Studien über die Wirkung äusserer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. I.

Von
Friedrich Czapek.

Hierzu Tafel XVIII und drei Abbildungen im Text.

Unter dem obigen Titel beabsichtige ich im Laufe der Zeit eine Reihe kleinerer Specialuntersuchungen zu veröffentlichen, welche, von gemeinsamen Gesichtspunkten aus angestellt, einen Beitrag zur Aufhellung des Gesammtgebietes unseres Gegenstandes bilden sollen.

Bekanntlich war es W. Hofmeister, welcher die organographische Bedeutung dieses Grenzgebietes von Morphologie und Physiologie in klarer Weise zuerst erkannte und in seiner „Allgemeinen Morphologie" behandelte. Auf diese Darstellung, welche begreiflicherweise in vielen Punkten noch der nöthigen empirischen Grundlagen entbehrte, folgte eine grosse Reihe trefflicher Bearbeitungen einschlägiger Dinge, welche uns gegenwärtig als hauptsächliches Material dienen. Ich erinnere nur an die Experimentaluntersuchungen Pfeffer's über Marchantia, die zahlreichen werthvollen Arbeiten Goebel's, die bekannten Versuche Leitgeb's an Farnprothallien und Lebermoosen, die Untersuchungen Vöchting's, Frank's und anderer Forscher.

Einen Markstein in der Geschichte unseres Gegenstandes bildet die berühmte Arbeit J. v. Sachs' „Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile" (1879), eine der ausgezeichnetsten Arbeiten der gesammten botanischen Litteratur, gleich hervorragend durch die experimentelle Behandlung der Specialfragen, wie durch die weitausschauende Beurtheilung des zum ersten Male betretenen Forschungsgebietes. Der Weg, den Sachs damals eingeschlagen, gilt heute noch ebenso, nämlich durch eingehende monographische Studien den Grund zu späteren allgemeinen Ergebnissen zu legen. Die gedankenreiche Beschränkung bezüglich der Verallgemeinerung der gewonnenen Gesichtspunkte in der Sachs'schen Arbeit ist nicht hoch genug anzuschlagen.

Meine längeren Studien über die geo- und phototropischen Reizerscheinungen machten mir immer klarer, dass bei dem so mannigfachen Ineinandergreifen heterogener Factoren gegenwärtig noch nicht die mindeste Uebersicht der Gestaltungserscheinungen möglich ist,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0428-1

und dass nur eingehende Behandlung möglichst vieler Einzelfälle vorläufig Rath schaffen könne.

Diese einzelnen Erfahrungen, wie sie sich im Laufe meiner Untersuchungen ergaben, werden das beste Bild der thatsächlichen Verhältnisse geben, und mit weiterem Vorschreiten der Forschung wird die Anwendung der von Sachs als zum Ziele führend erkannten monographischen Methode immer mehr gerechtfertigt erscheinen.

I. Die Plagiotropie der Sprosse von Cucurbita Pepo.

Sachs hat die Richtungsursachen und die Entstehung der eigenthümlichen Formverhältnisse der Cucurbita Pepo nicht weiter aufgehellt, obwohl Versuche, diese Pflanze betreffend, in der Sachs'schen Arbeit mitgetheilt werden.[1]) Hat daher der Fall von Cucurbita schon historisches Interesse durch die Bearbeitung durch Sachs, so ist er noch in vieler anderer Hinsicht lehrreich, indem manche Dinge hier besonders klar und einfach in Erscheinung treten.

Zunächst will ich bezüglich meiner Versuche bemerken, dass sie sämmtlich an ausgewählten kräftigen Topfexemplaren vorgenommen wurden. Viele Experimente sind nur an solchen Pflanzen ausführbar, und es steht mir andererseits gegenwärtig leider kein Territorium zur Ausführung von Versuchen im freien Lande zur Verfügung. Die Cultur der Pflanzen geschah in einem geräumigen hölzernen Vermehrungskasten, welcher an einem Südfenster meines Arbeitszimmers stand und von Morgen an bis nach Mittag Sonne hatte. Unter diesen Verhältnissen gediehen die Pflanzen recht wohl und bildeten grosse Blattflächen aus, wie auch die umstehende Abbildung zeigt. Die cultivirte Varietät war „gelber genetzter Riesenmelonenkürbis", von der Firma Haage & Schmidt in Erfurt bezogen.

Wie auch Sachs erwähnt, ist das Hypocotyl von Cucurbita orthotrop und reagirt auf einseitige Beleuchtung positiv phototropisch. Diese Eigenschaften behält es bis zum Abschlusse seiner Entwickelung unverändert bei. Es wird niemals plagiotrop und krümmt sich auch bei intensivster Besonnung niemals negativ phototropisch. In der feuchten Luft meines Culturraumes beobachtete ich aber eine andere bisher nicht hervorgehobene Erscheinung, nämlich Dorsiventralwerden des Hypocotyls durch Entwickelung von Adventivwurzeln an der Schattenseite der einseitig beleuchteten Pflanzen. Während der Keimung und der Entwickelung des Hypocotyls standen die Töpfe der

1) Arbeiten des botanischen Institutes in Würzburg, Bd. II, 2. Heft pag. 272 bis 275 (1879).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0429-9

Versuchspflanzen vollkommen unverrückt an einer Stelle, und die Pflanzen wendeten unausgesetzt dieselbe Flanke dem einfallenden Lichte zu. Die Beleuchtungsverhältnisse suchte ich dadurch möglichst günstig zu gestalten, dass ich das Zimmergewächshaus in das Doppelfenster hineinschob, so dass die Vorderwand direct an das äussere Fenster stiess.

Die Wurzelbildung begann erst nach völliger Entwickelung der Hypocotyle an den fast ausgewachsenen Organen. Alle Wurzeln standen an der Schattenflanke des Hypocotyls; die besonnte Seite bildete niemals Wurzeln aus. Eine localisirte Wurzeln ausbildende Partie des Hypocotyls liess sich nicht unterscheiden. Die Wurzeln brachen theils 1 cm über der Erde, theils in der Mitte des Hypocotyls hervor. Auch die Basis des Epicotyls betheiligte sich (mitunter sehr reichlich) an der Wurzelbildung, indem knapp oberhalb der Insertions-

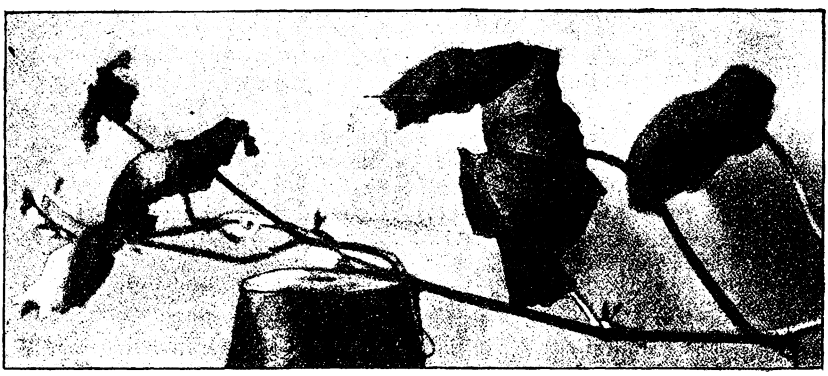


Fig. 1. Cucurbita Pepo, in einseitig einfallendem Lichte erzogen.

ebene der Keimlappen öfters ein Wurzelbüschel hervorspross. War die Pflanze mit der Symmetrieebene beider Cotyledonen parallel zum Fenster orientirt, so traten die Wurzeln zwischendurch und oberhalb der Keimblätter hervor. Fiel die Symmetrieebene mit der Lichteinfallsrichtung zusammen, so wurden nur neben dem Cotyledon der Schattenflanke Wurzeln gebildet. Die Wurzeln waren plagiotrop (Grenzwinkel 45°), mitunter verzweigt.

Offenbar localisirt die einseitige Beleuchtung die Wurzelbildung in der angegebenen Weise. Diese Vermuthung wurde sofort bestätigt, als ich die Hypocotyle ihre Wurzeln im diffusen Lichte des Zimmers auf dem Klinostaten ausbilden liess. Die Wurzeln erschienen nun über alle Flanken gleichmässig vertheilt. Nicht jede Pflanze verhält sich wie Cucurbita. So konnte ich an Coleus-Stecklingen, die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0430-0

sich unter den gleichen äusseren Bedingungen wie die Kürbiskeimlinge befanden, sehen, dass die aus dem Stamm hervorbrechenden Wurzeln allseitig an sämmtlichen vier Flanken entstanden. Coleus wird daher nicht dorsiventral durch einseitige Belichtung, während das Cucurbitahypocotyl unter den gleichen Verhältnissen seinen radiären Bau verliert.

Es schliessen sich die an Kürbishypocotylen zu beobachtenden Phänomene wohl am nächsten an der Wirkung einseitig einfallenden Lichtes auf die Ausbildung von Wurzeln an Zweigstecklingen (Salix), worüber Vöchting[1]) ausführlich berichtet hat. Doch betrifft unser Fall ein normaler Weise orthotrop-radiäres Sprossorgan und eine Hauptachse, während die bisher constatirten Erscheinungen sich auf radiäre Seitenäste beziehen.

Durchaus zu trennen von dieser Erscheinung ist selbstverständlich das aufrechte Wachsthum dorsiventraler Organe nach Lichtentziehung (z. B. horizontale Ausläufer und Sprosse: Ranunculus repens, Lysimachia Nummularia) oder bei einseitiger Beleuchtung (etiolirte Thalluslappen von Marchantia). Diese Vorkommnisse betreffen entweder eine geotropische Umstimmung durch Lichtentziehung, oder beruhen, wie im letzterwähnten Falle, auf Diaphototropismus. Cucurbitahypocotyle werden aber durch einseitige Belichtung aus radiären zu dorsiventral gebauten Organen, ohne dass eine geo- oder phototropische Umstimmung erfolgt.

Das Hypocotyl von Cucurbita wird demnach niemals plagiotrop. Die Plagiotropie der Pflanze bildet sich vielmehr, wie Sachs hervorhebt, stets im epicotylen Theile der jungen Pflanzen aus, knapp oberhalb der Cotyledonen. Sobald der Uebergang in die plagiotrope Stellung vollendet ist, zeigt diese Stelle des Sprosses eine scharfe Abwärtskrümmung. Nach Sachs tritt diese Abwärtskrümmung plötzlich auf, und sie ist, indem die Krümmungsebene keinerlei gesetzliche Beziehung zur Stellung der Cotyledonen erkennen lässt, „wahrscheinlich durch das Licht bestimmt". An Freilandpflanzen wird der ganze Vorgang binnen wenigen Tagen vollendet, während Topfpflanzen hiezu längere Zeit brauchen.

Die Vermuthung Sachs' bezüglich eines causalen Zusammenhanges zwischen Lichteinfall und Uebergang in die plagiotrope Lage ist nach meinen experimentellen Erfahrungen durchaus berechtigt.

---

1) H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreiche I, pag. 161, Bonn 1878.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0431-6

Man hat es durch Variirung der Beleuchtungsrichtung ganz in der Hand, die Krümmungsrichtung zu bestimmen. Die Pflanzen nehmen stets ihre plagiotrope Richtung gegen das Licht gewendet an.

Die Beobachtung lehrt, dass der Vorgang in folgender Weise sich abspielt. Wenn sich unter fortgesetzt gleicher einseitiger Beleuchtung der epicotyle Theil der Keimpflanzen ausbildet, so setzen die ersten Internodien während der Streckung die phototropische Hypocotylkrümmung einfach fort. Dabei nähert sich die Pflanze immer mehr durch positiv phototropische Reaction der horizontal-plagiotropen Stellung. Wie ihr Aufrechtwachsen nach Verdunklung beweist, ist sie jedoch noch immer orthotrop. Nun tritt mit einem Male die von Sachs bemerkte energische Krümmung nach der Horizontalen im unteren Theile des ersten Internodiums auf. Diese Krümmung fällt stets mit der Ebene der phototropischen Neigung zusammen und verstärkt daher den Effect der letzteren. An meinen Versuchspflanzen vollzog sich diese energische Krümmung binnen 24—48 Stunden und war schon beim ersten Anblick deutlich verschieden von einem passiven Gebogenwerden durch das Gewicht des beblätterten Sprosses. Es gelang mir nicht, die Krümmung durch Verdunklung rückgängig zu machen, sobald sie einmal eingeleitet war, sie fand vielmehr auch bei Lichtabschluss ihre Fortsetzung.

Sobald die junge Pflanze die plagiotrope Lage erreicht hat, ist die frühere Lichtflanke zur Unterseite, die frühere Schattenflanke zur Oberseite des horizontal liegenden Sprosses geworden. Auf diese neuen Beleuchtungsverhältnisse reagirt nun die Pflanze binnen wenigen Tagen dadurch, dass sie an der der Erde zugewendeten Flanke Wurzeln entwickelt, welche senkrecht in den Boden eindringen und sich alsbald reich verzweigen. Damit ist auch der epicotyle Achsentheil dorsiventral geworden. Das Achsenende ist anfangs deutlich geotropisch aufgerichtet, später ist die Krümmung merklich schwächer.

Die Uebergangskrümmung im unteren Theile des Epicotyls ist nach den dargelegten Befunden offenbar keine rein phototropische Reaction mehr. Am nächsten steht der beschriebene Vorgang der Ausbildung der Plagiotropie an den Schwebesprossen des Epheus, welche Sachs genau studirt hatte. Der negative Phototropismus von Hedera steht zu der Krümmung, welche die plagiotrope Stellung herbeiführt, in einem ganz ähnlichen Verhältnisse, wie der positive Phototropismus von Cucurbita zu der geschilderten Uebergangskrümmung. Ich möchte dem entsprechend auch in beiden Fällen von Photonastie sprechen, und wenn man das differente Verhalten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0432-2

beider Typen kennzeichnen will, so könnte man bei Hedera von „Apo-photonastie“ und bei Cucurbita von „Pros-photonastie“ reden.[1]) Der Typus Cucurbita ist bei plagiotropen Sprossen anscheinend recht verbreitet, und ich werde noch öfters einschlägige Fälle zur Darlegung zu bringen haben.

Eine Umstimmung von plagiotropen Cucurbitapflanzen durch anhaltende Verdunklung oder Einbringen in den auf 30° C. geheizten Brutschrank vermochte ich nicht zu erzielen. Die Pflanzen richteten sich niemals auf, sondern wuchsen horizontal weiter.

Gerade so wie Hedera auf dem Klinostaten um eine horizontale Achse rotirt und, allseits gleich beleuchtet, orthotrop-radiär bleibt und nicht zu einer plagiotrop-dorsiventralen Pflanze wird, so bleiben auch Cucurbitapflanzen unter diesen Verhältnissen orthotrop und radiär mit allseits gleichmässig abstehenden Blättern. Auch sah ich die von Sachs genau beschriebenen Internodialtorsionen an Klinostatenpflanzen nicht auftreten, ein Moment, welches die photogene Entstehung dieser Torsionen im Sinne der von Sachs geäusserten Meinung beweist. Diese Torsionen sind demnach phototropische Bewegungen.

Es liess sich somit die Vermuthung Sachs', dass das Licht die Ursache der Plagiotropie von Cucurbita sein dürfte, vollständig begründen, wenigstens für die in meinen Versuchen gebotenen äusseren Bedingungen. Es ist jedoch wohl kein Zweifel, dass auch bei Freilandpflanzen die Verhältnisse ähnlich liegen und auch hier die Umwandlung der anfangs orthotropen Sprosse in plagiotrope wesentlich durch die Beleuchtung dirigirt wird.

II. Die inverse Orientirung der Blätter von Alstroemeria.

Die bereits den älteren Botanikern (Treviranus)[2]) bekannte, höchst auffällige Erscheinung, dass die Arten der Gattungen Alstroemeria und Bomarea im unteren Theile ihrer Laubblätter eine Torsion um 180° ausführen, wodurch die morphologische Oberseite nach unten gekehrt wird, ist heute in wesentlichen Punkten noch völlig unverständlich. Bis vor nicht langer Zeit mangelte es sogar an hinreichenden experimentellen Untersuchungen über diesen Fall. Es waren erst

1) Damit soll jedoch der Begriff der Nastien als Krümmungsreactionen, welche bezüglich ihrer Ebene keine bestimmten Beziehungen zur Lichteinfallsrichtung einhalten, nicht geändert werden. Die obigen Bezeichnungen haben auch mehr ökologische Bedeutung, und verleihen der äusserlich sichtbaren Erscheinungsform Ausdruck.

2) L. Ch. Treviranus, Physiologie der Gewächse I pag. 537 (1835).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0433-8

Schwendener und Krabbe,[1]) welche in ihrer Arbeit über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen auch Alstroemeria in den Bereich der untersuchten Pflanzen zogen und den Einfluss von Licht und Schwerkraft auf diese Drehungen studirten.

Die ältern Botaniker wussten auch bereits, dass (wenigstens äusserlich) verwandte Erscheinungen an den Blättern mehrerer einheimischer Pflanzen zu beobachten seien. Wie E. Meyer[2]) zuerst beobachtete, zeigen eine Anzahl unserer Gramineen eine ähnliche Vertauschung der Blattflächen (Lolium, Brachypodium, Calamagrostis, Festuca elatior, rubra und heterophylla, Setaria, Hierochloa). Ferner besitzt, wie bekannt, unser Allium ursinum im Basaltheile gedrehte Blätter.[3]) Es ist ferner diesbezüglich der Cladodien von Ruscus aculeatus zu gedenken.[4]) Von fremdländischen Pflanzen wären zu nennen die Liliaceen Geitonoplesium, Eustrephus und Luzuriaga[5]), die brasilianische Graminee Pharus brasiliensis[6]), sowie die Arten der südafrikanischen Compositengattung Metalasia, welche R. Brown[7]) zuerst als Pflanzen mit verkehrtflächigen Blättern erkannte. Auch

1) S. Schwendener und Krabbe, Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Abhand. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1892. Phys.-math. Cl., pag. 46 und 90 des Sonderabdruckes.

2) Nach J. Röper [Uebersetzung v. A. de Candolle's Pflanzenphysiologie Bd. II, pag. 616 Anm. 1 (1835)]. Auch Dutrochet kannte diese Erscheinungen (an Mais, Quecke und Agrostis rubra) vielleicht gleichzeitig; vgl. hiezu dessen Recherches sur la structure intime pag. 119—120 (1824) und Mémoires II 99. Die Beobachtung E. Meyer's wurde nach Röper 1823 gemacht. Aus neuerer Zeit werden analoge Erscheinungen von Duval Jouve bekannt gemacht (Histotaxie des feuilles de Graminées, Anal. d. sc. nat. sér. VI, T. I pag. 194 ff. (1875), welche Triticum junceum, Psamma arenaria, Gynerium argenteum, Melica altissima und Scleropoa maritima betreffen. Dieser Autor stellte auch bei Avena- und Glyceriaarten das Vorkommen von Stomata an beiden Blattflächen fest, so dass diese Gräser zwischen normal und invers orientirten Blättern die Mitte halten. — Die Meinung von F. Parlatore (ref. Just's botan. Jahresbericht 1894 Bd. I pag. 456), dass die Blätter von Gynerium argentum Humb. et Bonpl. infolge Wasseraufnahme drehen, ist wohl kaum ernst zu nehmen.

3) Nach A. Braun, Botan. Ztg. 1870 pag. 550, zuerst von Döll [rhein. Flora (1843)] erwähnt. Genauer beschrieben wurden die einschlägigen Verhältnisse in Irmisch' Morphologie der monocotylischen Knollen- und Zwiegelgewächse Berlin 1850 pag. 2, wo auch der Alstroemerien gedacht wird. Vgl. auch Frank, Die natürl. wagrechte Richtung von Pflanzentheilen pag. 46 (1870).

4) Vgl. Dutrochet, Mémoires l. c.

5) Hiezu Hildebrand, Botan. Ztg. 1880 pag. 138.

6) F. Müller, Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. II (1884) pag. 382.

7) R. Brown's vermischte botanische Schriften, übersetzt von Nees v. Esenbeck, Bd. II, pag. 572.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0434-4

Darlingtonia californica besitzt gedrehte Blattschläuche, was Noll[1]) hervorgehoben hat.

Bezüglich aller dieser Fälle möchte ich hervorheben, dass sie zwar äusserlich verwandte Erscheinungen in Bezug auf die Drehung der Alstroemeriablätter darstellen, dass es aber durchaus dahingestellt bleiben muss, ob wir es stets mit tiefer gehenden Analogien zu thun haben. Jedenfalls bedarf jeder Fall seiner speciellen Untersuchung, und an eine Verallgemeinerung gewonnener Resultate kann erst nach Vollendung der ganzen Aufgabe gedacht werden. Es ist auch möglich, dass die zahlreichen Formen invers orientirter, mit gedrehtem Stiel oder Fruchtknoten versehener Blüthen in mancher Hinsicht ähnliche Verhältnisse aufweisen.

Ich habe mich dementsprechend auch auf die Untersuchung der Alstroemerien für sich beschränkt und nehme einstweilen auf die übrigen Fälle keine Rücksicht.

Untersuchungsmaterial von Alstroemeria psittacina Lehm. in schönster Beschaffenheit erhielt ich während meiner akademischen Thätigkeit in Wien durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Hofrathes A. von Kerner. Später, nach Aenderung meines Aufenthaltsortes, bezog ich brauchbares Material von A. pelegrina L., haemantha Rz. et Pav., sowie sehr gut keimfähige Samen von A. psittacina Lehm. von der Firma Haage & Schmidt in Erfurt.

Die binnen 2—3 Monaten erzielbaren kräftigen Sämlinge der letzteren Art boten ein treffliches Object für Versuche der verschiedensten Art. Bezüglich der Speciesbenennung bemerke ich, dass in Gärten und Handlungen öfters dieselbe Art unter verschiedenen Namen läuft, besonders betrifft dies A. psittacina Lehm. Die „A. brasiliensis" der Gärten ist, so weit ich untersucht habe, stets identisch gewesen mit psittacina Lehm. Aehnlich scheint es bei „A. chilensis" zu stehen, welche niemals von haemantha Rz. et Pav. verschieden war.[2])

Bereits in der Knospenlage verrathen die Blätter der Alstroemerien durch ihre leicht schräg gerichtete, vom Rande her erfolgende Einrollung die Tendenz zur Drehung. Die Torsion wird rasch vollzogen sobald die Entfaltung eintritt, und schon das ganz jugendliche Blatt hat seine inverse Orientirung vollständig erreicht.

---

1) F. Noll, Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg Bd. III pag. 365.

2) Vgl. hiezu auch Kunth, Enumeratio Plantarum T. V pag. 759, 779. (1850.) Baker (Journ. of Botany 1877 pag. 259) beschreibt A. brasiliensis Spreng. als selbständige Art.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0435-9

Die Torsion erfolgt stets nach rechts. Die natürliche Oberseite verräth ihre morphologische Bedeutung als Unterseite schon äusserlich durch die hervortretenden Nerven. Schnitte in verschiedenen Regionen quer durch das Blatt geführt zeigen im stielartig verschmälerten, doch flachen Basaltheile eine normale Orientirung des Leptoms der Leitbündel nach unten, während innerhalb der Blattfläche das Leptom der natürlichen Blattoberseite zugekehrt ist. Bezüglich seiner Leitbündel hat das Blatt also vollständig den allverbreiteten Bau der dorsiventralen Laubblätter. Dass dieses Verhalten im Vereine mit einer anderen, von der normalen abweichenden Orientirung der Blattflächen vorkommen kann, zeigen uns ja auch zahlreiche Pflanzen mit Blättern in Profilstellung, welche im übrigen bifacial ausgebildet sind.



Fig. 2. Alstroemeria brasiliensis Sello (wohl identisch mit psittacina), nicht blühender Spross.

Die sonstigen anatomischen Verhältnisse der Alstroemerieblätter sind in mehreren Arbeiten hinreichend untersucht worden (Dufour,[1]) R. Schulze,[2]) W. Scharf,[3]) L. Re,[4]) ohne dass jedoch besondere Ergebnisse zu Tage gefördert wurden. Im Allgemeinen ist die normale Differenzirung im Mesophyll wenig scharf ausgebildet, wie es bei dünnen Blättern nicht selten ist. Manche Arten zeigen eine Sonderung in palissadenförmige chlorophyllreichere und schwammparenchymartige chlorophyllärmere

1) L. Dufour, Note sur les relations qui existent entre l'orientation des feuilles et leur structure anatomique. Bull. Soc. Bot. d. Fr. T. XXXIII (1886) pag. 268.

2) R. Schulze, Beiträge zur vergl. Anatomie der Liliaceen, Hämodoraceen, Hypoxidoideen und Velloziaceen. Engler's bot. Jahrb. Bd. 17 pag. 295 (1893).

3) W. Scharf, Botan. Centralbl. Bd. 52 pag. 140 (1892).

4) L. Re, Anatomia comparata della foglia nelle Amarillidacee. Annuar. del R. Ist. botan. di Roma; V pag. 155 ff. Milano 1892.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0436-5

Mesophyllzellen deutlicher, andere dagegen nur sehr wenig. Haberland[1]) gibt von Alstroemeria Armpalissaden an. Stets jedoch sind die der natürlichen Oberseite zugewendeten beiden Mesophyllschichten reicher an Chloroplasten als die übrigen, wodurch sich eine Differenzirung des assimilatorisch thätigen Gewebes ergibt. Darin äussert sich also die dorsiventrale Ausbildung im Sinne der thatsächlichen Orientirung des Blattes zum Lichte. Die Epidermiszellen sind an beiden Blattflächen einander ähnlich, jedoch an der natürlichen Oberseite etwas länger und weniger gebuchtet. Stomata sind, so viel ich sah, nur der natürlichen Unterseite eigen. Es ist klar, dass an der Stelle der Torsion ein Uebergang dieser Verhältnisse in die entgegengesetzte Anordnung stattfinden muss. Dieser Uebergang vollzieht sich leicht, indem die Epidermiszellen beiderseits einander gleich werden, auf der morphologischen Unterseite Stomata erscheinen und schliesslich jede Flanke die früheren Eigenschaften der Gegenseite annimmt. Aehnlich ist es bezüglich des assimilatorisch thätigen Mesophyllgewebes an der Stelle der Torsion.

Die Untersuchung ganz jugendlicher, noch in Ausbildung begriffener Blätter von A. psittacina und pelegrina zeigte mir in manchen Fällen sicher, dass sich die Spaltöffnungen auf der morphologischen Oberseite noch vor dem äusserlich sichtbaren Beginne der Drehung an dem aufrecht stehenden eingerollten jungen Blatte ausbilden. Die kenntliche Differenzirung des chlorophyllreichen assimilatorischen Parenchyms erfolgt erst später, sobald das Blatt sich entfaltet und dreht. Diese Befunde scheinen mir auch mit den Angaben von Pax[2]) übereinzustimmen. Anderweitige Untersuchen liegen meines Wissens nicht vor.

Es ist wichtig zu bemerken, dass die Alstroemerien (zum mindesten einige Arten) während der Sprossentwickelung die ersten Blätter noch nicht um 180° drehen. Die ersten scheidigen kurzen Niederblätter von A. psittacina und haemantha sind durchaus ungedreht. Es folgen 1—3 Uebergangsblätter, welche grösser sind und sich um 90° drehen. Die weiteren Blätter sind um 180° gedreht. Bei A. haemantha fand ich auch an den grünen voll ausgebildeten Laubblättern anfangs Profilstellung, welche erst allmählich in die volle Inversion überging. Aehnliche Befunde ergaben sich auch bezüglich

---

1) G. Haberlandt, Oesterr. bot. Zeitschr. 1880 pag. 305.

2) F. Pax, Amaryllidaceae in Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien II. Th. 5 Abth. pag. 97 (1888).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0437-1

der Blätter von Alstroemeriasämlingen. A. psittacina dreht ihr erstes schmales aufrecht stehendes Laubblättchen nach dem Lichte jedoch nicht um volle 180°, sondern etwa in eine Profilstellung. Die folgenden Blätter nehmen alsbald, sobald sie sich der endgiltigen breiteren Form nähern, die volle Torsion an und wenden ihre morphologische Unterseite dem Lichte zu. Bei A. haemantha verläuft der Entwickelungsprocess viel träger, und mehrere Sämlingsblätter drehen nur unvollkommen.

Dass diesem Verhalten der Blätter in der Ontogenie der Pflanze thatsächlich tiefere Bedeutung innewohnt, hoffe ich durch eine Reihe anderer Ausführungen wahrscheinlich zu machen.

Verdunkelt man wachsende Sprosse von Alstroemeria oder lässt die Knospen vom Beginne der Entfaltung an im Dunkeln sich entwickeln, so beobachtet man an den neugebildeten etiolirten Blättern ebenso invers orientirte Flächen, wie an normalen Lichtblättern. Die Stomata erscheinen auf der morphologischen Oberseite. Die Torsion verläuft im Finstern, jedoch träger und unregelmässiger. Ganz dasselbe Resultat ergibt sich, wenn man Verdunkelung der Pflanzen mit Rotation um eine horizontale Klinostatenachse combinirt. Auch da führen die Laubblätter eine schwache rechtsläufige Torsion aus. Dies alles beweist, dass wenigstens während der ontogenetischen Entwickelung der Laubblätter die Tendenz zur Torsion, sowie die inverse Flankenausbildung nicht von aussen inducirt wird, sondern der ganze Spross inhärent inducirt sein muss. Damit ist auch Pfeffers[1]) Auffassung bezüglich der Drehung der Alstroemeriablätter bestätigt.

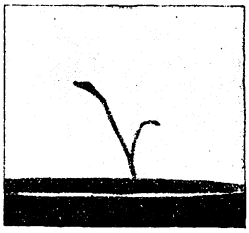


Fig. 3. Auf dem Klinostaten erwachsene Keimpflanze von Alstroemeria psittacina Lehm.

Wenn man keimende Samen von A. psittacina Lehm. auf dem Klinostaten unter allseitig gleicher Beleuchtung und Ausschluss von Geotropismus die ersten Blätter entfalten lässt, so kann man constatiren, dass die Torsion der Laubblätter sich ebenfalls einstellt, jedoch nur soweit geht, dass die Blätter Profilstellung zum Lichte annehmen. Die Drehung beträgt daher etwa 90°. Dabei ist bemerkenswerther Weise die dorsiventrale Ausbildung des Assimilationsapparates nicht ausgeprägt. Die Stomata jedoch stehen wie sonst

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Bd. II, pag. 355 (1881).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0438-7

auf der morphologischen Oberseite. Es ist verständlich, dass diese Richtungsverhältnisse den Zweck haben, die Blätter unter die den obwaltenden Bedingungen entsprechenden günstigen Beleuchtungsverhältnisse zu bringen.

Die Klinostatenversuche, welche ich in derselben Weise mit weiter ausgebildeten Sämlingen oder Rhizomsprossen älterer Pflanzen von A. psittacina und pelegrina vornahm, zeigten, dass sich hier die bereits fertig ausgebildeten Blätter anders benahmen, als die während des zwei bis drei Wochen hindurch andauernden Versuches sich entwickelnden. Die ersteren stellten sich nämlich, wie es Laubblätter sonst zu thun pflegen, durch eine ausgiebige „epinastische" Krümmung mit ihrer physiologischen Oberseite senkrecht zum Lichte. Die jungen Blätter aber stellten sich unter Torsion um 90° in Profilstellung, so dass auf diese Weise ähnlich wie an Keimlingen günstige Beleuchtungsverhältnisse erreicht wurden. Trotzdem aber möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten, dass sich diese auf dem Klinostaten ausbildenden Blätter ganz analog den Blättern von Klinostatenkeimpflanzen benehmen. Jedenfalls aber ist die Torsion träger verlaufend als sonst unter normalen Verhältnissen.

Als ich Pflanzen umkehrte und sie im Lichte in inverser Lage um eine verticale Klinostatenachse rotiren liess, wobei die Sprossspitze durch sorgfältiges Festbinden an einen Stab verhindert war, sich geotropisch aufzurichten, liess sich feststellen, dass an den fertig ausgebildeten, jedoch noch wachsthumsfähigen Blättern die Torsion in der begonnenen Richtung weiter ging nach rechts, so dass wieder zum Schlusse die physiologische Oberseite emporsah. Die Drehung des Blattes durchlief eine volle Schraubenwindung oder 360°. Ein Rückgängigwerden der normal stattfindenden Drehung um 180°, wodurch ja das Blatt ebenfalls seine Einstellung hätte erreichen können, fand, wie aufmerksame Beobachtung ergab, niemals statt. Während des Versuches kamen auch neue kräftige Triebe aus dem Rhizom hervor, welche sich bezüglich der Blättertorsion anders benahmen. Die Drehung ging nur bis 90° und stand hierauf still. Damit hatten sich aber die Blätter in die günstigen Beleuchtungsverhältnisse der Profillage gebracht.

Wie aus den angeführten experimentellen Befunden hervorgeht, nehmen die Alstroemeriablätter unter bestimmten Bedingungen Profilstellung an, ja Sämlingsblätter ändern selbst die dorsiventralen Eigenschaften auf dem Klinostaten. Einmal ausgebildete Blätter nehmen jedoch stets Transversalstellung an und verhalten sich nie ähnlich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0439-5

bifacial gebauten Blättern. Es braucht keiner weiteren Ausführungen, dass die wesentliche Reizursache bei diesen Torsionen, wie in der Regel bei Laubblättern, das Licht ist. Dies haben Schwendener und Krabbe in der bereits citirten Arbeit eingehend dargethan.

Weitere Gesichtspunkte in der Behandlung unserer Frage liefert das vergleichende Studium der Arten von Alstroemeria in Bezug auf die Torsion ihrer Laubblätter. Meine Erfahrungen in Bezug auf diesen Gegenstand sind leider ziemlich dürftig, nachdem es sich um eine Gattung handelt, aus welcher man in den europäischen Gärten relativ wenige Vertreter findet. Das Studium von Herbarmaterial lässt nicht selten im Stiche, und in der vorhandenen Litteratur ist nur zu häufig das differente Verhalten der Blätter nicht beachtet oder als unbekannt hingestellt. Trotzdem darf ich die Behauptung aufstellen, dass es nicht wenige Alstroemeriaarten gibt, welche ihre Blätter nicht um 180° tordiren, sondern dieselben in Profilstellung halten. Ergänzungen und Richtigstellungen in dieser Hinsicht muss ich den Botanikern der Heimatländer unserer Gattung überlassen, nachdem ich hier nur auf diesen Punkt vorerst aufmerksam machen kann.

Meines Wissens ist die vollständige Aufzählung der Alstroemerien in Kunth's Enumeratio enthalten.[1]) In der Gattungsdiagnose ist daselbst ausdrücklich gesagt: „folia . . . saepe torsione petioli resupinata". Als nicht vollständig drehende Arten sind von dem genannten Autor 11 beschrieben. 17 Arten besitzen sicher verkehrt orientirte Blätter, eine ganze Reihe ist bezüglich der Blattorientirung der lückenhaften Beschreibung wegen zweifelhaft.

Es heisst z. B. bei A. isabellina Herb.: „foliis suberectis, non resupinatis". Nicht gedrehte Blätter besitzen ferner die in eine Gruppe nahestehender Arten gehörigen A. spathulata Presl (Mendoza), sericantha Schauer (Hochalpen von Chili), Neilii Hook. (Mendoza); tenuifolia Herb., versicolor Rz. et Pav., pallida Graham, Presliana Kunth (Südchili). Letztere Art habe ich in Presl's Originalen (= albiflora Presl) im Herbar der Universität Prag gesehen, und es steht für dieselbe ausser Zweifel, dass die Blätter Profilstellung besitzen.

Ich glaube nun, dass sich alle dargelegten Befunde zu einer befriedigenden Auffassung des Verhaltens der Alstroemeriablätter verwerthen lassen. Man kann nämlich die begründete Annahme machen, dass die verkehrt orientirten Blätter der Alstroemerien im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der Gattung aus verticalflächigen, d. h.

1) l. c. T. V p. 759 ff. (1850).

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0440-6

in Profilstellung befindlichen, paraphototropen Laubblättern hervorgegangen seien.

Diese Ansicht stützt sich zunächst auf den experimentellen Befund, dass Alstroemeriasämlinge auf dem Klinostaten paraphototropische Blätter erzeugen. Es ist möglich, auf diesem Wege die Blattrichtung und den dorsiventralen Blattbau willkürlich zu einem bestimmten anderen Verhältnisse umzugestalten.

Wir hatten ferner Gelegenheit zu sehen, dass die ersten Blätter der Keimpflanze, oder auch von Sprossen aus älteren Rhizomen nicht vollständig um 180° drehen, sondern Profilstellung annehmen. Da wir aus vielen Fällen wissen, dass die ersten Blätter von Keimpflanzen phylogenetisch älteren Typen auffallend gleichen (z. B. in dem bekannten Falle der mit Phyllodien ausgerüsteten Acaciaarten u. a. m.), so ist es gestattet, auch für Alstroemeria dieses biogenetische Gesetz in Anspruch zu nehmen. Auch dieser Gesichtspunkt führt somit zur Vermuthung, dass die inverse Orientirung der Alstroemeriablätter aus einer Profilstellung hervorgegangen ist.

Der Umstand, dass es noch heute Formen der Gattung gibt, welche verticalflächige Laubblätter besitzen, macht die geäusserte Anschauung nur noch wahrscheinlicher.

Vielleicht könnte es bei Erwägung dieser Dinge auffällig erscheinen, dass der Uebergang aus der Profilstellung in die inverse Orientirung sich nicht durch Auflösung der bestehenden Vierteltorsion des Stieles, sondern durch Weiterdrehen in die Flächenstellung vollzogen hat. Dieses Verhalten ist aber, wie mir das Studium verschiedener Fälle gezeigt hat, kein ungewöhnliches. Es ist vielmehr sehr häufig zu beobachten, dass eine Richtungsänderung bei Laubblättern nicht durch eine einer früheren Action entgegengesetzte, sondern durch eine fortgesetzte Bewegung vollzogen wird. Offenbar entspricht es der Oekonomie des Organismus recht oft, besser das Ziel auf diese Weise zu erreichen, als auf eine andere. Hieher möchte ich beispielsweise das Reagiren der Laubblätter auf Belichtung von der Unterseite her auf den Klinostaten zählen. Hier krümmen sich bekanntlich die Blätter, das normal krummlinige Wachsthum verstärkend, so weit zurück, bis die Oberseite dem Lichte zugewendet ist. Die beigegebene Tafel stellt dar, wie Phaseolus multiflorus nach zweimaliger Umkehrung seine Laubblätter einstellt. Die Drehung der Blattgelenke erleidet nach Rückkehr der Pflanze in die Normalstellung keine Umkehrung, sondern sie wird in demselben Sinne so lange fortgesetzt, bis die Blätter aus der der inversen Stellung ent-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0441-2

sprechenden Lage wieder in die normale Orientirung gelangt sind. Solche Vorkommnisse sind nun etwas sehr gewöhnliches. Jedenfalls ist also die Fortführung der Blattdrehung von Alstroemeria nichts Auffälliges. Ich erinnere auch nochmals an den bezeichnenden Befund, dass die Blätter umgekehrt aufgestellter Alstroemerien ihre Torsion in demselben Sinne ein zweites Mal ausführen, nicht aber dieselbe rückgängig machen.

Die dorsiventrale Ausbildung des Assimilationssystems ist der vertretenen Auffassung zufolge natürlich secundär, obenso die Vertheilung der Stomata, während die der Lichtstimmung entsprechende Orientirung der Lamina im Raum das primäre Moment ist. Unterstützt wird dies durch den directen Nachweis, dass die Sämlingsblätter auf dem Klinostaten nicht die normale Dorsiventralität aufweisen.

Was für Einflüsse bei diesen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sich vollziehenden Lichtstimmungsänderungen thätig waren, ist, mindestens ohne eingehende Beobachtung der Gattung in ihrer Heimat, nicht gut festzustellen. Fraglos erscheint mir aber der bei zahlreichen Formen ausgebildete echt xerophytische Charakter hiebei eine Rolle zu spielen.

Botanisches Institut der deutschen technischen Hochschule in Prag.

Erklärung der Tafel:

1. Phaseolus multiflorus eben invers aufgestellt.
2. $2^1/_4$ Stunden später.
3. $3^1/_2$ Stunden später.
4. 9 Stunden später.
5. Nach 24 Stunden. Die Pflanze wurde sofort nach dieser Aufnahme, nachdem sie die der neuen Lage entsprechende Blattstellung definitiv erreicht hatte, in die Normallage zurückgebracht.
6. $2^1/_2$ Stunden nach der letzten Aufnahme.
7. 8 Stunden darnach. Die Torsion geht deutlich in dem ersten Sinne weiter.
8. 24 Stunden nach der Rückkehr in die normale Lage. Die Blätter völlig normal orientirt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0442-8



W. A. Meyn, Lith. Inst., Berlin S.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0520-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: 85

Autor(en)/Author(s): Czapek

Artikel/Article: Studien über die Wirkung äusserer Reizkräfte auf die Pflanzengestalt. I. 424-438