© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Mittheilungen.

28. H. Ambronn: Ueber heliotropische und geotropische Torsionen.

(Vorläufige Mittheilung.)

Eingegangen am 1. Mai 1884.

Die Frage, ob Licht oder Schwerkraft unter gewissen Umständen Torsionen hervorrufen können, ist bis jetzt nur wenig erörtert worden. Allerdings sprechen viele Botaniker von „heliotropischen Torsionen", ohne jedoch zu erklären, in welcher Weise eine einseitig wirkende Kraft ein Torsionsmoment herbeiführen kann.

Meines Wissens hat bis jetzt nur Frank[1]) versucht, theoretisch nachzuweisen, dass durch den Einfluss des Lichtes allein in gewissen Organen Torsionen stattfinden können. Er sagt, dass die peripherisch liegenden Schichten am stärksten, die centralen am wenigsten wachsen und dass in Folge dessen Torsionen stattfinden müssten, die Richtung der Torsionen würde dann, wenn man keine weiteren Annahmen macht, bald rechts bald links sein, je nach dem zufälligen ersten Anstosse. Er nimmt deshalb eine Polarität der Zellhäute an, um die constante Richtung der Torsion zu erklären. Abgesehen davon, dass die Annahme einer solchen Polarität ungerechtfertigt ist, würde die Frank'sche Erklärung mechanisch richtig sein, wenn die Bedingungen für eine solche Verschiedenheit des Wachsthums concentrischer Schichten bei einseitiger Beleuchtung wirklich vorhanden wären. Schmidt[2]) hat schon mit Recht auf diesen Mangel der Frank'schen Erklärung hingewiesen; derselbe betont gegenüber der Frank'schen Auffassung ausdrücklich, dass das Licht überhaupt keine Torsionen, sondern nur Krümmungen in heliotropischen Organen hervorrufen könne. In ähnlichem Sinne haben sich auch bereits Nägeli und Schwendener im Mikroskop[3]), allerdings ganz allgemein ohne specielle Bezugnahme auf Licht und Schwerkraft ausgesprochen. Die beiden letztgenannten Forscher geben die Mög

1) Ueber die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen etc. Leipzig. 1870. S. 79 ff.

2) Das Zustandekommen der fixen Lichtlage blattartiger Organe durch Torsion. Berlin 1883. Inaug. Diss.

3) S. 417.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lichkeit einer Torsion zu, wenn die Intensität des Wachsthums von der geförderten Seite eines Organes nach der gegenüberliegenden in einem anderen als arithmetischen Verhältnisse abnehme. Diese Auffassung ist mechanisch richtig, aber sie würde ebenfalls, wenn in der Pflanze solche Verhältnisse einträten, nicht eine bestimmte Torsionsrichtung erklären, sondern die letztere könnte nur durch einen zufälligen Anstoss erzeugt werden. Dass aber die Torsionsrichtungen, die hier wenigstens zum Theil in Frage kommen, in den Pflanzen ganz bestimmte sind, ist schon oft genug bestätigt worden. Bringt man eine Pflanze mit opponirt stehenden Blättern in eine Lage, in der das Licht senkrecht zur Insertionsebene der beiden Blätter einfällt, so findet in dem Blattstiele der einen Seite Links- in dem der anderen Seite Rechtsdrehung statt. Es müsste also in solchen Fällen der zufällige Anstoss immer in einer von dem Einfallswinkel der Lichtstrahlen bestimmten Richtung stattfinden. Diese Annahme wird sich aber, wie ich glaube, kaum rechtfertigen lassen.

Um die Drehungen der Blattstiele zu erklären, hat man deshalb andere Einflüsse angenommen, so z. B. das Eigengewicht der Blattspreite. Schmidt und vor ihm schon de Vries und Andere haben nachzuweisen gesucht, dass das Eigengewicht der Blattspreite ein wesentlicher Faktor für das Zustandekommen der günstigsten Lichtlage der Blätter und der damit in vielen Fällen verbundenen Drehungen der Blattstiele sei. Dass die Belastung des Stieles durch die Spreite unter gewissen Umständen eine Torsion der ersteren herbeiführen kann, ist jedenfalls sicher; ob aber das Gewicht der Spreite wirklich dazu ausreicht und ob die eintretenden Torsionen ausschliesslich durch diese Belastung bedingt werden, ist nicht entschieden. Schmidt hat die Wirkung des Eigengewichts dadurch zu eliminiren gesucht, dass er die Versuchspflanzen um eine horizontale Achse rotiren liess; er giebt an, dass bei dieser Versuchsstellung die Drehungen der Blattstiele, welche bei aufrecht stehenden Vergleichspflanzen stattgefunden hatten, nicht eingetreten wären. Eigene Versuche haben mir jedoch gezeigt, dass bei manchen Pflauzen, z. B. bei *Coleus*-Arten, eine Drehung des Blattstiels in Folge einseitiger Beleuchtung auch dann noch stattfindet, wenn man die Wirkung des Eigengewichtes der Spreite durch Contrebalancirung ausschliesst. Bei den Versuchen, die ich anstellte, war sogar stets das contrebalancirende Gewicht etwas grösser als das der Blattspreite, so dass eigentlich eine entgegengesetzte Drehung hätte auftreten müssen, trotzdem erfolgten die Torsionen der Stiele immer in der Weise, dass die Blattspreite in eine günstige Lichtlage gelangte. Genaueres über diese Versuche werde ich später mittheilen, ich wollte hier nur kurz darauf hinweisen, um zu zeigen, dass das Eigengewicht der Spreite, in manchen Fällen wenigstens, kein wesentlicher Factor für das Zustandekommen der Torsionen an den Blattstielen ist. Es

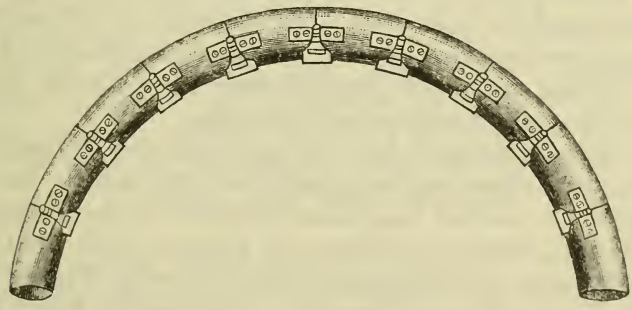
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fragt sich nun, ob das Licht allein im Stande ist, diese Torsionen herbeizuführen.

Ich will in dieser kurzen Mittheilung die Frage nicht speciell mit Rücksicht auf die Blattstiele erörtern, sondern ganz allgemein die Möglichkeiten in Erwägung ziehen, bei denen einseitig wirkende Beleuchtung oder die Schwerkraft Torsionen hervorrufen können. Ich will dabei der Einfachheit halber die Annahme machen, dass die Wachsthumsintensität von der geförderten Seite nach der gegenüberliegenden stetig und in einem arithmetischen Verhältnisse abnimmt.

Man kann rein theoretisch mehrere Möglichkeiten annehmen, bei denen unter dem Einfluss von Licht oder Schwerkraft in cylindrischen oder nahezu cylindrischen Organen Torsionen stattfinden müssen, aber nur zwei derselben finden sich, wie ich glaube, in der Pflanze verwirklicht. Denkt man sich ein bogenförmig gekrümmtes wachsthumsfähiges Internodium oder einen ebensolchen Blattstiel in der Weise dem Lichte ausgesetzt, dass die Strahlen senkrecht zur Krümmungsebene des Organes einfallen, so muss die zustandekommende Krümmung in einer anderen Ebene liegen wie die früher vorhandene. Damit ist nothwendigerweise zunächst eine scheinbare Torsion verbunden und zwar deshalb, weil die im Wachsthum geförderte Längszone nach der convexen Seite des nunmehr entstehenden stärker gekrümmten Körpers rückt. Man kann sich diese scheinbare Torsion leicht an einem Modell klar machen: man schneidet einen bogenförmig gekrümmten Stab in kleine etwa zolllange Stücke und verbindet diese untereinander mit Charnieren, welche sich feststellen lassen; die Charniere müssen so angebracht sein, dass alle nach derselben Seite gehen und eine Krümmung der einzelnen Stücke gegen einander zulassen, deren Richtung zur Ebene der bereits vorhandenen Krümmung senkrecht steht, etwa wie in beistehender Fig. 1. Hat man auf der den Charnieren gegenüber

Fig. 1.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

liegenden Seite — die also der im Wachsthum geförderten Seite entspricht — eine schwarze Linie angebracht und krümmt man nun die einzelnen Glieder gegeneinander etwa unter einem Winkel von 30 °, wobei das Anfangsglied in seiner ursprünglichen Lage bleibt, so sieht man, dass die schwarze Linie von der untern Seite schon etwa im 4. Gliede nach aussen und im 7. nach oben gerichtet ist.

Dass bei einer solchen Krümmung wiederum ein kreisförmig-gebogener und nicht etwa ein schraubenlinig gekrümmter Körper herauskommt, wird aus folgender Ueberlegung klar werden: Lässt man jedes kleinste Bogenstück eines Kreisbogens um den Radius als Achse gegen das benachbarte um einen constanten Winkel sich krümmen, so muss die zustandekommende Curve wiederum ein Kreisbogen sein, der aber in einer anderen Ebene liegt und einen kleineren Radius besitzt. Mit anderen Worten: Jeder Kreisausschnitt wird, wenn man ihm einrollt zu einen Kegelmantel und der den Ausschnitt begrenzende Bogen wird dabei zur Basis des Kegels, d. h. wiederum zu einen Kreisbogen.

Hieraus geht auch sofort hervor, wie sich der weitere Verlauf der schwarzen Linie, der allerdings für unsere Frage zunächst von keiner Bedeutung ist, gestalten wird.

Ganz ähnlich wie das beschriebene Modell wird sich ein gekrümmtes Organ verhalten, welches in eine solche Lage gebracht wird, dass Licht oder Schwerkraft senkrecht zur Krümmungsebene wirkt. Lässt man z. B. einen Keimling von *Helianthus annuus* sich geotropisch aufwärts krümmen und dreht ihn, nachdem die Krümmung stattgefunden hat, um 90°, so kann man dabei die scheinbare Torsion sehr gut verfolgen, wenn man zwei feine Glasfäden oder dergl. an demselben so befestigt, dass sie, bevor die zweite Krümmung eintritt, in einer Ebene und parallel mit einander liegen. Zwischen den beiden Fäden muss natürlich die krümmungsfähige Zone des hypocotylen Gliedes liegen. Schon nach 2 Stunden etwa sieht man deutlich, wie der obere Glasfaden eine Drehung erfahren hat, so dass sich nunmehr keine Ebene mehr durch beide Fäden zugleich legen lässt. Die Richtung der scheinbaren Torsion ist nothwendigerweise der des Bogens entgegengesetzt. Wäre also die Richtung der ursprünglichen Krümmung von rechts nach links, so ist die scheinbare Torsion eine rechtsläufige.

Wir haben es demnach hier mit einer ähnlichen Torsion zu thun, wie sie an einem schraubenlinig gekrümmten Stab auftritt, bei dem die Krümmungen um eine zur Längsachse senkrechte Achse erfolgen. (Vgl. Schwendener, Ueber das Winden der Pflanzen Berlin 1881.)

Nachdem nun, gewissermassen durch den ersten Eingriff der wirkenden Kraft, ein stärker gekrümmter und in anderer Ebene liegender Bogen mit scheinbarer antidromer Torsion entstanden ist, liegt jetzt, wenn das betreffende Organ in derselben Lage bleibt, eine andere Zone nach unten. Die nunmehr im Wachsthum geförderte Partie ist nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mehr eine Längslinie, sondern eine um das Organ links verlaufende Schraubenlinie. Es würde hier zu weit führen, wenn ich theoretisch die daraus folgenden Veränderungen genauer auseinander setzen wollte; ich will vorläufig nur den Punkt betonen, dass bei weiterem Einwirken der Schwerkraft eine wirkliche aber diesmal homodrome Torsion erfolgen kann, da wie schon gesagt wurde, die Zone stärksten Wachsthums eine links verlaufende Schraubenlinie bildet. Wenn an einem cylindrischen Organ eine schraubenlinig verlaufende Zone ein stärkeres Ausdehnungsbestreben zeigt als die übrigen, so können zwei Fälle eintreten, entweder tritt Krümmung in verschiedenen Ebenen ohne Torsion ein, wenn die übrigen Partien diesen Krümmungen keinen Widerstand entgegensetzen, oder es findet wirkliche Torsion statt, wenn ein solcher Widerstand vorhanden ist; allerdings werden in dem letzteren Falle auch noch Krümmungen zu Stande kommen.

Macht man den obigen Versuch in der Weise, dass man den bereits gekrümmten und um 90° gedrehten Keimling nur so lange in der horizontalen Lage lässt, bis die neue Krümmung inducirt ist, (bei *Helianthus* etwa eine Stunde) und ihn dann der weiteren Wirkung der Schwerkraft durch Rotation um eine horizontale Achse entzieht, so findet man nur die scheinbare antidrome Torsion, nachdem die zweite Krümmung beendet ist. Vergleicht man einen auf diese Weise behandelten Keimling mit einem solchen, der längere Zeit in derselben Lage war, bei dem also die Schwerkraft fortwährend wirkte, so tritt die Verschiedenheit sofort hervor; was ja übrigens auch von vornherein zu erwarten ist.

Ganz dasselbe was im Vorstehenden über die Einwirkung der Schwerkraft gesagt wurde, gilt natürlich auch für den Fall der einseitigen Beleuchtung. Wir haben also gesehen, dass durch Licht sowohl wie durch die Schwerkraft an bogenförmig gekrümmten Organen scheinbare und unter gewissen Bedingungen als Folge dieser auch wirkliche Torsionen eintreten müssen. Die Bedeutung dieser Torsionen für das Zustandekommen der günstigen Lichtlage der Blätter ist wahrscheinlich eine sehr geringe; denn einmal sind die Blattstiele selten bogenförmig gekrümmt und zweitens ist diese Krümmung, wenn sie überhaupt vorhanden, meistens mit ihrer Concavität nach oben gerichtet, so dass bei seitlicher Beleuchtung gerade die umgekehrte Lage der Blätter — die Unterseite dem Lichte zugekehrt — erzielt werden würde.

Dagegen spielen diese Torsionen jedenfalls eine wichtige Rolle bei dem Zustandekommen der Schraubenwindungen an Schlingpflanzen, wie ich in einer demnächst erscheinenden Abhandlung über die Mechanik des Windens darlegen werde. Hier will ich nur kurz andeuten, in welcher Weise diese Torsionen überhaupt dabei in Frage kommen können. Es ist eine bekannte Thatsache, dass die obersten Internodien

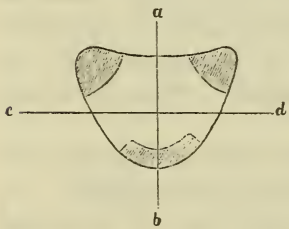
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der windenden Pflanzen fast fortwährend eine sog. homodrome Krümmung bilden, d. h. ihre Concavität der Stütze zukehren. Diese Krümmung ist zunächst wesentlich Folge der Nutation; aber da die windenden Pflanzen gerade in ihren jüngsten Internodien sehr empfindlich negativ geotropisch sind, so wird jene Krümmung, wenn sie vielleicht eine halbe Stunde in fast horizontaler Lage war, durch die Einwirkung der Schwerkraft in der oben geschilderten Weise verändert werden. Damit ist nothwendigerweise verbunden, dass die Unterseite der gekrümmten Partie nach aussen rückt, so dass nunmehr die Nutation und die Nachwirkung der Sehwerkraft in gleichem Sinne wirken, wodurch die homodrome Krümmung noch etwas verstärkt wird. Allerdings wird später diese Krümmung durch das Weitergehen der Nutation wieder verändert, aber die einmal vorhandene und die immer wieder von neuem auftretende geotropische Krümmung muss zu einer bleibenden werden. Es ist demnach bei den windenden Pflanzen ausser der Wirkung des Ergreifens der Stütze an zwei Punkten noch ein anderer Faktor, eben der Geotropismus, zu berücksichtigen, wenn es sich um die Erklärung der bleibenden Krümmungen handelt.

Ob diese Art der Einwirkung von Licht oder Schwerkraft auf bogenförmig gekrümmte Organe auch noch bei anderen Bewegungserscheinungen in der Pflanze vorkommt, weiss ich nicht; doch kann man annehmen, dass durch gewisse Zufälligkeiten leicht ähnliche Situationen in der freien Natur geschaffen werden.

Der zweite Fall, den ich hier besprechen will, betrifft die Einwirkung des Lichts oder der Schwerkraft auf symmetrisch gebaute Organe. Zu diesen gehört bekanntlich die Mehrzahl der Blattstiele. Fällt die Richtung der Schwerkraft oder der Lichtstrahlen mit der Symmetrieebene zusammen, so wird nur Krümmung erfolgen können, da bei den dadurch hervorgerufenen Wachsthumsprocessen keine Torsionsmomente auftreten. Ist dagegen die Richtung der Lichtstrahlen oder der Schwerkraft gegen die Symmetrieebene eine andere, so werden in den meisten Fällen Torsionen stattfinden.

Fig. 2.



Nimmt man die Vertheilung der widerstandsfähigen Elemente auf dem Querschnitte (wie in beistehender Skizze) an, so kann, wenn die Lichtstrahlen in der Richtung a b einfallen, keine Torsion erfolgen; wirken dieselben aber in der Richtung c d, so werden die beiden oberen Bast- oder Collenchymrippen sowohl wegen ihrer Lage als auch wegen ihrer Querschnittsform dem Ausdehnungsbestreben der einen Flanke einen anderen Widerstand entgegensetzen als die untere widerstandsfähige Partie. Es lässt sich nun in einem solchen komplizirten Falle eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

genaue Darstellung der eintretenden Krümmungen und Torsion nicht gut ausführen, man kann aber das Problem dadurch vereinfachen, dass man vorerst den Querschnitt kreisförmig und an irgend einer Stelle dieses Kreises eine widerstandsfähige Partie etwa von der Form eines Segmentes annimmt, sowie in Fig. 3. Wirkt die Beleuchtung in der Richtung a b, so wird die Zone bei w das stärkste Ausdehnungsbestreben haben, die widerstandsfähige (schraffirte) Partie kann man als nicht mehr wachsend, deshalb nur passiv Widerstand leistend, annehmen, die nach a zu gelegene Partie wird zwar wachsen, aber bedeutend geringer als die nach b gelegene. Man kann sich demnach den cylindrischen Körper aus drei Streifen von verschiedenem Ausdehnungsbestreben zusammengesetzt denken, etwa wie einen Cylinder, der aus drei bei Erwärmung sich verschieden ausdehnenden Metallen besteht. Die Reihenfolge der drei Streifen nach ihrem Ausdehnungsbestreben ist, wie in Fig. 4 dargestellt: 1, 2, 3. Es fragt sich nun, was für Bewegungen wird dieser Körper ausführen? Zunächst ist soviel wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass an dem deformirten Körper die widerstandsfähige Partie 1 die kürzeste sein wird, dies kann in zwei Fällen eintreten, entweder bei Krümmung des Organes in der zur Richtung der Lichtstrahlen senkrechten Ebene oder an einem Körper, dessen Achse eine Schraubenlinie bildet. Der erstere Fall ist offenbar in der Pflanze nicht möglich, der letztere muss jedenfalls eintreten, und dabei wird die Partie 1 stets auf der Innenseite des Zustande kommenden schraubenlinig gekrümmten Körpers liegen. Das letztere ist aber nur möglich, wenn eine wirkliche Torsion, und zwar eine mit der Schraubenlinie gleich verlaufende stattfindet.

Fig. 3.

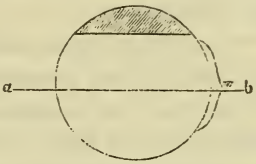
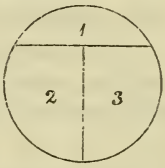


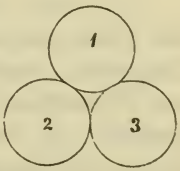
Fig. 4.



Man kann sich den ganzen Vorgang am besten an einem Modell aus Kautschuckschläuchen vergegenwärtigen.

Befestigt man drei Schläuche, die verschieden ausgedehnt wurden, so aneinander, dass die Achsen derselben ungefähr die Kanten eines gleichseitigen dreikantigen Prismas bilden, so sieht man beim Loslassen der eingespannten Schläuche sofort, dass der vorher am stärksten gespannte Schlauch an dem entstandenen schraubenlinigen Körper stets nach innen zu liegen kommt, also die kürzeste Partie desselben darstellt. War die Reihenfolge der Schläuche nach dem Grade ihres Contractionsbestrebens wie in Fig. 5, so muss nothwendigerweise eine linksverlaufende Schraubenlinie zu Stande kommen.

Fig. 5.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wendet man dieses Resultat auf Fig. 3 an, so leuchtet ein, dass bei einer Beleuchtung von a aus eine Linksdrehung, bei Beleuchtung von b aus eine Rechtsdrehung des Organes eintreten muss, denn die am stärksten wachsende Partie entspricht natürlich dem am wenigsten gespannten und die widerstandsfähige Partie dem am stärksten gespannten Schlauche.

Allerdings lässt sich nun diese Schlussfolgerung nicht sofort auf die symmetrisch gebauten Blattstiele anwenden, da ja die Lagerungsverhältnisse der mechanischen Elemente dort in der That andere sind, aber immerhin lässt sich schon jetzt behaupten, dass bei Wirkung von Licht oder Schwerkraft schief oder senkrecht zur Symmetrieebene Torsionen eintreten werden.

Die Richtung dieser Torsionen lässt sich nur durch genaue Berücksichtigung der Lagerungsverhältnisse und der Querschnittsfläche der betreffenden mechanischen Stränge ermitteln; die Quantität derselben ist überhaupt nur annähernd zu bestimmen, da der genauen mathematischen Berechnung ausserordentliche Schwierigkeiten entgegenstehen; die Constatirung der Quantität wird deshalb vorzugsweise dem Experimente überlassen bleiben müssen.

Ich glaube jedoch jetzt schon auf Grund einiger Versuche die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass die in der That vorhandenen heliotropischen Torsionen der Blattstiele bei einer Anzahl von Pflanzen nicht nur für das Zustandekommen der günstigsten Lichtlagen der Blätter, sondern auch für die Beibehaltung derselben von Wichtigkeit sind. Ich hoffe später auf Grund reicheren Beobachtungsmaterials diese Vermuthung bestätigen zu können.

Botan. Institut der Universität Leipzig.

---

29. A. Famintzin: Ueber geschichtete Myelingebilde.

Eingegangen am 4. Mai 1884.

Im Jahre 1869 hatte ich schon an den amylumartigen Gebilden des kohlensauren Kalkes nachgewiesen, dass ihre Schichten nicht durch Apposition, sondern durch Differenzierung der Substanz nach vollendetem Wachsthum zu Stande kommen. In jüngster Zeit hat Hansen dasselbe an anderen Sphaerokrystallen beobachtet und dabei die Schichtenbildung als eine spätere wiederholte Krystallisation beim Erstarren der Sphaerokystalle gedeutet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Ambronn Hermann

Artikel/Article: Ueber heliotropische und geotropische Torsionen. 183-190