geltend machen konnten. Das Resultat dieser Versuche kann kurz in folgender Weise ausgedrückt werden: Während an den frei exponirten Exemplaren in fast jedem einzelnen Falle Torsionen der Blattstiele wahrgenommen wurden, wurde an den durch Rotation der Wirkung der Schwere entzogenen Pflanzen in keinem Falle eine Drehung der Blattstiele beobachtet. Da, abgesehen von Belastung und Geotropismus, die äusseren Bedingungen für die frei exponirten und rotirenden Pflanzen genau die nämlichen waren, so konnte das Ausbleiben der Torsionen auf dem Klinostaten nur in dem Fehlen der Schwerkraft seinen Grund haben.

Hinsichtlich der an den frei exponirten Pflanzen beobachteten Drehungen mag bemerkt werden, dass dieselben in jedem einzelnen Falle durch die herrschenden Belastungsverhältnisse sich erklären liessen. Von diesem Gesichtspunkte aus findet auch die von Frank betonte

„unerklärliche Fähigkeit, dass ein und dasselbe Glied je nach Bedürfniss hier rechts-, dort linksum, nämlich auf dem kürzesten Wege, sich um seine Achse drehen kann“¹⁾, ihre Erklärung. Da nämlich die beiden opponirten Blätter von *Phas. multiflor.* in den meisten Fällen vollkommen symmetrisch entwickelt sind, so dass das eine fast genau das Spiegelbild des andern darstellt, so wird, wenn z. B. bei einer in Normalstellung befindlichen Pflanze die vordere Hälfte des linken Blattes stärker entwickelt ist, als die hintere Hälfte, auch bei dem opponirten Blatte die entsprechende, also ebenfalls vordere Hälfte kräftiger entwickelt sein. Da nun die durch die ungleiche Entwicklung beider Blatthälften gebotene Ungleichheit der Belastung massgebend ist für die Drehungsrichtung, so muss nothwendigerweise das an der rechten Seite des Stengels inserirte Blatt sich rechtsum, das opponirte Blatt aber linksum drehen.

Dieselben Resultate erhielt ich auch mit *Phas. vulgaris*, *Vicia Faba*, mit jungen Keimpflanzen und Laubsprossen von *Aesculus hippocastanum* und *Acer platanoides*.

Es darf somit als experimentell erwiesen betrachtet werden, dass das Licht nur Krümmungen, nicht aber Drehungen der Pflanzenorgane bewirken kann, und dass die sog. heliotropischen Torsionen wie viele andere in der Pflanzenwelt auftretende Torsionserscheinungen in Belastungsverhältnissen ihren Grund haben.

Diese Thatsache ist hinsichtlich des Zustandekommens der Lichtlage von durchgreifender Bedeutung und, wie sogleich gezeigt werden soll, müssen wir vielmehr — entgegen der Meinung Wiesners — gerade in den Belastungsverhältnissen eine der wesentlichsten Kräfte erblicken, welche der Pflanze zum Erreichen einer möglichst günstigen Lichtlage zur Verfügung stehen.

Aus den Beobachtungen, welche bei einseitiger Beleuchtung an frei exponirten und auf dem Klinostaten rotirenden Pflanzen gewonnen wurden, ging hervor, dass zum Zustandekommen der günstigen fixen Lichtlage der Blätter unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen (Normalstellung) die Wirkung von Drehungsmomenten unbedingt erforderlich ist. Dagegen lehrten die Versuche, dass in allen Fällen, in welchen die günstige Lichtlage allein durch Krümmungen der Organe zu Stande kommen konnte (Flankenstellung), auch auf dem Klinostaten unter Ausschluss der Schwerewirkung diese Lage erzielt wurde. Während daher bei den in Normalstellung rotirenden Pflanzen die günstige fixe Lichtlage sich niemals herausbildete, war es bei den frei exponirten Pflanzen für das Zustandekommen der günstigen Lage ohne Bedeutung, ob dieselben in der Flanken- oder Normalstellung dem einseitigen Lichte ausgesetzt waren. In beiden Fällen stand ihnen die Schwerkraft zu Gebote, und mit ihrer Hülfe erlangten denn auch die Blätter allemal eine günstige fixe Lichtlage.

1) p. 73.

Angesichts dieser Thatsache sind wir genöthigt, der Wirkung des Eigengewichtes hinsichtlich des Zustandekommens der günstigen Lichtlage der Laubblätter eine grössere Bedeutung einzuräumen, als dies bisher bei den verschiedenen Erklärungsversuchen geschehen ist. Wiesner's Ansicht, nach welcher die fixe Lichtlage der Blätter fast ausschliesslich infolge der Gegenwirkung von negativem Heliotropismus und negativem Geotropismus zu Stande komme, während der Wirkung des Eigengewichts nur eine untergeordnete Rolle hierbei zufalle, dürfte bei genügender Würdigung der Belastungsverhältnisse sich als unhaltbar erweisen. Auch dem positiven Heliotropismus legt Wiesner beim Erlangen der Lichtlage nur eine untergeordnete Bedeutung bei, und doch erreichen die an sich heliotropisch wenig empfindlichen Blattstiele von *Phaseolus*, *Aesculus* u. A. allein infolge von positiv heliotropischer Einwirkung des Lichtes auf die unteren Gelenkpolster eine zur Einfallrichtung der Lichtstrahlen parallele Stellung.

Wenn auch die Ansicht über die Bedeutung der einzelnen Kräfte beim Zustandekommen der Lichtlage durch die mitgetheilten Thatsachen eine Berichtigung gefunden hat, so bleibt darum das Problem einer mechanischen Erklärung der Lichtlage in Bezug auf seinen wichtigsten Punkt noch ungelöst. Weshalb werden die Bewegungen sistirt, sobald das Blatt in dieser bestimmten Weise sich gegen das Licht orientirt hat? Weshalb wirken die Drehungsmomente nicht weiter und bringen dasselbe nicht vielmehr in eine lothrechte Lage? Die Beobachtung, dass im Verlauf der Bewegungen der Hebelarm häufig eine Verkürzung erfährt, wodurch nothwendig die Wirkung des Drehungsmomentes beeinträchtigt werden muss, und die Ueberlegung, dass die inneren Widerstände eines tordirten Organes der Torsionskraft entgegenwirken, lassen es uns im einzelnen Falle oft wohl begrifflich erscheinen, dass dem Fortschreiten der Bewegungen eine Grenze gesetzt wird. Die Thatsache aber, dass das Sistiren der Bewegungen jedesmal zu einem Zeitpunkt erfolgt, wo die Oberfläche der Blätter zur Einfallrichtung des Lichtes in einer geometrisch bestimmten Beziehung steht, nöthigt uns offenbar, dem Lichte irgend einen noch unbekanntem und zwar massgeblichen Einfluss beim Erreichen der fixen Lichtlage zuzuschreiben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Oscar

Artikel/Article: [Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. 504-511](#)