

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess** und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XIII. Band.**

15. April 1893.

**Nr. 7 u. 8.**

**Inhalt:** Keller, Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie (3. Stück). — Luciani, Vorstufen des Lebens (Schluss). — v. Wagner, Der Organismus der Gastrotrichen. — Frenzel, Zellvermehrung und Zellersatz. — Ritzema Bos, Die Pharao-Ameise (*Monomorium Pharaonis*). — Derselbe, Futteränderung bei einem Laufkäfer. — Pizzighelli, Anleitung zur Photographie für Anfänger. — Behrens, Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. — Berichtigung.

## Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie.

Von Dr. **Robert Keller** in Winterthur.

(Drittes Stück).

### IV. Orientierungstorsionen.

Die Drehungen ausgewachsener hygroskopischer Pflanzenteile, wie z. B. der Grannen von Gräsern, der Schnäbel von *Erodium*-Früchten u. s. f. sind von verschiedenen Autoren mehr oder weniger einlässlich behandelt worden. Bei ihnen liegen die Ursachen der Torsionen stets in bestimmten Strukturverhältnissen der Zellmembranen. Dieselben bedingen ein ungleiches Imbibitionsvermögen, resp. eine ungleiche Aufnahme oder Abgabe von Wasser nach verschiedenen Richtungen der Wandsubstanz. Gewöhnlich handelt es sich dabei um eine mikroskopisch nachweisbare spiralförmige Streifung der Wände. In der Richtung der Streifung ist alsdann jeweilen die Quellung eine andere als senkrecht zu ihr. Es ist also in solchen Fällen die Torsionsrichtung eine gegebene, die so lange keiner Aenderung fähig ist, als die mit der Struktur gegebenen Bedingungen ungleicher Quellung nach verschiedenen Richtungen erhalten bleiben.

Bei den Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten, die Schwendener und Krabbe zum Gegenstande einlässlicher Untersuchungen machten, liegen die Verhältnisse anders. Nur während des Wachstums sind hier die Drehbewegungen möglich. Also werden die Ursachen nicht sowohl in den Strukturverhältnissen der Zellwände als vielmehr in bestimmten Vorgängen innerhalb des Protoplasmas zu suchen sein, indem dasselbe das Wachstum der Zellwände in bestimmter Weise beeinflusst.

Dazu kommt, dass bei den noch wachsenden Pflanzenteilen die Torsionsrichtungen keine unabänderlichen sind, ein Umstand, der darauf hinweist, dass die Ursachen und die Bedingungen zur Torsion nicht in der innern Organisation liegen, sondern dass alles das, was die Richtung der Drehung bestimmt, jedesmal unter dem Einfluss äußerer Kräfte neu geschaffen wird.

Die in Frage stehenden Orientierungstorsionen werden hauptsächlich auf zwei Arten erklärt.

Nach der Ansicht der einen beruhen die Torsionen der Blattstiele auf einem passiven Wachstum, welches durch die drehende Wirkung des Blattgewichtes verursacht werden soll.

Noll hinwieder sucht die Orientierungstorsionen zygomorpher Blüten auf zwei Krümmungen zurückzuführen, eine Median- und Lateralkrümmung, von denen die erste in der durch Bauch- und Rückenseite der Blüte gelegten Ebene erfolgt, die letztere auf einer Verlängerung der rechten und linken Seite des Blütenstiemes beruht.

Die Verf. werfen in erster Linie anknüpfend an die Noll'sche Theorie der Mechanik der Orientierungstorsionen die Frage auf: „Kann durch Kombination zweier Kräfte von denen jede für sich nur krümmend in einer bestimmten Ebene wirkt, eine Torsion entstehen?“ Auf Grund bestimmter Versuche verneinen sie diese Frage. Die Kombination zweier krümmender Kräfte führt nur eine neue Krümmung, nie eine Torsion nach sich. Auch der pflanzenphysiologische Versuch spricht hierfür. Wird ein Sprossende einer jungen kräftig wachsenden Pflanze von *Helianthus* durch einen Längsschnitt gespalten, dann nehmen die Hälften infolge stärkeren Ausdehnungsbestrebens des Markes eine gekrümmte Form an. Das fortdauernde Wachstum des jungen Markgewebes steigert dasselbe allmählich. Biegt man nun die Sprosshälften so, dass sie mit ihrer Krümmungsebene horizontal zu liegen kommen, dann stehen sie unter dem Einflusse zweier Kräfte, von denen die eine, das Ausdehnungsbestreben des Markes, in horizontaler Richtung, die andere, die Schwerkraft, dagegen in vertikaler Ebene zu krümmen sucht. Nie beobachtet man da Torsion, sondern stets nur Krümmung.

Bestehen nun überhaupt zwischen den Orientierungstorsionen und den gleichzeitig auftretenden Krümmungen bestimmte innere Beziehungen? Um diese Frage experimentell zu beantworten werden die Blütenstiele von *Delphinium*, *Aconitum* u. s. f. sorgfältig umgewendet und um die Spindel in ihrer Lage festzuhalten, an der Spitze mit Bleigewichten belastet. Sämtliche Blüten mit wachstumsfähigen Stielen führen eine geotropische Abwärtskrümmung aus, die innerhalb 24 Stunden vollendet ist. Diese Krümmung ist natürlich nur ein Teil der ganzen Orientierungsbewegung, welche die Blüte in die frühere Lage zum Erdradius bringt. Denn die Stellung der Blüte zur Tragaxe ist jetzt eine andere als die normale. Die Vorderseite, normal nach

außen gerichtet, ist nun der Axe zugekehrt. Sie kommt in ihre normale Stellung durch eine Auswärtsbewegung.

Zunächst ist zu beobachten, dass diese beiden Bewegungsvorgänge der geotropische und die Auswärtsbewegung zeitlich nicht zusammenfallen. Diese letztere Bewegung tritt immer erst ein, wenn die geotropische vollendet ist. Sie beginnt überhaupt erst in einem vorgeführten Entwicklungsstadium der Blüten, d. h. unmittelbar vor der Blütenentfaltung. Auch in räumlicher Beziehung besteht in sehr vielen Fällen zwischen beiden Bewegungen keine Relation, wie namentlich an den Blüten mit langen Blütenstielen zu beobachten ist. Die Wachstumsvorgänge, durch welche die anfänglich mit der Vorderseite der Tragaxe zugewendete Blüte wiederum in die auswärts gerichtete Stellung gebracht wird, bleiben ausschließlich auf einen Teil des Blütenstiemes beschränkt, auf eine Stielregion, die sich an der geotropischen Krümmung nicht beteiligt hatte. „Diese Thatsache liefert den sichern Beweis, dass auch in mechanischer Hinsicht zwischen den Wachstumsvorgängen, welche die geotropische Krümmung bedingen und den Wachstumsvorgängen, aus denen die Orientierungsbewegungen der Blüten gegen ihre Tragaxen resultieren, keinerlei Beziehung besteht“.

Welche mechanischen Mittel wenden die Blüten an um nach vollendeter geotropischer Aufrichtung ihre normale Orientierung zur Spindel zu erlangen? Wird der Blütenstiel vor Beginn der Auswärtskrümmung mit einer longitudinal verlaufenden Tuschiinie versehen, dann beobachtet man ausnahmslos, dass bei Beginn der Auswärtsbewegung die Linie zunächst unmittelbar unter dem Ansatz der Kelchblätter eine schiefe Stellung erfährt, die genau der stattfindenden Herumbewegung der Blüte entspricht. Es ist also die Auswärtsbewegung die Folge einer direkten Blütenstieltorsion.

Muss die Orientierungsbewegung an gekrümmten Organen zur Ausführung gelangen, dann können die Blüten und Blattflächen ihre normale Orientierung zur Axe durch Torsion nicht ohne Lagenveränderung im Raume erreichen. „Denn, wenn diese sich zu tordieren beginnen, muss gleichzeitig aus rein mechanischen Gründen die ebene Kurve zu einer Kurve im Raume werden; neben resp. infolge der Torsion sind die Blüten und Blattstiele gezwungen eine mit der Torsionsrichtung gleichsinnig verlaufende Spiralwindung zu beschreiben“. Es ist also das Hinausrücken der Blüte aus der geotropischen Krümmungsebene nicht die Ursache, sondern die Folge der Torsion.

Dass in der That die Drehung von der Krümmung unabhängig ist, zeigten Versuche an *Aconitum Lycoctonum*. Werden die Blütenstiele in eine Federspule eingeschlossen und durch diese starre Hülse an geotropischer Krümmung verhindert, so vollziehen sich die Drehungen, welche die Blüten der Axe normal orientieren, doch gerade so schnell und so vollständig, wie an Blüten, deren Stiele sich gleichzeitig auch geotropisch krümmen. Es zeigen diese Versuche überdies,

dass eine Abhängigkeit der Torsion von der Richtung der Blütenstiele zum Erdradius unabhängig ist.

Ueber den äußern Verlauf der Torsion ergeben die Beobachtungen der Verf. in der Hauptsache folgendes. Während der äußere Charakter geotropischer Aufwärtskrümmung in hohem Maße von dem Entwicklungszustande der Blüten abhängig ist, geht die Torsion unabhängig vom Entwicklungszustande der einzelnen Blüten ausnahmslos im obern Teile des Stieles aus und zwar erstreckt sie sich etwa über eine Länge von 6—15 mm, unmittelbar unter den Kelchblättern beginnend und basalwärts vorwärtsschreitend. Hat die Abwendung der Stieltorsion zur normalen Orientierung gegen die Tragaxe geführt, so kommt wenigstens bei längern Stielen die Torsion oft noch nicht zum Stillstande, sondern geht basalwärts mehr oder weniger über das nötige Maß hinaus. Dennoch aber beobachtet man, dass die Blüten und Blattspreiten die einmal erreichte normale Stellung doch nicht verlassen. Die Tuschlinie gibt Aufschluss darüber, wo dieser Ueberschuss der Torsion nicht eine abnorme, unzweckmäßige Orientierung bewirkt. „Es ergibt sich, dass diese Tuschpunkte, sobald die Torsion basalwärts über  $180^{\circ}$  hinausgeht, in der Region, in welcher sie ihren Anfang nahm, sich wiederum in eine gerade Linie stellen. Die Drehung wird mit andern Worten im obern Teil der Blatt- und Blütenstiele um so viel wiederum beseitigt, als sie basalwärts ein bestimmtes Maß überschreitet“. So sieht man z. B. bei den Blättern von *Wistaria* die Torsion am Grunde des Endblättchens beginnen und längs der Mittelrippe bis zu ihrem Grunde fortschreiten. Hier bleibt sie dann stehen. „Da nun die Mittelrippe etwa 4mal so lang als  $x$  ist, —  $x$  bedeutet die Region der Mittelrippe, über welche hin die Torsion fixiert wird — so handelt es sich in Wirklichkeit um eine Torsion von  $720^{\circ}$ , von denen  $540^{\circ}$  successive wiederum aufgelöst werden und zwar von dem Augenblicke an, wo die Torsion den Wert von  $180^{\circ}$  erreicht hatte“. Die Fiederblättchen nehmen nur dann an diesen Torsionen Anteil, wenn sie nicht bis zur Basis der Mittelrippe fortschreitet. Nur ältere Blätter pflegen sich so zu verhalten.

Die Auflösung der Torsion der Blätter fällt nun nicht immer mit dem Momente zusammen, wo die normale Orientierung erreicht ist. Oft macht sie sich erst bemerkbar, wenn die Torsion den zur normalen Blatorientierung erforderlichen Wert erheblich überschritten hat. Doch pflegt sie dann so weit zurück zu gehn, dass die normale Blatorientierung wieder erreicht wird. Die über ihr Ziel hinausgerückte Blattfläche wird also wieder zurückbewegt. Doch gibt es auch Fälle, wo die Torsion nicht rückgängig gemacht wird. Es scheint dies je dann einzutreten, wenn die Zweige sehr dicht stehn, so dass ihre Blätter sich in ihren freien Bewegungen hindern (Traueresche).

Bei *Robinia Pseudacacia* durchwandert die Torsion die Mittelrippe nicht selten innerhalb 24—36 Stunden. Die Zeit ist übrigens nicht

nur bei verschiedenen Arten verschieden, sondern hängt bei den Blättern der gleichen Art nicht unwesentlich vom Alter ab. Junge Blätter umgekehrter Zweige führen zunächst nur die geotropische Bewegung aus. Die Auswärtsbewegung beginnt erst, wenn das Blatt ein gewisses Alter erreicht hat. Eine genaue Bestimmung dieses Torsionsoptimums ist aber für die Blätter nicht in ähnlicher Weise wie für die zygomorphen Blüten möglich.

Fragen wir nun nach den Ursachen der Orientierungstorsionen, so können wir a priori sie in zweierlei Faktoren vermuten. Sie können der Ausfluss bestimmter innerer Organisationsverhältnisse sein oder sie sind auf den Einfluss äußerer Bedingungen, auf das Wachstum der bezüglichen Organe, der zygomorphen Blüten und der dorsiventralen Blätter zurückzuführen. Das Ziel der Orientierungsbewegung geht dahin, den genannten Organen eine bestimmte Orientierung zur Tragaxe, zum Erdradius oder zum Lichteinfall zu geben. Dass in den beiden letzten Fällen die äußeren Faktoren die bewegenden Momente sind, Schwere und Licht, erscheint a priori gegeben. Innere Wachstumsursachen wird man nur, sei es für sich allein, sei es in Verbindung mit andern Faktoren dort als die ausschlaggebenden gewillt sein anzunehmen, wo es sich um eine bestimmte Einstellung der Blüten zu den Tragaxen handelt.

Sind diese Orientierungstorsionen wirklich auf innere Organisationsverhältnisse zurückzuführen und unabhängig von äußern Richtungskräften, dann werden sie naturgemäß auch dann zur Auslösung kommen, wenn man die Pflanzen der einseitigen Wirkung äußerer Faktoren entzieht. Die Versuche der Verf. ergaben, „dass bei Ausschluss einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung auf dem Klinostaten wohl Krümmungen, niemals aber Torsionen zu beobachten sind, ein Beweis, dass die letzteren mit innern Wachstumsverhältnissen in keinerlei Beziehung stehen“. Damit ist nicht nur bewiesen, dass die Ursachen der an Blättern und Blüten zu beobachtenden Torsionen außerhalb der Pflanze liegen, je nur durch die Einwirkung bestimmter äußerer Faktoren erzielt werden, sondern auch, dass nicht an eine Kombination zwischen äußern Faktoren und innern Wachstumsursachen zu denken ist. Denn Krümmungen führen ja, wie früher gezeigt wurde, nicht zu Torsionen.

Die Frage, ob die Torsionen bedingenden Wachstumsprozesse aktiver oder passiver Natur sind, beantworten Verf. in ersterem Sinne. Der Versuch lehrt z. B., dass die Orientierungsbewegungen auch dann zur Auslösung kommen, wenn die Belastungsverhältnisse künstlich so gestaltet werden, dass sie die entgegengesetzte Drehung von der wirklich eintretenden bedingen mussten. Die Wachstumsvorgänge müssen also aktiver Natur sein, weil sie Widerstände überwinden können, also mit einer gewissen Kraftentfaltung vor sich gehen. Die äußern Faktoren aber, welche dieses aktive Wachstum anregen, sind das

Licht und die Schwerkraft. „Neben derjenigen Licht- und Schwerkraftwirkung, die in sichtbarer Weise in den bekannten geotropischen und heliotropischen Krümmungen zum Ausdruck gelangt, gibt es eine andere, aus welcher die Orientierungstorsionen hervorgehen. Beide Erscheinungen, Krümmungen sowohl wie Drehungen beruhen zwar in übereinstimmender Weise auf einem aktiven Wachstum, allein sie stehen dabei in keinerlei ursächlichem Zusammenhang mit einander, wie schon aus der früher besprochenen Thatsache hervorgeht, dass man die Krümmungen verhindern kann, ohne dadurch die Torsion aufzuheben. Es existieren also in Wirklichkeit heliotropische und geotropische Torsionen, die in jeder Hinsicht von den durch das Licht oder die Schwerkraft bedingten Krümmungen zu trennen sind“.

Dass nicht nur bei gleichzeitigem Einfluss einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung die Orientierungsbewegungen entstehen, sondern dass sowohl das Licht als auch die Schwerkraft für sich allein tordierend wirken können, ist experimentell nachweisbar.

Der Schwerkraft allein muss eine Orientierungstorsion dann zugeschrieben werden, wenn die betreffenden Drehbewegungen auch bei Ausschluss der einseitigen Lichtwirkung im Dunkeln, resp. unter allseitig gleichmäßiger Beleuchtung zu stande kommen und wenn sie nicht eintreten, sobald die einseitige Schwerkraftwirkung aufgehoben wird. Blätter, die ihre normale Orientierung zur Tragaxe und zum Erdradius bei ihrer Entfaltung nicht besitzen, führen im Dunkeln so lange Bewegungen aus, bis ihre morphologische Oberseite nach oben gerichtet ist. Die Größe der Torsion ist ganz von der Lage des Sprosses abhängig, so dass also an einem beblätterten Spross, der in senkrecht abwärts gerichtete Lage gebracht wurde, zumeist an sämtlichen noch wachstumsfähigen Blättern außer einer geotropischen Aufwärtskrümmung eine Drehung von  $180^\circ$  eintritt.

Auch die Klinostatenversuche sprechen deutlich dafür, dass diese Orientierungstorsionen ganz allein von der Schwerkraft ohne Mitwirkung irgend welcher anderer Richtkräfte bedingt werden. Hier der einseitigen Licht- und Schwerkraftwirkung entzogen führten die Blätter der Versuchspflanzen nie Torsionen aus.

Deutlicher noch als die Blätter lassen die Blüten die Bedeutung der Schwerkraft für die Orientierungstorsionen erkennen. Schon die Beobachtungen in der Natur lassen oft unzweideutig erkennen, dass die Orientierung verschiedener zygomorpher Blüten gegen die Tragaxe die gleiche ist, wie auch die Beleuchtungsverhältnisse für die Einzelblüten sich gestalten. Die Blüten von *Aconitum* z. B. richten ihre Vorderseite stets ziemlich genau von der Spindel weg unbekümmert um die Beleuchtungsrichtung. Die Klinostatenversuche der Verfasser stimmen völlig überein mit den analogen Versuchen von Noll. „Unter Ausschluss einseitiger Licht- und Schwerkraftwirkung gelangen auch an zygomorphen Blüten niemals Torsionen zur Beobachtung“. Die

unter Ausschluss einseitiger Beleuchtung auftretenden Blatt- und Blütenstieldrehungen sind folglich echte geotropische Drehungen. Dem Organe kommt also gegenüber der Schwerkraft eine doppelte Reaktionsfähigkeit zu. Dem Geotropismus ist der Geotortismus gegenüber zu stellen.

Es mag noch auf eine Beobachtung hingewiesen werden, die scheinbar mit der Schlussfolgerung, dass diese Orientierungstorsionen unabhängig von innern Wachstumsursachen sind, im Widerspruch steht. Auch Noll hatte in seinen Klinostatenversuchen mit zygomorphen Blüten nie Torsionen beobachtet. Dennoch glaubt er, „dass die Orientierungstorsion der Blüten in wesentlichen Punkten ohne Mithilfe äußerer Faktoren durch „innere Wachstumsursachen“ veranlasst werden. Zum mindesten soll die Lateralbewegung, ohne welche ja nach Noll eine Torsion nicht zu stande kommen kann, durch eine „den Pflanzen innewohnende Richtkraft“ ausgelöst werde. Er folgert das aus gewissen Beobachtungen der tordierten Pflanzen. Schneidet man z. B. von einer Orchideenspindel mit noch untordierten Blüten das obere Ende ab, so führen die Fruchtknoten der in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche inserierten Blüten keine Drehung aus, während tiefer stehende Blüten durch die fragliche Operation in ihrer normalen Resupinationsbewegung nicht beeinflusst werden. Zu dieser Beobachtung sagt Noll: „Die Annahme, dass die Gravitation direkt auf eine Torsion hinwirke, ist, wenn man für diese künstlich endständig gemachten Blüten nicht total andere Voraussetzungen als für die Schwesterblüten machen will, durch diese Versuche vollständig ausgeschlossen“. Sind innere Wachstumsursachen ohne Mitwirkung äußerer Richtkräfte wirklich die Momente, welche die Lateralbewegung auslösen, dann müssten sie natürlich auch auf dem Klinostaten auftreten, der ja nur die Wirkung der äußern Richtkräfte aufzuheben vermag, nicht auch die innern Wachstumsursachen, ein Versuchsergebnis, das wie früher erwähnt, nicht beobachtet wird.

Warum aber bleiben auch unter der Einwirkung der Schwerkraft die Orientierungstorsionen aus, wenn man die Pflanze in der angeführten Weise operiert? Ist vielleicht das Protoplasma durch die Verwundung so verändert, dass es nicht mehr in der frühern Weise auf die Schwerkraft reagiert? Verf. ziehen zur Erklärung das zweckmäßige Verhalten der Pflanzen heran. „Der Zweck der Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten und dorsiventraler Blätter ist durchweg ein so klar in die Augen springender, dass es nicht zu verwundern ist, wenn wir diese Thatsache fast bei allen, die sich mit dem vorliegenden Gegenstande beschäftigt, mit besonderer Betonung hervorgehoben sehen. Indem die Blätter ihre Oberseite dem Lichte zuwenden, nehmen sie eine Lage an, die der Regel nach für ihre Assimilations-thätigkeit die günstigste ist. Und wenn die zygomorphen Blüten ihre Vorderseite von der Tragaxe hinwegwenden, so steht diese Bewegung offenbar im Dienste der Fremdbestäubung. Dieselbe würde . . . ohne

Zweifel erschwert, bei dichten Ständen der Blüten vielleicht ganz unmöglich gemacht sein, wenn sämtliche Blüten mit ihrer Vorderseite nach der Spindel gerichtet wären“.

„Nun sehen wir die hierhergehörigen Organe im allgemeinen die von Frank gefundene Regel befolgen, ihre günstigste Lage auf kürzestem Wege zu erreichen. Sie machen von einer Torsion gewöhnlich nur dann Gebrauch, wenn ihnen einfachere Mittel zur Erreichung ihres Zieles nicht zu Gebote stehn. — Wir können nun die weitere Regel hinzufügen, dass durch das Wegschneiden benachbarter Organe oder durch andere Operationen an dem gewöhnlichen Verhalten der Blüten und Blätter nichts geändert wird, wenn dieselben zur Erreichung ihrer normalen Lage nach der Verwundung dieselben Bewegungen ausführen müssen, wie an der unverletzten Pflanze. Dagegen sind die Verwundungen von weitgehendem Einfluss, wenn dadurch Verhältnisse geschaffen werden, unter welchen die seitlichen Organe ihre zweckmäßige Lage in viel einfacherer Weise als an der intakten Pflanze erreichen können“. Wird der obere Teil der Orchideenspindel entfernt, so ist es für die Blüten, welche der Schnittfläche am nächsten sind zwecklos geworden, sich zu drehen. Für sie fehlt die Spindel, von der sie sich abwenden mussten“. „Wenn nur die Blüten mit ihrer Vorderseite über die Schnittfläche hinwegsehen, so sind sie ebenso zweckmäßig orientiert, wie die tieferstehenden Blüten, die auch nach der fraglichen Operation durch Torsion von  $180^{\circ}$  ihre Vorderseite nach außen richten“. So ist also, nach Ansicht der Verf., auch der Noll'sche Versuch nicht gegen die tordierende Wirkung der Schwerkraft verwertbar.

Ueber die mechanischen Bedingungen der Entstehung der Orientierungstorsionen haben Verf. die Vorstellung, „dass das Wachstum in einer zur Längsaxe schiefen Richtung sei es des ganzen Organes oder der einzelnen Zellen gefördert oder herabgesetzt wird“. Die Drehung des ganzen Organes kann ohne ein Torsionsbestreben der einzelnen Zellen zu stande kommen, wenn die Zellen zu spiralig verlaufenden Reihen angeordnet sind, in welchen das Wachstum stärker oder schwächer ist, als in der Längsrichtung des ganzen Organes. Die Gewebestruktur zeigt aber nichts von einer solchen Spiralanordnung. Die gleiche longitudinale Zellordnung, die an nicht tordierenden verwandten Organen zu beobachten ist, findet man auch an den tordierenden Pflanzenteilen. Es müssen also die unmittelbaren Torsionsursachen im Verhalten der einzelnen Zellen gesucht werden. „Unter dem Einfluss der Schwerkraft erfährt das Membranwachstum der einzelnen Zellen in schiefer Richtung zu ihrer Längsaxe eine Zu- oder Abnahme. Damit ist ein Torsionsbestreben der einzelnen Zellen gegeben, welches auch die Torsion des ganzen Organes bedingt“. Warum aber dieses Membranwachstum bald in einer links schiefen, bald in einer rechts schiefen Richtung beeinflusst wird, dafür fehlt so lange eine mechanische Erklärung, bis wir einen tiefern Einblick in die im

Plasma sich abspielenden Vorgänge gewonnen haben. An eine direkte Beeinflussung des Wachstums der Zellulosehaut durch die Schwerkraft ist wohl nicht zu denken. „Dazu braucht sie die Vermittlung des lebenden Protoplasmas, welches nach Aufnahme des von der Schwerkraft ausgeübten Reizes das Wachstum der Membran in dem angegebenen Sinne reguliert“.

Die Untersuchung des Einflusses des Lichtes auf die Orientierungstorsionen ergeben zunächst, dass die einseitige Beleuchtung in vielen Fällen die entgegengesetzte Bewegung von denen nach sich zieht, welche die Schwerkraft allein bedingen würde. Dorsiventrale Blätter z. B. suchen ihre Oberseite senkrecht zum einfallenden Lichte zu stellen und diese Lage erreichen sie, wie auch die Schwerkraft hierbei wirken mag, ob im Sinne der Lichtwirkung oder im entgegengesetzten Sinne. „Wo sich nun die Organe in der angegebenen Weise orientieren, ist mit Sicherheit anzunehmen, dass das Licht wenigstens für die Richtung und das Maß der Torsion den allein ausschlaggebenden Faktor liefert. Wäre dies nicht der Fall, dann könnte weder die Lichtlage auf kürzestem Wege erreicht werden, noch die Bewegung jedesmal bei dieser Stellung der Organe zum Stillstand gelangen“. Um auch darüber Aufschluss zu erhalten, wie die Torsionen zu stande kommen, wird es nötig werden zu entscheiden, ob das Licht für sich allein tordierend zu wirken vermag, oder ob zur Erzielung der Drehung die Einwirkung anderer Einflüsse, so namentlich der Schwerkraft unbedingt nötig ist. Die Versuche lehren, dass „die Internodien und Blätter der horizontalen Zweige mancher Pflanzen (z. B. *Philadelphus*) sowohl unter dem alleinigen Einflusse der Schwerkraft, als auch bei gleichzeitiger Mitwirkung einseitiger Beleuchtung stets dieselbe Torsionsgröße zeigen. Es ist hierbei ganz gleichgiltig, ob Licht und Schwerkraft die Organe in gleichem oder ungleichem Sinne zu drehen suche“.

Der sehr einlässlichen speziellen Besprechung der Wirkung einseitiger Beleuchtung auf die Torsionen entnehmen wir folgende Mitteilungen.

Als Versuchsobjekte zum Studium des Lichteinflusses auf die Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten dienten verschiedene Species der Gattungen *Viola*, *Clintonia* und *Alstroemeria*. Als besonders günstige Objekte erwiesen sich *V. tricolor* und *V. altaica*. An den *Viola*-Blüten treten auf dem Klinostaten also unter Ausschluss der Wirkung der Schwerkraft genau dieselben Drehungen auf, wie in jenen Fällen, in welchen die Versuchsobjekte gleichzeitig unter der Wirkung einseitiger Beleuchtung und der Schwere stehn. Wohl war zu beobachten, dass die Torsionen nicht mit der Sicherheit auftraten, wie wenn die Pflanze beiden Einwirkungen ausgesetzt ist, ein Umstand, der wohl darauf zurückzuführen ist, dass eben die Pflanze, die von der Einwirkung der Schwerkraft ausgeschlossen wird, in einen abnormen Zustand gerät, „in welchem sie überhaupt nicht mehr mit der

Präzision auf die Einwirkung äußerer Faktoren reagiert, wie unter der gleichzeitigen Einwirkung der Schwerkraft“. Es ist also das Licht ein Faktor, welcher für sich allein Orientierungsbewegungen auszulösen vermag. Es existieren demnach neben heliogenen Krümmungen auch heliogene Drehungen. Wie dem Geotropismus ein Geotortismus an die Seite zu stellen ist, so ist neben dem Heliotropismus auch ein Heliotortismus zu unterscheiden.

Dieses Verhalten der zygomorphen Blüten ist aber doch nur ein ausnahmsweises; denn in den meisten Fällen (*Aconitum*, *Delphinium*, *Scrophularia* etc.) hat die einseitige Beleuchtung keine Torsion zur Folge.

Die Orientierungsbewegungen, welche dorsiventrale Blätter in bestimmte Lichtstellungen zu bringen bestrebt sind, haben schon verschiedene Autoren zum Gegenstande ihrer Untersuchungen gemacht, ohne dass in der Frage nach der Entstehung der Torsionen ein übereinstimmendes Ergebnis erzielt worden wäre. Der Verf. Versuche lehren, dass das Verhalten verschiedener Pflanzenarten auf dem Klimostaten gegenüber einseitiger Beleuchtung ein sehr ungleiches ist, dass ferner die Blattbewegungen derselben Pflanze ungleich sind, je nach der Stellung, welche die Blätter der einseitigen Beleuchtung gegenüber einnehmen. Durch verschiedenartige Bewegungen kann eben die Pflanze dasselbe Endziel erreichen. Im allgemeinen sind die dorsiventralen Blätter einer größeren Anzahl von Pflanzen nur dann zu Orientierungsdrehungen befähigt, wenn sie unter dem gleichzeitigen Einflusse der Schwerkraft stehen: Ihr Verhalten gleicht also dem der zygomorphen Blüten. Und wie hier Ausnahmefälle zu beobachten sind, in denen die Lichtwirkung allein zur Auslösung einer Orientierungsdrehung genügt, so auch bei den Blättern (*Alstroemeria*, *Urtica* u. s. f.).

So lässt sich also bezüglich des Einflusses des Lichtes auf die Orientierungsdrehungen keine allgemeine Regel aufstellen. Zwischen der tordierenden Wirkung der Schwerkraft und des Lichtes besteht danach ein Unterschied. Erstere vermag für sich allein ein Organ gegen den Erdradius oder gegen die Tragaxe in bestimmter Weise zu orientieren. Das Verhalten der dorsiventralen Blätter aber lehrt, dass Licht und Schwerkraft sich durch Vermittlung des Protoplasmas in ihren Wirkungen zu beeinflussen vermögen, dass entweder unter dem Einflusse des Lichtes die Empfindlichkeit des Protoplasmas gegenüber der Schwerkraft eine Aenderung erfährt oder umgekehrt.

Den Bewegungen bogenförmiger Organe unter der krümmenden Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft, welche nach Ambrohn unter gewissen Umständen eine wirkliche Drehung sein können, ist ein letzter Abschnitt der Untersuchungen gewidmet. Nach dem genannten Autor treten derartige Drehungen ein, „wenn Licht und Schwerkraft auf bereits gekrümmte Organe einwirken unter der Voraussetzung, dass die Ebene der vorhandenen Krümmung nicht parallel zum Erd-

radius oder zu den einfallenden Lichtstrahlen orientiert ist“. Die Versuche der Verf. ließen an *Helianthus*-Keimlingen, also der Versuchspflanze von Ambronn, die sich in horizontaler Lage unter dem Einflusse der Schwerkraft gekrümmt hatten und um  $90^{\circ}$  gedreht wurden, so dass nun mehr die Schwerkraft senkrecht zur Ebene der ersten Krümmung war, weder während der allmählichen Entstehung, noch am Schluss der zweiten Krümmung irgend eine Drehung wahrnehmen. Ja, am Schlusse des Versuchs war bei dieser wie bei einer Reihe anderer Pflanzen die horizontale Krümmung gänzlich verschwunden und dafür eine solche in vertikaler Ebene entstanden. Eine der Länge des Sprosses nach verlaufende Tuschlinie hatte dabei keine Ablenkung von ihrem früheren Verlaufe erkennen lassen. Diese Versuchsergebnisse der Verf. zwingen also zum Schlusse, „dass die erste horizontale Krümmung auf die Form und Beschaffenheit der zweiten in senkrechter Ebene erfolgenden ohne wesentlichen Einfluss ist. Die Ursache dieser Erscheinung ist auf die Rektipetalität zurückzuführen, auf das Bestreben aus innern Ursachen sich gerade zu strecken. In der That beobachtet man, dass am obern Teil des Sprosses die gerade Streckung beginnt, um basipetal fortzuschreiten. Wenn die zweite Krümmung, die vertikale, sich zu bilden beginnt, hat ein mehr oder weniger bedeutender Sprosstheil bereits vermöge der Rektipetalität die gerade Form angenommen. Gleich der Rektipetalität beginnt nun auch die vertikale Krümmung apikal und schreitet gegen die Basis hin fort. Greifen die zur Vertikalkrümmung führenden Wachstumsvorgänge auf ältere, also der Basis näherliegende Axenteile, dann ist auch hier durch die Rektipetalität die horizontale Krümmung ziemlich beseitigt. „Es kommt also vor, dass die Vertikalkrümmung in ihrer Entwicklung der in horizontaler Ebene thätigen Rektipetalität gewissermaßen Schritt für Schritt folgt. Wo dies der Fall ist, wird von vorneherein die Bildung von Torsionen ausgeschlossen, denn die Schwerkraft wirkt ja nicht mehr auf bogenförmige, sondern auf gerade Organe“. Doch nicht in allen Fällen ist zwischen Rektipetalität und vertikaler Krümmung eine zeitliche und räumliche Folge zu sehen. Doch auch bei dieser Art des Zusammenwirkens jener Kräfte — der Rektipetalität und der Schwerkraft — bleiben die Sprosse in allen Abschnitten der Bewegung ohne wahrnehmbare Torsion. An die Stelle des horizontalen Bogens ist schließlich ein vertikaler getreten, an welchem irgend welche Marken ziemlich genau ihre ursprüngliche Stellung zu einander beibehalten haben“<sup>1)</sup>.

---

1) Noll weist in einer während des Druckes mir zugekommenen Kritik die Ansichten der Verf. mit großer Entschiedenheit zurück. Auf seine Anschauungen können wir wohl in einem späteren Referat gelegentlich eintreten.

## V. Pflanzliche Elektrizität.

Ueber die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen, welche auch ältere Forscher schon zum Gegenstande ihrer Untersuchungen machten, ohne dass dieselbe als erschlossen bezeichnet werden konnte, hat O. Haake eine eingehendere Untersuchung an die Hand genommen. Ihren Gegenstand bilden „nur solche elektrische Erscheinungen, die in der Pflanze selbst, sei es im Bau, sei es in den Lebensfunktionen, ihren schließlichen Grund finden“.

Kunkel hat als eines seiner Versuchsergebnisse die Ansicht ausgesprochen, dass die beobachteten elektrischen Ströme von der Wasserbewegung herrühren, wie sie durch das Aufsetzen feuchter Elektroden erregt wird. Hieran anschließend, prüft Haake in erster Linie die Frage, ob die Transpiration von Einfluss auf die elektrischen Ströme in Pflanzen sei. Ist doch der durch die Verdunstung veranlasste Wasserstrom von nicht geringerer Schnelligkeit und Menge, als die durch Feuchtigkeit der Elektroden bedingte Imbibition der Zellen.

Eine Steigerung oder Verminderung der Transpiration müsste von einer Veränderung der elektrischen Spannung begleitet werden. Dies müsste am Elektrometer einen Ausschlag bewirken.

Die Elektroden des Apparates, auf dessen Beschreibung ich hier verzichten muss, wurden die eine auf der Mittelrippe eines Blattes dicht bei deren Uebergang in den Stiel angesetzt, die andere ungefähr in der Mitte des Mesophylls. Der Raum, in welchem das Blatt sich befand, wurde mit völlig trockener Luft erfüllt, so dass also eine energische Transpiration des mit gering entwickelter Cuticula versehenen Blattes eintreten musste. Nach 0,5—1 Minute zeigte sich im Kapillarelektrometer eine Bewegung, ein lebhaftes Sinken. Eine Gesetzmäßigkeit fand Verf. nicht, wenn schon er glaubt, dass die erste Bewegung, die je eintrat, auf die Transpirationsströmung zurückzuführen sei. Zu keinen bessern Resultaten führten andere Versuchsanordnungen. So lässt sich das Versuchsergebnis negativ dahin zusammenfassen, „dass die Wasserbewegung nicht die Hauptursache der gemessenen beträchtlichen elektrischen Ströme sein kann“.

Sucht man die Ursache der elektrischen Ströme in den Lebensprozessen, dann liegt es nahe der Atmung einen bedeutenden Einfluss auf dieselben zuzusprechen. Eine Aenderung der Atmung müsste also dann auch in einen Galvanometerausschlag ihren Ausdruck finden.

Verf. ersetzt den Sauerstoff durch ein indifferentes Gas und zwar durch Wasserstoff. „Ein jüngeres Blatt von *Hydrangea Otaska* zeigte in gewöhnlicher Luft einen Sauerstoffauschlag von 32 Teilstrichen. Die Ruhelage bei stromloser Anordnung war stets bei Teilstrich 0. Nach Wasserstoffzuleitung sank er innerhalb 5 Minuten erst langsam, dann schneller auf Teilstrich 2, wo er sich konstant einstellte“. Wurde darauf der Wasserstoff durch Luft wieder verdrängt, dann war nach einigen Minuten der Teilstrich 26 wieder erreicht. In andern Fällen

zeigten sich gewisse Schwankungen, so dass z. B. der Wasserstoffauschlag anfänglich geringer war als einige Minuten darauf. Aus allen Versuchen aber ging hervor, dass der Sauerstoffentzug eine elektrische Spannungsänderung hervorrief und dass die ursprünglichen Spannungsverhältnisse näherungsweise sich wieder herstellten, wenn die normalen Atmungsbedingungen zurückkehrten. Die elektrischen Ströme in den Pflanzen sind also von der Atmung abhängig.

Wenn wir beobachten, dass auch nach Sauerstoffentzug nicht die Ruhelage bei stromloser Anordnung erreicht wird, sondern in einzelnen Fällen noch ein erheblicher Ausschlag — z. B. bei einem jungen Blatte von *Quercus pedunculata* 34 — bestehen bleibt, so wird dieser nach Verf. durch die intramolekulare Atmung hervorgerufen. Diese ist nun bei verschiedenen Pflanzen verschieden, also muss auch der Ausschlag nach der Verdrängung des Sauerstoffes ein ungleichartiger sein.

Der Umstand, dass nach der Wiederherstellung der ursprünglichen Atmungsverhältnisse nicht auch der ursprüngliche Sauerstoffauschlag, sondern fast ausnahmslos ein geringerer eintritt, dürfte darauf zurückzuführen sein, dass der anormale Zustand, in welchen der Pflanzenteil versetzt worden war, pathologisch nachwirkt.

In einer andern Versuchsreihe wird nur in der Umgebung der einen Elektrode dem atmenden Pflanzenteile der Sauerstoff entzogen, also damit eine Veränderung der Differenz der Atmungsintensität bewirkt. Das Resultat hiervon gibt Verf. in folgender Weise an: „Lasse ich den Wasserstoff im Gebiete der positiven Elektrode wirken, so wird der Ausschlag vergrößert. Sauerstoffentziehung an der negativen Elektrode veranlasst ein Sinken. Die Elektroden erfahren einzeln im Sinne ihrer ursprünglichen elektromotorischen Wirksamkeit einen Stromzuwachs“.

Die Veränderung der Differenz der Atmungsintensität wird also von einer Verschiebung der elektrischen Spannungsverhältnisse begleitet; es ist also auch aus dieser Versuchsreihe die Abhängigkeit der elektrischen Ströme von der Atmung zu erkennen.

Schwankungen in der Atmungsenergie sind durch Temperaturveränderungen zu erzielen. Verminderung der Temperatur setzt die Atmungsenergie herab, Erhöhung innerhalb gewisser Grenzen steigert sie.

Versuche mit elektromotorisch-wirkenden Objekten zeigten, „dass in einer sonst stromlosen Anordnung durch einseitiges Erwärmen Ausschläge im Elektrometer hervorgerufen werden können“ (im Maximum 9 Teilstriche). Wahrscheinlich spielen hier die Verdunstungsströme eine gewisse Rolle.

Die Ausschlagsdifferenzen, die Verf. bei Versuchen mit Blättern erhielt, sind nun so erhebliche, dass sie im wesentlichen jedenfalls auf die Veränderung der Atmungsenergie zurückzuführen sind.

Auch die Assimilation der Kohlensäure ist ein wichtiger Lebensprozess, der elektrische Erscheinungen nach sich ziehen kann. Um

den Einfluss desselben auf die Veränderung der elektrischen Spannung zu bestimmen, wurden die Versuchspflanzen zum Teil im Dunkeln, zum Teil bei Kohlensäureentzug untersucht.

Ein Blatt von *Quercus pedunculata* zeigte den Ausschlag + 17. Nach der Verdunklung sinkt der Ausschlag schnell, innerhalb 10 Minuten bis auf 10. Nach dem Erhellen steigt der Ausschlag wieder. Bei 28 ist er konstant. Die Verdunklung lässt den Ausschlag wieder zurückgehen bis auf 17 (nach 6 Minuten), die Belichtung wieder steigen bis zu 32.

Dieses Verhalten der Versuchspflanze, dem eine Reihe anderer Arten völlig adäquat war, zeigt, dass jedenfalls auch der Kohlensäure-assimilation ein gewisser Einfluss auf die elektrischen Ströme in Pflanzen zukommt. Derselbe ist allerdings im Verhältnis zu jenen der Atmung nur von untergeordneter Bedeutung.

(4. Stück folgt.)

## Vorstufen des Lebens.

Von Prof. **Luigi Luciani** in Florenz.

(Schluss.)

Man kann mit Leichtigkeit die äußern normalen Lebensbedingungen der amöboiden Organismen verändern, indem man physikalische, chemische oder physiologische Agentien künstlich auf sie einwirken lässt, welche im stande sind Reaktionen zu erzeugen, was so viel sagen will als die Lebensthätigkeiten der betreffenden Organismen in Bewegung zu setzen. Die einfachsten Reize sind ohne Zweifel die mechanischen, weshalb wir mit ihnen anfangen wollen.

Man hat schon lange beobachtet, dass ein einfacher Stoß auf das Gläschen des Objektträgers, auf welchem man mikroskopisch die Bewegungen einer Amöbe beobachten will, genügt, um dieselbe augenblicklich zum Stillstand zu bringen, und wenn der Stoß stark genug ist, sie zu veranlassen, die Pseudopodien oder protoplasmatischen Auswüchse einzuziehen. Wenn ferner die auf den Objektträger ausgeübten Stöße sich in häufigen Intervallen und mit einer gewissen Stärke wiederholen, dann steigern und summieren sich die durch jeden Reiz ausgeübten Wirkungen, so dass nach einer oder zwei Minuten ein wirklicher mechanischer Tetanus entsteht, während dessen eine konzentrische Zusammenziehung des ganzen Protoplasmas stattfindet, so dass die Amöbe eine kugelförmige Gestalt annimmt.

Außer den allgemeinen mechanischen Reizen hat man auch die Wirkungen lokaler Reize auf die Amöben untersucht, indem man sie mit stumpfen Körpern oder mit feinsten Nadeln berührte, drückte oder stach.

Die motorischen Reaktionen fehlen entweder gänzlich in diesem Fall oder beschränken sich auf den gereizten Teil oder übertragen

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Keller Robert

Artikel/Article: [Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie.  
193-206](#)