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

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXI. Band. **15. Dezember 1901.** **Nr. 24.**

Inhalt: **Wiesner**, Die Stellung der Blüten zum Lichte. — **Mühlmann**, Das Wachstum und das Alter. — **Green**, Die Enzyme. — **Rauber**, Der Ueberschuss an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung.

Die Stellung der Blüten zum Lichte.

Von J. Wiesner.

Das Wenden der Blüten vieler Pflanzen zum Lichte ist eine auffällige und deshalb lange bekannte Erscheinung. Der Klythia-Mythos und ähnliche Sagen deuten darauf hin, dass die Kenntnis dieser Erscheinung uralt ist.

Man hält das Auftreten von Blüten an der Licht- oder Schauseite der Inflorescenzen für ein heliotropisches Phänomen. In vielen Fällen ist dies auch richtig. Allein es kommt auch vor, dass die Blüten an den Lichtseiten der Inflorescenzen sich stärker ausbilden oder überhaupt nur hier zur Entwicklung gelangen, oder dass das Aufsuchen von starkem (diffusen) Zenithlicht seitens der Blüten nicht durch das Licht bewirkt wird. Außer den eben angedeuteten giebt es noch andere Erscheinungen der Lichtstellung von Blüten oder Blütenständen, welche nicht auf Heliotropismus beruhen.

Soweit sich das Wenden der Blüten zum Lichte auf Heliotropismus zurückführen lässt, habe ich diesen Gegenstand bereits zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht (Heliotropismus, zweiter Teil 1880). In den letzten zehn Jahren, in welchen mich Studien über den Lichtgenuss[1]) der Pflanzen beschäftigen, nahm ich den Gegenstand wieder auf und es gelang mir, demselben manchen neuen Gesichtspunkt abzugewinnen. Nunmehr bin ich zu dem Resultate gelangt, dass das Zustandekommen der Lichtstellung der Blüten eine große Mannigfaltigkeit darbietet, indem nicht nur zahlreiche Ursachen die Annahme bestimmter zweckmäßiger Lagen der Blüten zum Lichte be-

1) Biol. Centralbl. 1899, p. 1.

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

dingen, sondern auch sehr verschiedenartige Anpassungs- und Korrelationserscheinungen uns entgegentreten, wenn man die Pflanze in der genannten Beziehung aufmerksam betrachtet.

Ich will im nachfolgenden versuchen, eine Uebersicht über die wichtigeren meiner einschlägigen Beobachtungen zu geben, so weit dieselben in biologischer Beziehung von Interesse erscheinen, und werde später den ganzen Gegenstand mit eingehender physiologischer Begründung an anderer Stelle abhandeln.

1. Uebersicht über das Zustandekommen der Lichtstellung der Blüten. Aehnlich wie ich zwischen photometrischen und aphotometrischen Laubblättern unterschied[1]), lässt sich zum Zwecke der Uebersicht über das verschiedene Verhalten der Blüten zum Lichteinfalle zwischen photometrischen und aphotometrischen Blüten bezw. Inflorescenzen unterscheiden. Unter photometrischen Blüten und Blütenständen sind diejenigen zu verstehen, welche ihre Lage zum Lichte und zwar durch vom Lichte eingeleitete Bewegungen regulieren. Unter aphotometrischen Blüten bezw. Blütenständen verstehe ich hingegen diejenigen, auf welche das Licht keinen richtenden Einfluss ausübt. Diese Blüten nehmen entweder bestimmte Stellungen zum Lichte an oder nicht. Im ersteren Falle erfolgt ihre Richtung zum Lichte nicht durch dieses, sondern durch andere richtende Kräfte, vor allem durch die Schwerkraft.

Das Licht kann aber noch in anderer Weise als Richtung gebend (heliotropisch) auf die Stellung der Blüten zum Lichte einwirken, nämlich dadurch, dass es einseitig die Blütenentwicklung befördert. Wenn die Inflorescenzen bestimmter Pflanzen, z. B. *Rhinanthus alpinus* (*angustifolius*) einseitig beleuchtet sind, so entwickeln sich normale Blüten bloß an der Schauseite. An der entgegengesetzten Seite fehlen die Blüten entweder vollständig oder sind mehr oder weniger verkümmert. Man hat es hier mit einem speziellen Falle jener Erscheinung zu thun, welche ich als Phototrophie[2]) bezeichnet habe. Hierunter verstehe ich die an ungleichmäßig beleuchteten Pflanzen sich einstellende ausschließliche oder stärkere Entwicklung von Geweben oder Organen an der stärker beleuchteten Seite. Die Phototrophie der Inflorescenzen ist eine sehr häufige Erscheinung. Sie kommt auf eine vollständig andere Weise zu stande als das heliotropisch sich vollziehende Wenden der Blüten zum Lichte und muss von diesem physiologisch streng unterschieden werden, wenn sie auch demselben Zwecke wie dieses dient, nämlich die Blüte ins beste Licht zu stellen, damit diese von den sie befruchtenden Insekten rasch aufgefunden werden können. Ich unterscheide also zwischen photometrischen und

1) Biol. Centralbl. 1899, p. 1.

2) Wiesner, Ueber Trophien, Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch. 1895.

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

phototrophischen Inflorescenzen. Der Einfachheit der Uebersicht halber unterordne ich die letzteren den aphotometrischen. Man könnte sich aber auch ein anderes Einteilungsschema zurechtlegen. Doch dies ist Nebensache; es handelt sich mir in erster Linie um die Unterscheidung der Arten des Zustandekommens der Lichtstellung der Blüten und Inflorescenzen. Wie man diese Typen gruppiert, ist doch eine mehr sekundäre Sache.

Ich will nun diese hier kurz skizzierten Typen durch einige Beispiele anschaulich zu machen versuchen.

Als Beispiel aphotometrischer Blüten wähle ich zunächst die von *Sedum acre*, welche spontan dem Lichte sich darbieten.

Die Blüten von *Clematis Vitalba* haben das Bestreben, dem Zenith sich zuzukehren, und so das starke Oberlicht zu genießen. Die hierzu erforderliche Aufrichtung der Blütenstiele wird durch negativen Geotropismus bewirkt. Nur wenn die Inflorescenzen im tiefen Schatten des Laubes sich ausbilden und ein helleres Vorderlicht auf sie einwirkt, werden die Blütenstiele schwach positiv heliotropisch, und wenden sich diesem Vorderlichte zu. Dies setzt aber doch schon ein schwaches Etiolement der Blütenstiele voraus.

Die dichteren ährenartigen Inflorescenzen von *Verbascum nigrum*, *Thapsus* etc. und anderer auf freiem Standort auftretender Pflanzen werden durch starken negativen Geotropismus in ihrer Lichtstellung erhalten. Werden solche Blütenstände horizontal gelegt, so richten sie sich auf und gewinnen dadurch wieder ihre größte Auffälligkeit.

Solange derartige Inflorescenzen noch Blütenknospen tragen, werden sie sehr leicht und rasch geotropisch aufgerichtet. Sind die Blüten, welche an derartigen Inflorescenzen stehen, schon befruchtet, so unterbleibt die Aufrichtung der Inflorescenzaxe. Wenn an dichten ährenförmigen Inflorescenzen ein Teil der Blüten noch unbefruchtet ist, so hebt sich nur jener Teil der Inflorescenzaxe, welcher die unbefruchteten Blüten trägt. Ich habe dies zuerst an *Digitalis*-Arten[1]) beobachtet. Indem ich mit zahlreichen anderen Pflanzen derartige Versuche vornahm, gelangte ich zu dem in biologischer Beziehung gleichfalls interessanten Resultate, dass die Aufrichtung aphotometrischer Blütenstände nur dann erfolgt, wenn dieselben reichlich Blüten tragen und dicht gestellte Blüten enthalten, so dass solche Blütenstände sich augenfällig gestalten. Sind die Inflorescenzen locker und unauffällig, so unterbleibt die geotropische Aufrichtung der Blütenstandsaxe. Legt man z. B. den blühenden Stengel von *Prenanthes muralis*

1) Die Blüten von *Digitalis* sind photometrisch, aber im geotropischen Verhalten stimmt die Inflorescenz mit vielen aphotometrischen Blütenständen überein (s. weiter unten).

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

horizontal, so richtet sich derselbe selbst dann nicht auf, wenn sämtliche Blüten noch unbefruchtet sind, wohl aber erhebt sich jedes einzelne Blütenköpfchen. Jedes einzelne Blütenköpfchen erreicht dadurch die größte Auffälligkeit. Die Erhebung der Gesamtinfloreseenz unterbleibt, da eine solche Stellung des ganzen Blütenstandes der Pflanze keinen Vorteil bietet.

Dichte ährenartige Blütenstände von auf sehr sonnigen Standorten vorkommenden Blüten sind nicht phototroph. Selbst bei einseitiger Beleuchtung bilden sich die Blüten ringsum in gleich guter Weise aus. Auch manche auf weniger hohe Lichtintensitäten gestimmte Pflanzen zeigen dasselbe Verhalten, z. B. *Lamium album,* welches auf sonnigem und schattigem Standorte bei einseitiger Beleuchtung die Scheinquirle der Blüten allseits vollkommen gleichartig ausbildet. Die Infloreseenzen von *Rhinanthus alpinus* verhalten sich anders. In der Regel wird man alle Infloreseenzen eines Individuums dieser Pflanzen einseitig ausgebildet finden, sowohl die terminale als die seitlichen. Die Blüten stehen in den Infloreseenzen gewöhnlich drei-, zweireihig oder gar nur in einer Reihe. Die Blüten werden aber vierseitig angelegt und die photometrische Prüfung lehrt, was häufig schon durch den bloßen Augenschein klar wird, dass die Blüten an den Seiten der stärkeren oder der stärksten Beleuchtung zur Ausbildung kommen, an den Schattenseiten mehr oder minder vollständig verkümmern. Die Infloreseenzen von *Rhinanthus alpinus* bieten die Erscheinung der Phototrophie dar. Dass die Blüten dieser Pflanze an den Lichtseiten der Infloreseenzaxen erscheinen, ist keine heliotropische Erscheinung, sondern kommt durch Phototrophie zu stande. Ich komme weiter unten auf diese Erscheinung noch zurück und möchte bezüglich der letztgenannten Pflanze nur noch bemerken, dass bei allseitiger gleichmäßiger Beleuchtung eines Individuums derselben die terminale Infloreseenz sich regulär ausbildet, also entsprechend der Anlage, die Blüten vierreihig angeordnet sind. Da die seitlichen Blütensprosse nicht genügend geotropisch sind, um sich völlig aufzurichten, sind sie immer einseitig beleuchtet und unterliegen deshalb stets der Phototrophie.

Was die photometrischen Blüten anlangt, so ist es wohl nicht notwendig, Beispiele anzuführen, wenigstens nicht rücksichtlich des gewöhnlichen Falles, welcher auf positivem Heliotropismus beruht. Ich will nur daran erinnern, dass die photometrische Bewegung der Blüten bezw. Blütenstände in der Regel durch positiven Heliotropismus des Blütenstieles bezw. der Blütenstandsaxe vermittelt wird. Seltener sind es Teile der eigentlichen Blüte, z. B. bei *Colchicum autumnale* das Perigon, durch dessen positiven Heliotropismus die Blüte sich dem Lichte zukehrt. Ueber andere hierher gehörige Beispiele s. Heliotropismus, zweiter Teil.

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

Seltener als positiver Heliotropismus bewirken negativer Heliotropismus oder heliotropische Torsionen die photometrischen Blütenbewegungen. Diese Fälle werden unten besonders darzulegen sein.

2. Anpassung der Blütenstellung an die Lichtstärke. Auf freiem Standorte, wo der Lichtgenuss der Pflanzen (L) sich bis zum Maximum steigern kann (L = 1), sind die Blüten gewöhnlich nicht heliotropisch, sie sind hier also in der Regel aphotometrisch. Wie das aphotometrische Laubblatt bei reichstem Lichteinfall zur Geltung kommt, so auch, wenigstens in der Regel, auch die aphotometrische Blüte. Bei reichem Lichtzufluss 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 ihrer „Schaubarkeit" erreicht, was für ihre Beziehung zur Insektenwelt von Bedeutung ist.

So wie es Laubblätter giebt, welche den denkbar höchsten Grad der Photometrie erreichen — ich habe sie euphotometrische genannt —, so giebt es auch Blüten dieser Art. Das euphotometrische Blatt stellt sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zufallenden Lichtareals, die euphotometrische Blüte stellt ihren Blütenstiel in die Richtung des stärksten ihm zufallenden Lichtes und infolgedessen, wenigstens in der Regel, die Blütenöffnung senkrecht auf dieses Licht.

Es giebt sehr viele Pflanzen mit photometrischen Blüten. Als Beispiel führe ich die *Digitalis*-Arten an. In Blumenbeeten sind die Inflorescenzen von *Digitalis purpurea* einseitswendig und die einzelnen Exemplare der Pflanze stellen ihre Blüten nach den verschiedensten Richtungen. Die photometrische Bestimmung lehrt, dass jede einzelne Blüte sich genau nach jener Richtung wendet, von welcher sie das stärkste diffuse Licht empfängt. Lässt man junge Exemplare dieser Pflanze bei einseitigem Lichteinfall auf einem Stundenlaufwerk rotieren, so stellen sich die Blüten nach allen Richtungen, die Einseitswendigkeit des Blütenstandes ist aufgehoben. Lässt man die Pflanze sich unter einem dunkeln Recipienten, welcher einen Lichtspalt besitzt, ruhend entwickeln, so stellen sich die Blüten nach dem Lichteinfall.

Als euphotometrisch kann man aber die *Digitalis*-Blüten nicht bezeichnen. Die Kronen, welche ja den Hauptkörper der Blüten bilden und ihre „Schaubarkeit" bedingen, stehen nicht in der Richtung des stärksten auffallenden Lichtes, sondern in einem Vertikalschnitt der stärksten Himmelsbeleuchtung; im Bereiche dieses Vertikalschnittes haben sie aber eine verschiedene Neigung gegen den Horizont. Dieses

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

Neigen der Blüten in einem Vertikalschnitt der stärksten Himmelsbeleuchtung ist eine ungemein häufige Erscheinung, welche gewöhnlich durch das Gewicht der Blütenknospe bedingt wird. Um sich diese eigentümliche Lichtstellung der Blüten klar vorstellen zu können, erinnere man sich der anfangs stets nickenden Mohnblüte. Wie ich schon früher (Heliotropismus, zweiter Teil) zeigte, hängt die Krone nach dem Lichte über, was dadurch geschieht, dass der tiefer stehende Stengelteil der Blütenaxe positiv heliotropisch geworden ist. Derselbe wendet sich nach der Richtung des stärksten Lichtes. Infolge ihres Gewichtes hängt die Knospe über, und zwar nach dem Lichte. Die Richtungsebene vom heliotropischen Stengel und nickender Knospe entspricht dem oben genannten Vertikalschnitt der stärksten Himmelsbeleuchtung. In dieser Ebene hat sich die Knospe gesenkt, in dieser Ebene erhebt sie sich und kann dabei einen Bogen von 180° durchschreiten.

Euphotometrische Blüten sind nicht häufig. Der euphotometrische Charakter der Blüte kann sich begreiflicherweise nur einstellen, solange die Blüte noch im Knospenzustande sich befindet, da die geöffnete Blüte den Lichtzutritt zu dem heliotropischen Träger der Blüte hemmt. Euphotometrisch habe ich beispielsweise die Blütenknospe der Gartenwinde (*Ipomoea purpurea*) und der Gartenpetunie gefunden. Aber zur genauen euphotometrischen Ausbildung ist doch auch noch mäßiger Lichtzutritt erforderlich. Im vollen Lichte tritt sie nicht ein. Zweckmäßig erscheint der euphotometrische Charakter der Blüte nur bei solchen Gewächsen, welche auf kleine Lichtareale angewiesen sind.

Häufiger als nach der Richtung des stärksten diffusen Lichtes folgt die Blüte hellen Flächen, z. B. dem ganzen Oberlichte oder dem ganzen Vorderlicht oder einem größeren Stücke des Himmels, ohne in den beiden letzteren Fällen gerade die Richtung des stärksten Lichtes genau einzuhalten.

Die Pflanzen mit photometrischen Blüten lassen sehr verschiedene Grade der Fähigkeit, sich dem Lichte zuzuwenden, erkennen, worüber weiter unten Beispiele folgen.

Im allgemeinen kann man sagen, dass die aphotometrische Blüte den stärksten, die euphotometrische Blüte den geringsten Lichtstärken angepasst ist.

Es lässt sich im allgemeinen auch sagen, dass die phototrophischen Inflorescenzen sich als eine Anpassung an einseitige Beleuchtung, hingegen dichtblütige aphototrophische Inflorescenzen (z. B. die von *Verbascum*) als Anpassungen an allseitige Beleuchtung darstellen.

Aber so wie auf freien sonnigen Standorten Pflanzen mit heliotropischem Blütencharakter auftreten (es sind dies aber Gewächse, welche auch auf beschatteten Standorten fortkommen können, wie

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

Ranunculus acris und *Bellis perennis*), so giebt es auch Pflanzen, welche den aphotometrischen Charakter auch auf Standorten bewahren, welche nicht lichtreich sind, z. B. *Lamium album*, welche eben auch sowohl dem vollen Tageslichte als geringerer Lichtmenge angepasst ist.

Solcher Uebergangsformen giebt es außerordenlich viele. Auf einzelne derselben wird noch hingewiesen werden.

3. Oberlichtblumen und Vorderlichtblumen. Auf freiem Standorte auftretende Pflanzen besitzen in der Regel aphotometrische Blüten. Selten sind die Blüten solcher Standorte, wie eben erwähnt, photometrisch.

Die Blüten vieler auf freiem Standorte vorkommender Pflanzen nehmen eine unbestimmte Lage zum Lichte ein, sie suchen nicht das Maximum des Lichtes, weil sie auch in anderen Stellungen genügend Licht empfangen.

Unter den auf solchen Lokalitäten vorkommenden Gewächsen finden sich aber auch solche, welche das Oberlicht, und andere, welche das Vorderlicht aufsuchen. Das sind Beziehungen, welche vor allem auf den Genuss des diffusen Lichtes abzielen und weniger auf den des Sonnenlichtes. Die Vorderlichtblumen wehren durch ihre Stellung das stärkste Sonnenlicht geradezu ab.

Die Oberlichtblumen genießen das gesamte Tageslicht, wenn sie auf völlig freiem Standorte vorkommen. Wenn Oberlichtblumen im Walde auftreten, so kommt ihnen das stärkste Licht des Standortes, das Zenithlicht, zu gute[1]). Die meisten Umbelliferen besitzen Oberlichtblumen. Die Köpfe von *Carlina acaulis*, die aus Köpfchen sich zusammensetzenden, von oben gesehen, den doldenartigen Habitus nachahmenden Infloreseenzen von *Achillea Millefolium* seien als weitere Beispiele von Oberlichtblumen genannt. *Achillea Millefolium* und manche Umbelliferen (z. B. *Daucus Carota*) wenden sich bei einseitiger Beleuchtung gegen das stärkste Licht. Während sie auf freiem Standorte Oberlichtblumen bilden, zeigen sie bei einseitiger Beleuchtung Uebergänge zu den Vorderlichtblumen. Alle Oberlichtblumen haben die Fähigkeit, durch Geotropismus des Blütenstandsträgers sich als Oberlichtblumen zu behaupten, nämlich wenn sie durch Zufälle in geneigte Lage gekommen sind, rasch wieder die aufrechte Lage zu erreichen.

Ich habe schon früher (Heliotropismus, zweiter Teil) auf Pflanzen hingewiesen, welche selbst bei freier Exposition die Apertur ihrer Blüten vertikal stellen, z. B. *Geranium pratense*, sich also dem Vorderlichte zuwenden. Das Auftreten von Vorderlichtblumen ist durchaus kein seltenes. Als typisches Beispiel nenne ich die Sonnenblumen, die

---

1) In diesem Falle ist das Zenithlicht etwa doppelt so stark als das Vorderlicht. Biol. Centralbl. l. c., p. 5.

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

bekannten Blütenköpfe von *Helianthus annuus*, deren Stellung zum Lichte weiter unten näher erörtert werden soll.

Die Lichtmenge, welche den Oberlichtblumen zufällt, ist eine weitaus größere als die, welche die Vorderlichtblumen empfangen. Im ungünstigsten Falle ist die Menge des diffusen Oberlichtes doppelt so groß als die des Vorderlichtes, es kann aber die Menge des ersten im Vergleiche zum letzten selbst in unseren Gegenden viermal größer sein und selbst darüber[1]).

Die Vorderlichtblumen bilden ein Analogon zu den panphotometrischen Laubblättern[2]). Sowie diese eine beträchtliche Menge von diffusem Licht genießen, aber nicht das mögliche Maximum, hingegen das stärkste direkte Sonnenlicht abwehren, so auch die Vorderlichtblumen. Die vertikale Stellung ihrer Apertur bringt es mit sich, dass sie viel diffuses Licht empfangen, aber gerade das Licht hoher Intensität, nämlich das bei hohem Sonnenstande auf sie fallende parallele Licht, trifft sie unter spitzem Winkel, wird ihnen also in sehr geschwächtem Zustande zugeführt.

4. *Helianthus annuus*. Die Blütenköpfe dieser Pflanze, der bekannten Sonnenblume, bilden das beste Beispiel einer Vorderlichtblume. Am einfachsten gestalten sich die Bewegungen dieser Blumen, wenn die dieselbe tragende Pflanze unverzweigt ist und an einer nach Norden gewendeten Mauer steht, oder überhaupt nur vom Norden her Licht bekommt. Der anfangs aufrecht stehende Blütenkopf neigt sich noch im geschlossenen Zustande nach Norden. Anfangs hebt sich ein solcher Blütenkopf nachts etwas geotropisch, um während des Tages sich stärker nach Norden zu neigen. Während des Aufblühens neigt sich der Kopf immer mehr und mehr, bis er im völlig erblühten Zustande seine Apertur vertikal gestellt hat, also der die Inflorescenz tragende Teil der Blütenaxe horizontal geworden ist. Der Blütenkopf ist nunmehr nach Norden gewendet und behält während des Blühens diese Stellung; bei der Fruchtreife hängt er über, ist also wieder aus der vertikalen Lage herausgetreten; der Fruchtboden schaut zur Erde. Diese Vertikalstellung der Infleresceuz bildet, auch bei anderweitiger Orientierung der Pflanze zum Lichte, die Regel.

Ist der Stamm unverzweigt, trägt er nur einen terminalen Blütenkopf und ist die Pflanze frei exponiert, so wendet sich der noch ungeöffnete Kopf nach dem Südhimmel, nicht selten kleine Seitenbewegungen machend, auch nachts sich etwas geotropisch erhebend. Völlig geöffnet ist die Apertur des Blütenkopfes vertikal geworden und dem Südhimmel zugewendet.

---

1) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photometrischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien (1898).

2) Biol. Centralbl. l. c., p. 2.

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

In beiden bis jetzt betrachteten Fällen erfolgt die Neigung des Köpfchens nach dem stärksten Lichte dadurch, dass die Blütenstandsaxe positiv heliotropisch geworden ist; unter dem Gewichte des Blütenkopfes hängt derselbe nach dem stärksten Lichte über. Weshalb die Bewegung des Blütenkopfes in dem Momemte sistiert wird, wenn die Apertur die vertikale Lage erreicht hat, muss hier unerörtert bleiben[1]).

Dass das Gewicht des Blütenkopfes bei dessen Stellungnahme zum Lichte mitwirkt, lehren jene Exemplare der Sonnenblume, welche bei freier Exposition verzweigt sind. Die seitlichen Blütenaxen sind an sich schon schief gestellt, und die Neigung dieser Axen bestimmt schon die Richtung, nach welcher der Blütenkopf sich wendet. Welche Stellung eine solche Axe zur Hauptaxe der Pflanze auch immer haben mag, stets ist für jeden seitlich stehenden Blütenkopf die Möglichkeit geboten, dass er das Vorderlicht gänzlich oder fast ungeschmälert empfängt. — An verzweigten, einseitig beleuchteten Exemplaren der Sonnenblume kann man nicht selten die Wahrnehmung machen, dass sich alle Blütenköpfe nach außen, also nach dem stärksten ihnen zufallenden diffusen Lichte stellen. Insbesonders an kleinen, dünnstengeligen Spielarten der Sonnenblume ist dies oft zu bemerken. Es braucht wohl nicht näher auseinandergesetzt zu werden, dass diese Parallelstellung der ihrer Anlage nach verschieden orientierten Blumenköpfe dadurch erfolgt, dass sich alle tragenden Blütenaxen positiv heliotropisch dem starken Vorderlichte zuwenden.

Es wird häufig angegeben, dass die Sonnenblumen dem Laufe der Sonne folgen. Es ist dies aber nicht richtig. Schon die so auffällige vertikale Lage der geöffneten Sonnenblume lehrt, dass sie dem Laufe der Sonne nicht folgen kann, sie müsste ja im Sommer zu Mittag fast parallel zum Horizonte ihre Oeffnung stellen. Ihre zur Zeit des Erblühens vertikale Stellung der Apertur lehrt, dass die Blütenköpfe der horizontalen Projektion des Sonnenlaufes folgen könnten. Aber auch dies ist nicht der Fall.

5. Giebt es Blumen, welche sich mit der Sonne wenden? Es ist sehr häufig behauptet worden, dass nicht nur die Sonnenblume, sondern auch die Blüten zahlreicher anderer Pflanzen dem Laufe der Sonne folgen.

Genauere Beobachtungen hierüber hat aber, glaube ich, außer mir niemand angestellt. Ich habe angegeben (Heliotropismus, zweiter Teil), dass die Blüten mancher Pflanzen bis zu einer bestimmten Sonnenhöhe

---

1) Dass die noch ungeöffneten Köpfe von *Helianthus annuus* (passiv) heliotropische und (nur während der Nacht) geotropische Bewegungen machen, die Lage des völlig geöffneten Köpfchens aber fix ist, habe ich früher schon konstatiert (Heliotropismus, zweiter Teil). Zu demselben Resultate ist 18 Jahre später John H. Schaffner (Kansas) gekommen. S. Bot. Jahresbericht, 1898, I, p. 593.

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

dem Laufe der Sonne folgen. Ueber diese Sonnenhöhe hinaus werden die Wachstumsbewegungen, und auch die durch das Licht orientierten Wachstumsbewegungen, also die heliotropischen, sistiert infolge zu großer Intensität des Sonnenlichtes. Es wurde dies von mir in einer Zeit ausgesprochen, in welcher ich die Bedeutung des diffusen Lichtes nur rücksichtlich des Laubblattes erkannt hatte.

Dass der Heliotropismus, welcher für die Pflanze ein Behelf zur Ausnützung von wenig oder schwachem Lichte ist, durch diffuses Licht hervorgerufen wird, ist eine nunmehr sehr offen vor Augen liegende Thatsache, und dass in der Regel der Heliotropismus der Blüten und Blütenstände durch diffuses Licht hervorgerufen wird, ist leicht zu konstatieren.

In der Natur kann eine reine Wirkung von direktem (parallelen) Sonnenlichte nicht vorkommen, immer ist dasselbe mit diffusem (von unendlich viel Richtungen strahlendem) Lichte gemengt. Dieses gemischte Licht wirkt richtend auf die Blüten vieler Pflanzen. Bisher konnte ich nur konstatieren, dass die Blüten nicht den Richtungen der parallelen Strahlung, sondern einem hellen Stück des Himmels folgen. Es geht dies aus folgender Thatsache hervor. Dort, wo zahlreiche Blüten von der Sonne beschienen werden, aber ungleich starkes diffuses Licht empfangen (indem der Zutritt des letzteren, was so häufig vorkommt, in verschiedenem Grade abgeschnitten ist), stehen diese Blüten nicht untereinander parallel, was ja der Fall sein müsste, wenn die parallelen Sonnenstrahlen die Richtung dieser Blüten bedingen würden. Sie sind mehr oder minder verschieden gegen das Licht orientiert. Die photometrische Messung lehrt dann, dass jede Blüte sich nach dem diffusen Licht des ihr zufallenden Lichtareals orientiert, und wenn sie eine euphotometrische ist, sich genau in die Richtung des stärksten diffusen Lichtes stellt.

Diese Beobachtungen lassen es nur in geringem Grade wahrscheinlich erscheinen, schließen es aber nicht aus, dass Blüten existieren, welche dem täglichen Gange der Sonne folgen. Der Augenschein spricht auch dafür. Man findet z. B. die Blüten von *Ranunculus acris* an sonnigen Tagen morgens nach Osten, vor Sonnenuntergang nach Westen gewendet. Vergleicht man aber die Richtung der Sonnenstrahlen (z. B. durch Beobachtung der Richtung des Schattens eines vertikal aufgestellten Stabes), so wird man nicht selten Abweichungen der Blütenstellung von der Richtung der Sonnenstrahlen wahrnehmen. Es ist mir bisher nicht gelungen, eine Pflanze ausfindig zu machen, deren Blüten sich genau mit der Sonne wenden. Dass aber Pflanzenorgane existieren, welche heliotropisch so empfindlich sind, dass sie innerhalb zwölf Stunden sich succesive um 180° wenden, geht aus folgendem, von mir oft wiederholten Versuche hervor. Ich ließ ein Laufwerk konstruieren, welches sich in 24 Stunden einmal um seine

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

Axe dreht. Auf diesem Tageslaufwerk stellte ich Wickenkeimling (*Vicia sativa*) auf, welche ich bei Vertikalstellung der Axe sich drehen ließ, nachdem sie mit einem dunkeln Recipienten bedeckt worden waren, welcher nur durch einen Vertikalspalt Licht eintreten ließ. Dieser Versuch verlief in hellem, diffusem Lichte. Diese rotierenden Keimlinge waren den ganzen Tag über stets dem Spalt zugewendet. Gäbe es Pflanzen mit Blütenstielen, welche genau so heliotropisch empfindlich wären wie die Keimlinge dieser Wicken, so könnten die Blüten dieser Pflanzen sich mit der Sonne wenden, vorausgesetzt, dass die Intensität des Sonnenlichtes zur Hervorrufung des Heliotropismus nicht zu stark wäre.

Die Anpassung der Blütenstellung an das diffuse Licht erscheint uns sehr zweckmäßig, da die Pflanze während des Tages fortwährend dem diffusen Lichte ausgesetzt ist. Hingegen erscheint die Fähigkeit der Blüten, sich genau nach der Sonne zu wenden, nicht in demselben Maße zweckmäßig, da die Sonne oft tagelang nicht zum Vorschein kommt und während des einzelnen Tages doch häufig bedeckt ist. Kurzlebige Blüten würden häufig ihre Fähigkeit, mit der Sonne zu gehen, gar nicht bethätigen können. Aber auch die ungleiche heliotropische Reaktionsfähigkeit der Blüten tragenden Axen vieler Pflanzen schließt ihre Fähigkeit, in gleichmäßigem Tempo dem Gange der Sonne zu folgen, aus. Der Zweck des Wendens der Blüten bezw. der Blütenstände zum Licht besteht wohl hauptsächlich darin, diese Organe guter Beleuchtung zuzuführen, damit sie von den die Befruchtung vermittelnden Insekten rasch aufgefunden werden können. Und dieser Zweck wird vollständig erreicht, wenn sie vom stärksten diffusen Lichte oder bei freier Exposition vom stärksten gemischten Lichte beleuchtet werden.

6. *Impatiens Noli tangere.* Die Blüten dieser Pflanze hängen bekanntlich an schwanken Stielen. Die Axe der Krone ist dabei horizontal, die Blüte ist nach außen geöffnet und von einem Laubblatt überdeckt. Die Blüte gehört einer Infloreseenzaxe an, welche in der Achsel jenes Blattes steht, das sie später bedeckt. Die Infloreseenzaxe wird also über dem Blatte angelegt. Wie gelangt die Blüte unter das Blatt? Wie ich finde, geschieht dies durch negativen Heliotropismus der Infloreseenzaxe. Diese negativ heliotropische Bewegung erfolgt zunächst vom starken Zenithlicht weg, also nach abwärts, und sodann unterhalb des Blattes vom starken Seitenlicht weg. Letztere ergiebt sich aus folgender interessanten Beobachtung. Fasst man zwei benachbarte an der Licht-(Vorder-)Seite der Pflanzen stehende Blätter ins Auge, von welchem das eine zur rechten, das andere zur linken Hand des Beschauers gelegen ist, so findet man, dass die Blütenstandsaxe an dem rechts liegenden Blatte nach rechts, an dem links liegenden Blatte nach links sich gewendet hat, sich also in beiden

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

Fällen von dem hellen Lichte nach dem schwächeren kehrte. In der so angenommenen Lage der Infloreseenzen kommt die Blüte zur vollkommenen Ausbildung, und nunmehr ist sie von einem Laubblatte wie von einem Dache überdeckt. Später treten andere Richtungsbewegungen der Infloreseenzaxe ein, wodurch die sich ausbildenden Früchte wieder über dem Blatte zu stehen kommen.

7. Hängende Blütenknospen. Die Blütenknospen vieler Pflanzen, die ungeöffneten Blütenknospen mancher Kompositen, aber auch die mit noch ungeöffneten Blüten versehenen Dolden mancher Umbelliferen und anderweitige Infloreseenzen vieler Gewächse hängen nach abwärts. Auf das Zustandekommen dieses Ueberhängens kann ich hier nur vorübergehend reflektieren und bemerke, dass ich früher schon (Heliotropismus, zweiter Teil) bezüglich *Papaver* zeigte, dass das Ueberhängen der Blütenknospen nach dem Lichte hin durch den positiven Heliotropismus des älteren im starken Wachstum befindlichen Teiles des die Blüte tragenden Stengels eingeleitet wird, und die relativ schwere, am weichen plastischen Ende des Stengels befindliche Knospe nach dem Lichte, nämlich nach der Seite der stärkeren Beleuchtung, überhängt (s. oben p. 15). Das Gewicht der Knospe wirkt bei dem Ueberhängen in der Regel mit, aber es bedarf nicht immer des Heliotropismus des die Blüte tragenden Stengels, damit die Knospe nach dem Lichte überhängt. So werden die ungeöffneten Köpfe der Georgine gewöhnlich dem Vorderlichte dadurch zugeführt, dass die Infloreseenzaxe schon spontan einen schiefen Wuchs besitzt, von dem tragenden Laubsprosse weg nach außen gerichtet ist und somit das Köpfchen nach außen, d. i. dem Vorderlichte zugewendet, nickt.

Während des Aufblühens verhalten sich die nickenden Knospen verschieden. Bei *Cyclamen europaeum* behält die geöffnete Blüte ihre frühere Lage. Ich habe zahlreiche Exemplare dieser Pflanze in Bezug auf die Blütenlage genau untersucht und habe stets gefunden, dass sowohl die Blütenknospe als auch die geöffnete Blüte nach dem Lichte überhängt.

Ein anderer Fall ist durch *Leontodon hastile* repräsentiert. Lässt man den Blütenschaft, so lange er noch aufrecht ist, welken, so wird der obere Teil desselben weich und das ungeöffnete Köpfchen hängt nun hinab. Gerade jene Region des Schaftes, welche unter normalen Verhältnissen nach abwärts gekrümmt ist, krümmt sich auch bei dem Welkungsversuche. Starke Transpiration des Laubes vermittelt unter normalen Verhältnissen das Nicken des geschlossenen Köpfchens. Der von mir vor langer Zeit schon nachgewiesene absteigende Wasserstrom kommt hier zur Geltung und auch in vielen anderen Fällen des Nickens von Blütenknospen. Da der ältere Teil des noch wachsenden Blütenschaftes positiv heliotropisch ist, so wird es verständlich, warum die Blütenköpfchen von *Leontodon hastile* gewöhnlich nach dem Lichte

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

überhängen. Das geöffnete Blütenköpfchen steht wieder aufrecht. Welchen Zweck das Hängen des ungeöffneten Blütenköpfchens hat, ist noch nicht aufgeklärt. Aber sicher ist es, dass während des Oeffnens des Köpfchens dieses geringeren Lichtintensitäten ausgesetzt ist, als wenn es fortwährend aufrecht stünde. Aber die grünen Blätter des Hüllkelches sind während des Nickens stärker beleuchtet als bei aufrechter Stellung des Blütenkopfes und infolgedessen zu ausgiebigerer Assimilation befähigt.

Bei *Helianthus annuus* geht, wie schon oben erwähnt, das Nicken der Knospen nur bis zur Horizontalstellung der Blütenstandsaxe[1]), welche Richtung während des Blühens erhalten bleibt.

Wieder ein anderer Fall ist durch *Geranium pratense* repräsentiert. Die Blütenknospe hängt nach abwärts, die Erhebung erfolgt zur Zeit des Oeffnens nur so weit, bis die horizontale Richtung der Blütenaxe erreicht ist, wodurch die Blüten dieser Pflanze zu Vorderlichtblumen werden.

Die Blüten des Mohns verhalten sich im ganzen so wie die Köpfchen von *Leontodon hastile*. Aber die Apertur der Blüte bleibt gewöhnlich lange vertikal. Während eines großen Teiles des Blühens hat also *Papaver somniferum* Vorderlichtblumen.

8. *Digitalis grandiflora.* Diese Pflanze bietet ein sehr klares Beispiel für das Zusammenwirken mehrerer Einrichtungen zum Zwecke einer passenden Lichtstellung der Blüten dar. Die Inflorescenzaxe ist positiv heliotropisch und wendet sich bei einseitiger Beleuchtung schwach zum Lichte, wodurch bedingt wird, dass das noch weiche, fast plastische, mit schweren Blütenknospen besetzte Ende der Blütenstandsaxe stark nach dem Lichte überhängt. So werden die Blütenknospen schon durch ihr eigenes Gewicht mehr oder weniger stark nach der Lichtseite hingeneigt. Bei der Entfaltung der Blütenknospen kommt nun der positive Heliotropismus der Blütenstiele zur Geltung und die einzelnen Blüten stellen sich in die Richtung des einfallenden Lichtes, in der bereits oben genau geschilderten Weise, und zwar an der wieder geotropisch aufgerichteten Blütenstandsaxe. Die Inflorescenz wird dadurch einseitswendig und auffälliger, als wenn die einzelnen Blüten nach allen Richtungen ausstrahlen würden. Der Blütenstand dieser Pflanze teilt die Eigenschaft aller augenfälligen Inflorescenzen: aus der vertikalen Lage gebracht, richtet er sich geotropisch auf, in welcher Stellung er den höchsten Grad der Augenfälligkeit besitzt. Dass nur jener Teil der Inflorescenzaxe sich aufrichtet, welcher Blütenknospen oder noch unbefruchtete Blüten trägt, ist schon oben erwähnt worden.

1) In Südtirol fand ich an manchen Orten (Bozen, Gries, Meran etc.) eine hohe, dünnstengelige Varietät der Sonnenblume in Gärten kultiviert, deren Köpfe mehr oder minder stark schon während des Blühens nach abwärts hängen.

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

9. *Melampyrum silvaticum.* Ich führe die Lichtstellung der Blüten auch dieser Pflanze besonders an, weil hier, wie im vorangegangenen Falle, eine Komplikation in der Verursachung der genannten Erscheinung vorliegt, aber eine Komplikation, welche schwieriger als bei *Digitalis* zu entwirren ist.

Bei *Melampyrum* können sich zum Zwecke einer passenden Lichtstellung der Blüten kombinieren: positiver Heliotropismus der Blütenstiele, heliotropische Torsion der Blütenstandsaxe und Phototrophie der Inflorescenzen.

Bei einseitiger Beleuchtung der Blütenstände wenden sich die Blüten dem Lichte zu, wie gewöhnlich infolge positiven Heliotropismus der Blütenstiele[1]).

Ich beschreibe nun jenen Fall, welcher eintritt, wenn die Pflanze im tiefen Waldesschatten steht, stark vom Zenith her beleuchtet und schwächer, aber von allen Seiten gleichmäßig, durch das Vorderlicht. In diesem Falle hat der terminale Blütentrieb einen anderen Charakter als sämtliche seitliche Blütenstände. Im terminalen Triebe strahlen alle Blüten, entsprechend der decussierten Anordnung der Blätter nach vier Richtungen. In den Achseln der Blätter sind sämtliche Blüten ausgebildet, welche also gleichfalls nach vier Richtungen ausstrahlen. Im terminalen Triebe ist also keine Spur von Phototrophie zu bemerken. Die Seitentriebe werden entweder phototroph, indem, wenn die ursprüngliche Blattstellung beibehalten wird, die Blüten bloß an der Vorderseite (Lichtseite) zur Ausbildung gelangen, oder es tritt Torsion der Internodien ein, die Blätter und Blüten sind dann zweireihig angeordnet.

Bei einseitiger Beleuchtung wird auch der terminale Trieb phototroph, indem sich die Blüten bloß an der Lichtseite ausbilden und dann auch noch positiv heliotropisch stellen, wie schon erwähnt wurde.

Da die der Anlage nach vierreihigen Blätter auch im schiefen Lichte durch Drehung der Internodien zweireihig werden können, wobei alle Blätter in eine Ebene zu liegen kommen und dann senkrecht auf das stärkste auf sie einfallende Licht zu stehen kommen, so ist zu erkennen, dass hier auch heliotropische Torsionen (Heliotropismus, zweiter Teil) im Spiele sein können. Die in der Achsel der Blätter stehenden Blüten stehen nunmehr in der Richtung des stärksten auffallenden Lichtes und senkrecht zur Lage der Blätter. [107]

Das Wachstum und das Alter.

Von **M. Mühlmann.**

In der Lehre von der Ursache der senilen Atrophie und des Todes an Altersschwäche lassen sich zwei Richtungen unterscheiden. Am

1) S. Heliotrop., II, wo auch nachgewiesen ist, dass auch die Corollen mancher *Melampyrum*-Art positiv heliotropisch sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Wiesner Julius Ritter

Artikel/Article: Die Stellung der BluÌˆten zum Lichte. 801-814