

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Zur Erklärung der Blattstellung der sogen. Kompaßpflanze.

Von

Adolf Mayer.

Mit 1 Textfigur.

Unter Kompaßpflanzen versteht man bekanntlich grüne Gewächse, die ihre Blätter mehr oder weniger genau in die Meridianebene einstellen. Unter den europäischen Repräsentanten kommt für das Studium meines Wissens allein die Komposite *Lactuca scariola* in Betracht, von der durch Stahl (Jena) eine vortreffliche Monographie mit Abbildung gegeben ist, welche letztere, da sie durch keine bessere ersetzt werden kann, wir umstehend in etwas verkleinertem Maßstabe reproduzieren. Auch zur Erklärung der Erscheinung hat der Jenenser Botaniker und Pflanzenphysiologe einen wichtigen Beitrag geliefert. Im wesentlichen lautet derselbe wie folgt: „Das Licht der aufgehenden Sonne fällt bei einem Teil der in Entstehung begriffenen Blätter auf die Rückseite, bei einem anderen unter mehr oder minder spitzem Winkel auf die Vorderseite. Diese letzteren Blätter werden die notwendigen Krümmungen resp. Torsionen ausführen, bis sie mit ihrer Oberseite senkrecht zum Sonnenlichte stehen. Bald nimmt aber infolge der starken Beleuchtung und der gesteigerten Transpiration die Wachstumsintensität und mit ihr die Fähigkeit, heliotropische Bewegungen

1) Andere Pflanzen, wie *Aplopappus rubiginosus*, *Lactuca saligna* und *viminea* und *Chondrilla juncea* zeigen die Erscheinung in minder vollkommener Weise, und die amerikanische Kompaßpflanze *Silphium laciniatum* ist wegen ihrer großen, nicht regelmäßig eingepflanzten Blätter wenig zu Versuchen geeignet.

2) Stahl, Über sogenannte Kompaßpflanzen, 1883, S. 10. Vgl. Hansgirg, Phyllobiologie, 1903, S. 144.

auszuführen, ab: die Blätter verharren in der eingenommenen Stellung. Gegen Abend, wo die Wachstumsbedingungen wieder günstiger werden, nehmen dann die in der Knospenlage nach Westen schauenden Blätter die Senkrechtstellung zum Lichte der



Fig. 1.

untergehenden Sonne ein“.

Mit dieser Erläuterung ist sicher ein großer Schritt getan, um zu einer befriedigenden Einsicht in das auf den ersten Anblick so befremdende Phänomen zu gelangen. Doch bleibt noch ein und der andere dunkle Punkt, den ich experimentell zu erläutern versucht habe.

Als solche dunklen Punkte möchte ich namhaft machen:

1. Nach dem Stahl-schen Erklärungsversuche sollte man meinen, daß die Ost- und Westblätter einfach durch eine Biegung nach oben ihre Meridianstellung erreichen müßten. Eine Torsion des Blattstengels scheint bei ihnen unnötig zur Erlangung des Resultats.—Dies entspricht aber nicht völlig den Tatsachen. Auch die Stengel der rein östlich oder westlich inserierten Blätter werden nicht nach der Stengelachse zugebogen, sondern mehr oder weniger

um die eigene Achse gewunden und weichen infolgedessen seitlich aus, so daß sie nicht etwa gegen die Stengelachse klappen, sondern einen Schiefstand nach Süden oder nach Norden zu einnehmen,

bis der Winkel erreicht wird, der überhaupt für ein Blatt von derselben Etage auch in der nicht durch das Licht orientierten Stellung, also z. B. für die bloß im diffusen Lichte erzogenen Pflanzen charakteristisch ist. Dies ist von mir in zahlreichen Beobachtungen an wild gewachsenen oder gehegten Pflanzen deutlich beobachtet worden und auch an der Zeichnung von Stahl, z. B. an Blatt 2, 6, 7, 11 von unten sehr wohl erkenntlich. Biegung des Blattstengels ohne Torsion kommt überhaupt nicht regelmäßig vor.

2. Wenn die Stahlsche Erklärungsweise erschöpfend wäre, sollte man erwarten, daß an einer Ost- oder Westwand stehende Pflanzen die Meridianstellung, wenn auch langsamer, aber in der gleichen Vollkommenheit wie freistehende Pflanzen zeigen müßten. Dies ist aber nach meiner Erfahrung nicht der Fall. Stahl gibt an: „Pflanzen, die nur in den Morgenstunden von der Sonne beschienen werden, stellen ihre Blätter senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne. Diese Beschreibung erscheint zunächst nicht ganz durchsichtig, da eine wirkliche Senkrechtstellung bei den östlich inserierten Blättern, für welche doch diese Behauptung in erster Linie gilt, überhaupt nicht angeht, ohne die Unterseite ein wenig nach oben zu kehren. Ein solches Überschreiten der Meridianebene, ein förmliches Umkippen wird aber niemals beobachtet. —

Ich selber habe, wie gesagt, weder diese Erscheinung, noch gut ausgeprägte Torsionen bei östlich oder westlich exponierten Pflanzen bemerkt, doch sind solche Versuche nicht in erschöpfender Anzahl unternommen worden. Entscheidender sind daher für mich in dieser Beziehung zahlreiche Versuche, die ich so angestellt habe, daß ich Pflanzen in Töpfen geradestehend oder aus leicht ersichtlichen Gründen mit der Achse nach dem Nordpol gerichtet, so nach der Sonne von Stunde zu Stunde gedreht habe, daß diese sie wesentlich immer nur von einer Seite beschien. Nach der Stahlschen Erklärungsweise hätte man erwarten sollen, daß sich auch Blätter solcher Pflanzen (wenigstens die meist exponierten Blätter) senkrecht auf den Strahl des einfallenden Lichtes einstellen würden, was aber nicht der Fall war. Und auch Torsionen wurden hierbei so gut wie keine wahrgenommen. —

Meine eigenen, im Laufe der Darstellung zu beschreibenden Beobachtungen lassen sich am besten erklären durch die folgende Hypothese, die davon Ausgang nimmt, daß in allen Fällen der Orientierung nach der Meridianebene Drehung des Blattstiels stattfindet.

Die Torsion kommt nur zustande, wenn ein Blatt von beiden Seiten ungleich lang der Sonnenbestrahlung ausgesetzt ist, und findet stets in einem Sinne statt, diese Ungleichheit zu vermindern. Dies wird bei der gewöhnlichen dreiseitigen Bestrahlung erreicht, wenn das Blatt sich in die Meridianebene einstellt. Ostsonne und Westsonne aber wirken am kräftigsten, das Blatt in diese Stellung zu zwingen.

Die Hypothese erscheint durchaus rationell. Denn wenn eine Bestrahlung auf der einen Blattseite größer ist als auf der anderen, bleibt nach Abzug beider voneinander ein Rest von bewegender Kraft über, der eben für das Zustandekommen der Bewegung in Anspruch genommen wird. Und daß es durch die Wirkung dieser Kraft zu einer Drehung und nicht bloß zu einer Beugung des Blattes kommt, kann so erklärt werden, daß eben die Kräfte auf Vorder- und Hinterseite nicht gleichzeitig wirken, somit ihren Ansatzpunkt (wegen der Verschiebung des sich streckenden Gewebeteiles) nicht genau an derselben Stelle haben werden¹⁾.

1) Man könnte sich auch leiten lassen durch folgende Argumentation, die wenigstens im wesentlichen keine weiteren hypothetischen Unterstellungen in Anspruch nimmt, als die für den negativen Heliotropismus der Blattstiele ohnehin notwendig ist, nämlich das stärkere Wachstum der dem Lichte zugekehrten Seite. —

Wenn nämlich die Blätter irgend eine andere Stellung einnehmen als die rein öst- oder westliche, muß notwendig, wenn sie z. B. auf der Ostseite stehen, die eine Kante des Blattstiels, resp. die eine Hälfte des Blattes dem Morgenlichte mehr zugekehrt sein als die andere, und je mehr die Stellung sich der rein südlichen oder nördlichen nähert, sogar die andere dem Lichte abgekehrte Seite beschatten. Hierdurch allein würde nun freilich nur eine seitliche Krümmung der Blattachse erfolgen, aber keine Torsion. Nun kommt aber nach der Morgensonne die Mittagsonne, die auf die Südblätter keinen Einfluß hat, weil die Blätter, bei dem Hochstande jener, gerade auf sie zu wachsen, und welche auch bei den Nordblättern wenigstens nur eine Krümmung aber keine Torsion veranlassen könnte, und dann die Westsonne, die gerade die entgegengesetzte Seite des Blattes und des Stengels trifft, so daß nun das Gesamtergebnis von Ost- oder Westsonne, die Wiederausgleichung der durch die entgegengesetzte Stellung erlangten Krümmung zu sein scheint. Nun braucht man aber nur daran zu denken, und, wenn man es nicht weiß, nur einen Pflropfenzieher, an dessen Form der Blattstiel eines gedrehten Blattes der Kompaßpflanze stark erinnert, mit einiger Aufmerksamkeit zu betrachten, um dessen inne zu werden, daß eine schraubig gedrehte Fläche dadurch charakterisiert ist, daß die äußeren Ränder länger sind als die Mittellinie, gleichwie man ja auch, eine Wendeltreppe dicht an der Außenwand ersteigend, einen längeren und darum weniger steilen Weg macht, als wenn man sich mehr nach der Mitte hält.

Die durch die Ostsonne bewirkte Biegung wird also durch die Westsonne nur ausgeglichen werden können, wenn die Beschleunigung des Wachstums einer Kante durch die

Nehmen wir z. B. ein Blatt, das auf der Nordostseite des Stengels angewachsen ist, so wird ein solches morgens von 3—6 Uhr auf der Rückseite bestrahlt, von 6—6 Uhr abends auf der Vorderseite und von 6—9 Uhr abends auf der Rückseite. Macht zusammen 12 Stunden von vorne und 6 von hinten. Die Bedingung zur Drehung ist erfüllt, und der Sinn der Drehung muß sein in der Richtung eines Uhrzeigers, bis die Süd-Nordstellung erreicht ist. — Oder ein Blatt sei südöstlich inseriert. Bestrahlung von 3 Uhr morgens bis 3 Uhr nachmittags von der Rückseite und von da bis 9 Uhr abends von der Vorderseite. Es muß negative Drehung — im umgekehrten Sinne des Zeigers einer Uhr — stattfinden, bis die Süd-Nordstellung erreicht ist. —

Die auf der Nord- und auf der Südseite des Stengels eingepflanzten Blätter genießen der größten Ungleichheit der Bestrahlung. Die ersten werden beinahe nur auf der Vorderseite bestrahlt, die letzteren wenigstens bei steiler Blattstellung, wie sie den jungen Blättern im Anfang der Reaktion eigentümlich ist, beinahe nur auf der Rückseite und lediglich bei einer Blattstellung im stumpfen Winkel und bei sehr hochstehender Sonne zur Zeit der längsten Tage auf der Vorderseite, aber dann auch einseitig auf dieser (Vorderseite) allein. Hier sind also die Bedingungen zur Torsion in ausgedehntestem Maße vorhanden, aber die Richtung derselben bleibt unbestimmt, da die Torsionsarbeit in beiden Richtungen die gleiche ist. Somit ist der Zufall entscheidend; eine kleine zufällige Neigung des Blattes, Mithilfe des Windes, Beschattung durch benachbarte Pflanzen oder Gegenstände, Ungleichheit der Beleuchtung am Morgen und am Abend oder durch Bewölkung sind dann ohne Zweifel bestimmend für die Richtung, die so gewählt wird, daß die endgültige Stellung mit dem kleinsten Aufwand an Arbeit erreicht wird. Die Umstände sind aber meist zu verwickelt, oder es bleiben einige Unbekannte, um die Richtung in allen Fällen voraussagen zu können, resp. die vorhandene zu erklären. Aber die Tatsachen

Belichtung genau so groß ist, wie die Verzögerung im umgekehrten Falle. Bleibt aber in beiden Fällen das Wachstum des Blattstiels und der demselben nahe gelegenen Partie beinahe ebenso stark zurück — und dies ist ohnedies theoretisch einleuchtend — wie die entgegengesetzte, so muß, da die Mitte in beiden Fällen im Nachteil ist, die pflanzliche Drehung die Folge sein, und zwar muß die Drehung solange fortgehen, bis die Meridianstellung erreicht ist, denn dann ist der Einfluß der Ost- und Westsonne gleich, während die Südsonne das Blatt überhaupt nur streift. — Nach längerer Überlegung habe ich mich aber der im Texte erläuterten Erklärungsweise zugewendet. —

stimmen wenigstens insofern vortrefflich, daß, wie auch die Stahlsche Abbildung beweist, die Drehungen in verschiedenen Richtungen statthaben, + oder —, mit dem Zeiger einer Uhr oder in der entgegengesetzten Richtung. —

Ich besitze zahlreiche Belege dafür, und die einfachste Beobachtung genügt, dieselben zu vermehren, daß diese Richtung der Torsion bei den Blättern einer und derselben Pflanze verschieden und also nicht wie bei der der meisten Schlingpflanzen eine angeborene Eigenschaft ist, wodurch zugleich erhellt, daß sie auch nicht mit der rechts oder links gerichteten Schraubenlinie des Blattstandes im Zusammenhang steht. So stellte ich im Sommer (23. Juli 1909) bei einer recht gut in der Meridianebene orientierten, freistehenden Pflanze von 13 Blättern — wovon nur 3 nicht tordiert — die folgenden Verhältnisse fest:

	Insertion:	Torsion:
Blatt 1	SW	—
„ 2	O	0
„ 3	NW	—
„ 4	SSO	+
„ 5	NNO	+
„ 6	SW	—
„ 7	O	—
„ 8	NW	—
„ 9	SSO	+
„ 10	SSW	0
„ 11	SW	0
„ 12	O	—
„ 13	NW	+

Die Divergenz der Blattstellung entspricht, wie man sieht, mehr dem Bruche $\frac{2}{5}$, was aber nicht sehr von der Angabe Stahls: $\frac{3}{8}$ abweicht. Winkel 144° gegenüber 135° . Hier stehen also sechs negative Windungen von Blattstielen vier positiven gegenüber, und Blätter, die genau übereinanderstehen, zeigen meist Windungen in demselben Sinne.

Die nach Osten eingepflanzten Blätter endlich genießen von von 3 Uhr morgens bis 12 Uhr die Vorderbestrahlung, von 12 bis 9 Uhr abends die Rückenbestrahlung, und bei den westlich eingepflanzten ist es umgekehrt. Hier ist eine Gleichung vorhanden in bezug auf die horizontalen Himmelsrichtungen, und eine Torsion dürfte nicht stattfinden, findet auch tatsächlich nicht statt, wenn

man nur die Blattspreiten in Betracht zieht, die bei oberflächlicher Betrachtung einfach um eine Horizontalachse in die Vertikalebene Süd-Nord nach oben gebogen erscheinen. Dennoch hat auch hier eine Drehung des Blattstengels um die eigene Achse statt, die darauf beruht, daß das Blatt den ihm durch das morphologische Gesetz angewiesenen Winkel an der Hauptachse beibehält. Dies kann aber gleichzeitig mit der Einstellung des Blattes in die Vertikalebene nur geschehen durch eine Torsion des Stengels.

Die Erklärung dieser leichter der Aufmerksamkeit entgehenden Torsion kann aber offenbar aus dem gleichen Gesichtspunkte wie für die erst besprochenen Fälle gegeben werden, wenn man die naheliegende (ergänzende und keineswegs modifizierende) Annahme macht, daß die den Stunden nach gleich lange, aber wegen des sehr ungleichen Bestrahlungswinkels sehr ungleich intensive Beleuchtung der Ost- und der Westblätter eine Bewegung bewerkstelligen wird. Und sollte es sich bei dieser Bewegung auch nur um eine heliotropische Beugung der Blätter nach oben zu handeln, so folgt auch in diesem Falle aus dieser Beugung¹⁾ und der gleichzeitigen Befolgung des morphologischen Gesetzes eines bestimmten Blattwinkels die Notwendigkeit der Torsion. Diese wäre dann gewissermaßen ein Resultat zweier Biegungen, die, wiederum an verschiedenen Punkten ansetzend, eine Drehung hervorbringen müssen. Zugleich wäre dies ein interessantes Beispiel einer Kombination einer rein mechanisch zu erklärenden Erscheinung mit einer übermaschinellen²⁾ nach den Prinzipien der Mechanik, wenn nicht die Blattstellung selber sich aus dem positiven Geotropismus hinreichend erklären läßt, was, da gerade die Blätter der Kompaßpflanze demselben in starkem Maße unterworfen sind³⁾, nicht zu den Unmöglichkeiten gerechnet werden dürfte. In diesem Falle wäre die Torsion als eine aus negativem Heliotropismus und positivem Geotropismus resultierende Bewegung zu fassen, welche beiden Kräfte, wenn sie

1) Das Stattfinden einer solchen Beugung ist durch mehrere Versuche bewiesen, bei denen eine Torsion wegen der einseitigen Beleuchtung immer von derselben Seite (durch Drehung der Töpfe in der oben beschriebenen Weise) nicht stattfinden konnte.

2) Im Sinne von Uexküll. Vgl. dessen „Die Umwelt und Innenwelt der Tiere“, 1909.

3) Beim Experimentieren mit der Pflanze hat man fortwährend mit geotropischen Erscheinungen zu tun. So z. B. ändert sich die Blattstellung bei Pflanzen, die man der unteren Blätter beraubte, sehr stark, durch eine Beugung der stehengebliebenen Blätter nach unten, was stark an die Bewegung der Seitensprosse bei der Tanne nach Entfernung des Mittelsprosses (Waldhornbildung) erinnert. —

nur an verschiedenen Teilen des Blattes ansetzen, ja notwendig zu einer drehenden Bewegung führen müssen. —

Aber warum zeigen Pflanzen, die so nach der Sonne gedreht werden, daß sie immer Licht von derselben Seite empfangen, keine ausgesprochene Torsion? Hier ist doch die Bedingung, die wir in unserer Hypothese gestellt haben, erfüllt, und empfangen die beiden Seiten eines und desselben Blattes höchst ungleiche Mengen von Licht, nämlich auf der der Sonne abgekehrten Seite gar keines, so daß hier die Differenz die maximale Größe, nämlich die des Minuenden erreicht. —

Um diese Frage zu beantworten, muß man neben der eigentlichen Formulierung die nähere Erklärung, die wir von unserer Hypothese gegeben haben, berücksichtigen. Zum Eintritt einer Torsion gehören prinzipiell immer wenigstens zwei Kräfte, von denen die eine an einem etwas anderen Punkte einsetzt als die andere, und diese Bedingung ist bei der einseitigen Beleuchtung nicht erfüllt. Daher kommt es unter diesen Umständen wesentlich nur zu Beugungs-, nicht aber zu Torsionserscheinungen. Die ersteren aber werden tatsächlich beobachtet.

Sehr stark begünstigt wird die eben entwickelte Vorstellung durch einige Versuche, die zunächst mehr aus methodischen Gründen angestellt wurden, die aber auch für die Erklärung selber Bedeutung haben. Wenn sich nämlich die Tage dem Herbste nähern, oder auch, wenn man im Hochsommer wegen der Lokalität, über die man verfügt, nur einen beschränkten Teil des Himmelsgewölbes benutzen kann, so kann man sich offenbar dadurch helfen, daß man die für die Torsion nachweislich unwirksame mittlere Position, die unter gewöhnlichen Umständen durch die Südsonne gegeben ist, ganz ausschaltet, diese freilich dennoch benutzt, aber nur, indem man sie — in bezug auf die Pflanze — von rechts oder von links einfallen läßt und nur dafür sorgt, daß diese Rechts- und Linksstrahlung nach der Anzahl der Stunden einander das Gleichgewicht halten. Ich habe dies dadurch zu erreichen versucht, daß ich Topfpflanzen von 8 Uhr morgens bis 1 Uhr nachmittags in einem gewissen und während dieser Zeit unbeweglichen Stande der Sonne exponierte, dann diese Pflanzen plötzlich um 90° dem Laufe der Sonne entgegen drehte und sie von 1—6 Uhr in dieser neuen Stellung exponierte. Durch diese Art der Versuchsführung wirkt die Südostsonne gleich wie im Hochsommer und bei allseitig freiem Himmel die Ostsonne, die Südwestsonne gleich der West-

sonne und die Südsonne ist — nicht faktisch, im Gegenteile, da sie vielmehr gerade die Hauptwirkung tut — aber in bezug auf die Position der Pflanze zur Sonne ausgeschaltet. Auch mit Spiegeln könnte man arbeiten, wobei dann eine jede Bestrahlung tordierend wirken müßte. Nur wird dabei das nacheinander in gleichzeitig miteinander verwandelt, wovon man nicht weiß (ja nach der von uns gewählten Erklärungsweise argwöhnen muß, daß dies nicht der Fall ist), ob dies dieselbe Wirkung tut, und auch in bezug auf die Intensität und die genaue Richtung der gespiegelten Strahlen bieten sich nicht unerhebliche Schwierigkeiten. —

Die von mir gewählte Versuchsanstellung dient aber nicht bloß der Methode, sie hat auch den Vorteil, daß noch eine prinzipielle Frage durch dieselbe beantwortet werden kann, nämlich die nach der spezifischen heliotropischen Qualität der Strahlen verschiedener Himmelsgegenden. Man konnte ja daran denken, daß die Ost- und Westsonne wegen der dickeren Luftschicht, die dieselbe durchdringen muß, gewisser Strahlen, die für heliotropische Wirkung in Betracht kommen könnten, (durch Absorption) beraubt sein könnten. Gerade die stark brechbaren, denen wir eine solche Wirkung zuschreiben, werden bekanntlich stark absorbiert, und es gibt zudem nach unseren neueren Einsichten in die Vielheit der Strahlengattungen so manche, die noch nicht einmal experimentell in dieser Richtung untersucht sind, daß einige Skepsis in die Unveränderlichkeit der jetzt bestehenden Annahmen hier wohl am Platze ist. —

Ich teile hier ein Versuchsergebnis aus dem Spätsommer des Jahres 1911 mit: Eine Pflanze, die die letzten Wochen ganz im Schatten verweilt und bis dahin keine Torsionserscheinungen gezeigt hatte, wurde in der eben beschriebenen Weise — bei gutem sonnenhellen Wetter während beinahe der ganzen Versuchszeit — vom 28. August an wochenlang exponiert. —

Am 30. August wurde der Eintritt von deutlicher Torsion an einigen Blättern wahrgenommen. Am 4. Sept. wurden Messungen vorgenommen, welche ergaben:

Blatt Nr.	Insertion	Torsion	Die Blattfläche
			ist orientiert nach (bezogen auf die Morgenstellung):
8 von oben	S	— 90°	SSW—NNO
7	NO	— 90°	SW—NO
6	WSW	+ 80°	WSW—ONO
5	OSW	+ 20°	} noch geneigt gegen den Horizont
4	NNW	— 20°	

Blatt Nr.	Insertion	Torsion	Die Blattfläche ist orientiert nach (bezogen auf die Morgenstellung):
3	SSW	— 40°	annähernd SSW—NNO
2	ONO	— 80°	WSW—ONO
1	NW	+ 80°	WSW—ONO

Seitdem sind noch vier kleinere Blätter nachgewachsen, die noch aufrecht stehen und keine Torsion zeigen. —

Eine Woche später wurde wieder eine Messung vorgenommen:

Blatt Nr. (dieselb. Nummern beibeh.)	Insertion	Torsion	Die Blattfläche orientiert nach:
8 von oben	S	— 80°	S—N
7	NO	— 90°	SSW—NNO
6	WSW	+ 90°	WSW—ONO
5	OSO	+ 20°	geneigt gegen Horizont
4	NNW	— 20°	” ” ”
3	SSW	— 80°	SSW—NNO
2	ONO	— 80°	WSW—ONO
1	WNW	+ 80°	W

Die jungen Blätter sind noch wenig gewunden. —

Hieraus ergibt sich:

1. daß die Reaktionsfähigkeit erst in einem gewissen Stadium der Entwicklung beginnt, etwa am 5. jüngsten Blatt. Doch ist das natürlich einigermaßen variabel und von der Raschheit der Entwicklung abhängig;

2. daß die einmal erlangte Stellung später ziemlich unverändert bleibt. Daher ist an der Pflanze die ganze Geschichte des Wetters nachträglich abzulesen. (Daß Blatt 5 und 4 wenig reagieren, liegt vermutlich auch an vermindertem Sonnenschein in der Zeit ihrer größten Reaktionsfähigkeit. Wenigstens zeigen gleichzeitig ebenso behandelte Pflanzen ähnliche Unregelmäßigkeiten);

3. daß die Blätter in diesen Versuchen sich einstellten nicht nach Süd-Nord, sondern im Mittel nach Südwest-Nordost, resp. nach der Drehung um 90° (Nachmittagsstellung) nach Südost-Nordwest, ganz entsprechend unserer Voraussetzung, daß die Meridianebene nur die Folge ist eines Kompromisses verschiedener Kräfte (die nur unter gewöhnlichen Umständen die Ost- und die Westsonne sind), aber mit der willkürlichen Änderung dieser Voraussetzung sich sehr deutlich verschiebt und zwar in der Richtung und in dem Grade, wie dies theoretisch vorauszusehen war. Deshalb

ist die Blattebene auch in Wirklichkeit keineswegs immer Süd-Nord. Große Aussicht dazu ist allerdings in der flachen Prairie. Hier in Heidelberg ist es aber gewöhnlich SSW-NNO, da die Ostsonne durch die im Osten liegenden Berge einige Morgenstunden an der Wirksamkeit verhindert wird.

Es ist genau damit, wie mit der Blattstellung der das intensive Licht suchenden diaheliotropischen Blätter der meisten Pflanzen, die auch nicht immer nach Süden, sondern je nach der Lokalität etwas abweichend nach dem stärksten Sonnen- oder (nach Wiesner) zerstreuten Lichte mit ihrer Fläche gerichtet sind.

Außerdem beweisen die Versuche vielleicht, daß es nicht so sehr auf die Lichtqualität aus den verschiedenen Himmelsrichtungen ankommt, und methodologisch, daß man auch bei beschränkter Sonne über die in Rede stehende Erscheinung arbeiten kann, wenn man nur Drehungen der ganzen Pflanzen vornimmt in einem Sinne, wie er sich aus dem eben beschriebenen Versuche ergibt.

Was nun den Zweck oder den Nutzen der Erscheinung angeht, so komme ich vorläufig zu folgendem Resultate:

Der Vorteil, der dadurch erreicht wird, dürfte sein, die längst dauernde Bestrahlung zu erzielen bei Vermeidung einer zu großen Intensität, die nur die Erreichung von — für den Assimilationsakt — ungünstigeren Temperaturen zur Folge haben würde¹⁾. Und zumal gilt dies bei starren Pflanzen, die nicht durch bleibende oder gar tägliche Orientierung die günstigste Stellung erreichen können. Ähnlich wie, um einige ähnliche Fälle zum Vergleiche heranzuziehen, die Schattenpflanzen, die bei ihren der Assimilation ungünstigen Standorten durch eine kleine Atmung wieder gut machen müssen, was ihnen in dem Kampf ums Dasein an raschem Erwerb von Kohlenstoff fehlt; ähnlich wie die Fettpflanzen, die wegen ihrer schwachen Diffusion nur schwierig Kohlensäure aufnehmen und dafür durch eine unvollkommene Atmung bei dieser ein Produkt erzeugen, das wieder, ohne der Pflanze zur Nachtzeit entfliehen

1) Bei amerikanischen Kompaßpflanzen könnte man auch daran denken, daß eine in der Meridianebene flache Pflanze den dort herrschenden Winden den geringsten Widerstand darbieten würde. Aber es erscheint mir als eine unzulässige Teleologie, eine Naturkraft für die Abwehr einer ganz anderen in Anspruch zu nehmen, nicht weil so etwas überhaupt unmöglich wäre, sondern weil die natürliche Entwicklung einer derartigen Abhängigkeit zu unwahrscheinlich ist. Eine andere Hypothese: Sicherung gegen Hagelschlag gehört bereits der Geschichte an. Sie stammt von Delpino. Vgl. Haussg. Phyllobiologie, 1903, S. 141.

zu können, der Ausgangspunkt wird zu einer erneuten Produktion¹⁾; ebenso richten sich die starren und wenig blattreichen Kompaßpflanzen in einer Weise nach dem Sonnenlichte, die ihnen ein Maximum von Ausnützung des Lichtes verbürgt. Starr und wenig blattreich zu sein, ist aber für diese Pflanzen andererseits ein Vorteil, da sie echte Lichtpflanzen — Schuttpflanzen oder Prairiepflanzen — sind, die bei der großen Lichtfülle, der sie exponiert sind auch dem Winde widerstehen müssen. Bei anderen, mehr krautigen Gewächsen, die ihre Blätter zudem einem schon geschwächten Lichte gegenüber nahe in die günstigste Position bringen können, ist die Maximalproduktion für jedes einzelne Blatt nicht möglich, da eines das andere seitlich beschattet, aber auch minder wichtig, wenn die Pflanze nur insgesamt eine große Menge von organischer Substanz erzeugt. Ein stark beschattetes Blatt, das mehr veratmet, als produziert, mag hier immerhin zugrunde gehen. Es bleiben genug andere übrig, die an seiner Statt dem Gesamtorganismus Assimilate zuführen. Bei vereinzelt stehenden und stark verholzten Blättern, die dafür aber der Trockenheit gut widerstehen, ist es anders.

Die aufgestellte Behauptung aber, daß eine Blattfläche in der Meridianebene die längstdauernde Belichtung genießt, ist unmittelbar einzusehen. Denn bei einer solchen, wenn sie wirklich starr ist, passiert die Sonne nur einmal, um 12 Uhr mittags, den Punkt, wo der Sinus des Einfallswinkels — das Maß der Intensität des Lichts — gleich Null wird, während bei einer Ostweststellung dieser Fall zweimal am Tage eintreten würde, wofür überdies in dieser letzten Position selbst an den Polen nicht allzufern liegenden Gegenden²⁾ die Intensität des Gesamtlichtes geringer ist, und dazu

1) Ich wähle diese Beispiele, weil ich über dieselben selbst gearbeitet habe. Vgl. Landw. Versuchsst. 18, S. 410, 21, S. 277, 1887, S. 127. Verslagen en mededeelingen d. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam, (3) IX.

2) Nur an den Polen würden die mittleren Intensitäten gleich sein. — In den Tropen ist es anders. Dort würde die Süd nordstellung eine sehr viel geringere Beleuchtungsintensität gewähren, mit welchem Umstand bei der Erbauung der Tropenhäuser, die alle nach Ost-West sich erstrecken und die Front nach Süd und Nord kehren, bekanntlich gerechnet wird. Aus den Tropen sind uns freilich meines Wissens bislang keine Kompaßpflanzen bekannt. Aber dort herrscht ja auch nicht die Prairie, sondern der Tropenwald. Bemerkenswert ist immerhin, daß der Verbreitungsbezirk der amerikanischen Kompaßpflanze wesentlich südlich von 45° ist (Wisconsin bis Texas). Diese Frage spielt auch eine Rolle bei der Anlage der sogen. Wellenbeete, und in der Tat lehrt hier der an der Gartenbauschule zu Dahlem angestellte Versuch, daß hier die Meridianstellung die größere Produktion gibt. Vgl. Prometheus, 1911, Nr. 49.

mit einer schlechteren Verteilung dieser Intensität. Dies gilt aber namentlich für eine Pflanze, der eine große Intensität gerade zur Zeit, wo die Sonne ohnehin die größte Kraft hat, nachteilig sein könnte. Eine solche Pflanze ist aber die *Lactuca scariola* aus dem eben angeführten Grunde und zeigt es überdies direkt durch ihren stark entwickelten negativen Heliotropismus. —

Auf diese Weise wird es ja auch wohl erklärlich, was sonst einiges Kopfzerbrechen machen könnte, daß eine Erscheinung, die eine so einfache Erklärung zuläßt, nicht allgemeiner gefunden wird.

Zwar hat sich ja nach den Mitteilungen von Stahl bereits die Anzahl von Pflanzen, die wenigstens Anfänge der Kompaßstellung ihrer Blätter zeigen, schon etwas vermehrt. Aber befremdend bleibt es doch, daß es nach unserem bisherigen Wissen in der alten und in der neuen Welt nur je eine typische Kompaßpflanze gibt, bei der man nicht nach der Erscheinung zu suchen braucht, bei denen vielmehr umgekehrt die Erscheinung so stark ins Auge fällt, daß wir nach einer Erklärung derselben suchen. Dieses Befremden wird aber sehr wesentlich gemildert, wenn wir nicht den Nutzen der Kompaßstellung in dem Schutz gegen die lebensgefährliche Hitze der Sonne, sondern in einer völligeren Ausnützung des vorhandenen Lichts zu suchen anfangen. Des Schutzes gegen Sonnenbrand bedürfen gar viele Pflanzen; aber eine möglichst große Ausnützung des Lichts gerade auf diese besondere Weise anzustreben, liegt nur Pflanzen ob, die dieses Ziel nicht durch dichten Blattstand und eine reiche Belaubung und durch eine heliotropische Beweglichkeit ihrer Blattspreiten erreichen können. Es ist dies ein besonderer Fall, für den eine besondere Organisation dann doch weniger auffällig erscheint. —

Als ich noch mehr an den Schaden durch Hitze dachte, habe ich die Wärmeempfindlichkeit der *Lactuca scariola* experimentell zu prüfen versucht.

Ich fand nun zwar in vergleichenden Versuchen die Blätter der Kompaßpflanze ziemlich empfindlich gegen höhere Temperaturen. Schon bei 53° in Wasser, langsam erhitzt, zeigen die Blätter erhebliche Schädigungen, während *Sedum album* diese Temperatur, die nachgewiesenerweise im Freien von Pflanzenorganen öfters erreicht wird, gut übersteht. Auch die gemeine Melde, eine echte Schuttpflanze, zeigte sich höheren Temperaturen gegenüber widerstandsfähiger. Einige Gewächse ertragen also etwas höhere Temperaturen; andere, namentlich krautartige, wie z. B. Brennessel, sind aber nach meinen Versuchen ziemlich empfindlich — namentlich

in ihren jüngeren Teilen —, und die Unterschiede erscheinen mir überhaupt nicht bedeutend genug, um darauf die Theorie des Hitzeschadens und seines Vermeidens zu begründen. Dazu habe ich in dem furchtbar heißen Sommer 1911, mit 36° C im Schatten, keine eigentlichen Hitzschäden an völlig der Sonne ausgesetzten und nur unvollkommenen oder gar nicht orientierten Kompaßpflanzen wahrgenommen, wohl dürre Blätter infolge des Wassermangels.

Dagegen erscheint mir sehr plausibel, daß gerade die *Lactuca scariola*, die unter den krautartigen Pflanzen sozusagen das starre System vertritt, dieses bloße Gerippe einer Pflanze, auf eine mögliche Ausnützung des Lichts bedacht sein muß, um auf ihrem dürren Standorte eine genügende Anzahl von geflügeltem Samen zu erzeugen, die die Fortdauer ihres Geschlechtes auf noch unbesiedeltem Schuterrain in der Konkurrenz mit anderen Pflanzen zu verbürgen. Die gewöhnliche Weise, durch die Darbietung der Blattfläche senkrecht zum Lichte möglichst viel von diesem aufzufangen, läßt hier im Stiche, nicht allein, weil die hierzu nötige Beweglichkeit nicht vorhanden ist, sondern wäre auch nachteilig, weil auf diese Weise höhere Temperaturen erreicht werden würden, die aber nicht so sehr bedenklich sind als Tötungstemperaturen, sondern weil dabei das Optimum der Assimilation, das doch wohl nicht über 40° gesucht werden darf, überschritten und zugleich die Atmung, deren große, mit der Temperatur proportional schreitende Zunahme¹⁾ schließlich die Produktion von organischer Substanz illusorisch macht, ganz enorm gesteigert wird. Es kommen also hier zwar die hohen Insolationstemperaturen gar sehr in Betracht, aber nicht als perniziöse Instanzen, sondern nur als für das Hauptgeschäft der Pflanze ungünstige Faktoren²⁾. — Daneben wird freilich auch daran zu denken sein, daß eine Blattstellung, die dem stärksten Lichte die hohe Kante darbietet, auch in bezug auf die Einschränkung der Transpiration die günstigere ist. Dieser Gesichtspunkt ist ja allgemein bekannt und auch in bezug auf die *Eucalyptus*-Bäume des trockenen Australiens anerkannt. — So wird er

1) Vgl. Adolf Mayer, Landwirtsch. Versuchszt., 19, S. 340; auch Lehrbuch der Agrikulturchemie, 1905, S. 112.

2) Hier wäre auch an Beziehungen zu denken zwischen Luxuskonsumtion bei hoher Temperatur — infolge gesteigerter Atmung — und negativem Heliotropismus. Der von der Sonne stärkst beschienene Pflanzenteil muß infolgedessen am langsamsten wachsen. Dies ist eine Beziehung, auf die in der Pflanzenphysiologie bisher wohl zu wenig geachtet wurde.

auch für Schutt- und Prairiepflanzen von gleichfalls trockenem Standorte gelten dürfen. Bei ihnen ist die Versorgung mit mineralischen Substanzen, wozu die Transpiration in erster Linie dient, nicht so wichtig, ja muß oft im Gegenteil in seinem Übermaße verhindert werden. Hierbei ist aber noch insbesondere zu berücksichtigen, daß auch durch die Verhütung der Trockenheit dem Blatte jene hohen Temperaturen erspart bleiben, die wir soeben noch aus anderen Gründen als ungünstig für hohe Produktionen von organischer Substanz erkannt haben.

Im wesentlichen deckt sich die Stahl'sche Vorstellung von dem Nutzen der Erscheinung mit der meinen. Aber jene ist noch weniger deutlich ausgearbeitet. Stahl nennt als Vorteile: „Geringerer Wasserverlust durch Transpiration, Milderung des zu intensiven Sonnenlichtes“, wobei aber undeutlich bleibt, worin der Schaden der zu großen Intensität liegen kann. Ich habe zunächst an der Hand von dieser Beschreibung an zu große Hitze gedacht. um aber auf Grund von meiner in dieser Beziehung ziemlich negativen Erfahrung bei dem Schaden durch nutzlos gesteigerte Atmung anzulanden.

Außer meinen Versuchsergebnissen, die zu den eben dargelegten Anschauungen zu nötigen scheinen, möchte ich dann noch kurz einige andere anführen, die später verlassenen Versuchshypothesen dienen sollten, dennoch aber auf Mitteilung einen gewissen Anspruch erheben können, da deren Kenntnis anderen Untersuchern vielleicht Mühe sparen wird:

1. Von oben beleuchtete, mit der Pflanzenachse auf die Sonne gerichtete Pflanzen behalten lange den Rosettenhabitus bei und schießen schwer in den Stengel, während die Blätter wenig Breitenwachstum zeigen, die Mittelrippe stark entwickeln, kraus werden, an den Boden gedrückt bleiben, aber keine eigentliche Torsion zeigen. —

2. Entfernt man in der empfindlichen Periode die eine Seite eines Blattes bis zum Blattstiel, so tritt nach einigen Tagen eine scharfe Biegung der Blattachse ein, so daß der Blattstummel eine halbmondförmige Gestalt erhält. Der Blattstiel steht dann auf der konkaven Seite. —

3. Abgeschnittene Stengel der *Lactuca scariola* eignen sich nicht sonderlich zu Versuchen, da diese länger dauern als das normale Leben solcher Stengel, doch sind auch bei ihnen nachträglich eintretende Torsionen der Blattstiele mit leichter Mühe nachweisbar.

4. Endlich habe ich noch Versuche gemacht über den Einfluß der Trockenheit (Nicht-Begießens) auf die Pflanze, wobei sich natürlich der bekannte und aus der Turgeszenz erklärliche Einfluß des Begießens auf das Erheben des Mittelstengels aus der Rosette ergab, also daß — z. B. am 20. Juni 1910 die stark begossenen Exemplare im Durchschnitt die doppelte Anzahl am stehenden Stengel sitzender Blätter, verglichen mit der Blätterzahl an der Rosette, zeigten, während bei den schwach begossenen Pflanzen diese Zahl nahezu einander gleich war.

Insofern durch mangelnde Feuchtigkeit in der Jugend die Erhebung des Stengels aus der Rosette sich verspätet, ist natürlich auch dieses Umstandes wegen zunächst von der Kompaßstellung der Blätter gerade bei den trocken gehaltenen Exemplaren wenig zu sehen. — Der Habitus der Blätter ist dabei ziemlich von der zugeführten Feuchtigkeit abhängig. Je feuchter, je gezackter werden dieselben, also gerade umgekehrt wie bei *Taraxacum officinale*.

Ich hoffe, daß die gemachten Mitteilungen dazu dienen mögen, das Interesse der Pflanzenphysiologen für das Studium der Erscheinungen an den Kompaßpflanzen mehr rege zu machen. Wenn man, meinen bisherigen Erfahrungen folgend, die, wie ich besonders hervorheben möchte, ganz ohne Laboratorium und wissenschaftlichen Apparat gemacht worden sind, die Blätter gerade in der empfindlichsten Periode mit Hilfe von Drehapparaten der Sonne oder ohne solche dem elektrischen Lichte aussetzt, so werden sich rasch wichtige Tatsachen erlangen lassen, die vielleicht selbst das Wesen der Torsion im Pflanzenreiche überhaupt deutlich zu machen berufen sein dürften. Feststehende Tatsachen sind es ja, deren die wachsende Wissenschaft bedarf, und ich hoffe hier einen Weg gewiesen zu haben, einige solche zu erlangen, die eine bleibende Bedeutung behalten werden, auch wenn unsere jetzigen Theorien längst durch bessere und einfachere ersetzt sein werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Mayer Adolf Theodor

Artikel/Article: [Zur Erklärung der Blattstellung der sogen. Kompaßpflanze. 359-374](#)