Die Orientirungsbewegungen dorsiventraler Organe.

Von

F. Noll.

In den „Abhandlungen der Kgl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom Jahre 1892" ist kürzlich unter dem Titel „Untersuchungen über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen" eine Schrift von Schwendener und Krabbe erschienen, welche eine besondere Form der Orientirungsbewegungen dieser Organe, nämlich die Torsionen, zu erklären und andere Erklärungsversuche über das Zustandekommen dieser Bewegungsform zu beseitigen sucht. Die dahinzielende Polemik der genannten Schrift ist in erster Linie gegen meine Abhandlung „Ueber die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben[1])" gerichtet.

In dieser Abhandlung hatte ich zunächst gezeigt, dass die bis dahin gemachten Versuche zur Erklärung der Orientirungstorsionen, welche eine eigenartige Polarität der Zellhäute (Frank), oder ein einseitiges Uebergewicht (de Vries, O. Schmidt, Wiesner) oder aber eine bestimmte Vertheilung mechanisch resistenter Gewebe (Ambronn) als Ursache angenommen hatten, mit dem thatsächlichen Verhalten dorsiventraler Blüthen nicht in Uebereinstimmung zu bringen sind.

Aus einer grossen Reihe von Versuchen mit den verschiedensten Vertretern dorsiventraler Blüthen ergab sich vielmehr, dass active Bewegungen, wie sie beim Geotropismus im Allgemeinen auftreten, zu der Normalstellung dieser Blüthen führen. Wie bei dorsiventralen Organen überhaupt, so wirkt der Schwerkraftreiz auf die zygomorphen

1) Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg Bd. III p. 189 u. 315.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0269-6

Blüthen, so lange sich dieselben nicht in ihrer Normalstellung befinden, dergestalt ein, dass die Dorsalseite durch die ausgelösten Bewegungen, wenigstens streckenweise, wieder oben hin gelangt. Aus inverser Stellung erhebt sich eine zygomorphe Blüthe durch bevorzugtes Wachsthum ihrer Dorsalseite, wobei die Krümmung so lange fortschreitet, bis die Endstrecke ihre normale Lage zum Erdradius wieder eingenommen hat. Auch aus anderen abnormen Lagen wird die Normalstellung durch geotropische Krümmungen leicht wieder gewonnen.

Bei vielen Pflanzen sind die Orientirungsbewegungen mit der Gewinnung der normalen Stellung zur Gravitationsrichtung zum natürlichen Abschluss gebracht; bei anderen Pflanzen jedoch treten weitere Orientirungsbewegungen durch die bestimmte Stellungnahme der Blüthe zum Lichte oder zu der eigenen Mutterachse hinzu. Die Richtung der Blüthen nach aussen, von ihrer Mutterachse abgewandt, stellt sich, wie ich zeigte, sehr häufig als eine besondere Normallage dar, welche ausser der normalen Stellung zum Erdradius ebenfalls durch active Bewegungen angestrebt wird. Die Bewegungen, welche die normale Erdstellung herbeiführen, combiniren[1]) sich dann mit den Bewegungen, welche die normale Erdlage erhalten bezw. sie von neuem herbeiführen, zu einer Torsion, deren Grösse abhängig ist von der vorherigen Stellung der Blüthe gegenüber der Mutterachse.

Während meiner Ueberzeugung nach die Torsionen da, wo sie auftreten, auf die Combination dieser beiden Richtungsbewegungen (nicht nur zweier Krümmungen!) zurückgeführt werden müssen, nehmen Schwendener und Krabbe an, dass die Torsionen durch eine ganz eigenartige Einwirkung der Schwerkraft auf die dorsiventralen Organe entstehen.

Während man bislang immer nur beobachten konnte, dass sich die Einwirkung des Gravitationsreizes durch eine Förderung oder durch eine Hemmung des in seiner vorausbestimmten, gegebenen Form unverändert bleibenden Wachsthums geltend macht, soll nach Schwendener und Krabbe der Schwerkraftsreiz auf dorsiventrale Gebilde manchmal so einwirken, dass er allseitig, auf der Ober-, der Unterseite und den Flanken des Organes, in das gegebene geradlinige Wachsthum der Zellen selbst eingreife und dasselbe in ganz neue Bahnen lenke. Die gewöhnliche, durch erbliche Anlagen ge-

1) Ueber die Berechtigung der Schw.-Kr.'schen Einwürfe dagegen siehe weiter unten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0270-7

gebene geradlinige Streckung soll durch tiefeingreifende Störungen in eine zur Längsachse schiefe Wachsthumsrichtung umgewandelt werden. Diese ganz absonderliche Art, in welcher der Schwerkraftsreiz nach der Schw.-Kr.'schen Hypothese bei dorsiventralen Organen zuweilen auftreten soll, bezeichnen die beiden Autoren mit dem Worte „Geotortismus".[1])

Nachdem die Verschiedenheit in der Grundlage der gegenseitigen Auffassungen im Vorhergehenden kurz dargelegt worden ist, handelt es sich darum zu untersuchen, ob die beobachteten Orientirungsbewegungen zu der Annahme einer so eigenartigen Schwerkraftswirkung zwingen, oder dieselbe überhaupt zulassen. Es wird weiterhin zu untersuchen sein, mit welcher Berechtigung Schw. und Kr. meine Anschauungen als „nach allen Seiten verfehlt" bezeichnen dürfen.

Ich will hier zunächst etwas näher auf die Hypothese des „Geotortismus" eingehen und im Anschluss daran erst beleuchten, welcher Natur die sachlichen Gründe und welcher Art die litterarischen Nachweise sind, welche Schw. und Kr. gegen meine frühere Abhandlung ins Feld führen.

Der Gedanke, dass die Schwerkraft unmittelbar durch gleichzeitige und gleichmässige Einwirkung auf alle peripherischen Kanten eines dorsiventralen Organs Torsionen hervorbringen könne, ist nicht neu, sondern wurde lange vor Schw. und Kr. von anderen Autoren erwogen. Neu ist aber die Form, in welcher die torquirende Wirkung des Gravitationsreizes nach Schw. und Kr. zum Ausdruck kommen soll. Man hatte es sich früher so vorgestellt, dass durch die allseitige Wachsthumsförderung der peripherischen Gewebeschichten gegenüber den kürzer bleibenden, centraler gelegenen Gewebemassen das Torsionsmoment mechanisch gegeben sei. Bei meinen Untersuchungen hatte ich diese Erklärungsweise denn auch in Betracht gezogen und gezeigt, dass verschiedene Beobachtungen einer Annahme dieser Erklärung entgegenstehen. Erstens führen dünnwandige Blüthenröhren von nur wenigen Zelllagen Dicke, bei welchen axile Widerstände also fehlen, die gleichen Torsionen aus wie markige Gewebe.

1) Nomina (generica) ex vocabulo graeco et latino, similibusque hybrida, non agnoscenda sunt, sagt Linné in seiner Philosophia botanica, wo er unter der Ueberschrift „Nomina" die mustergiltigen Grundsätze für unsere, damals auch formell stark vernachlässigte Wissenschaft aufstellte. Man kann, auch im Interesse des äusseren Gewandes der Botanik, nur wünschen, dass jene Grundsätze Geltung behalten. — Ueberlies hatte Pfitzer (Morphologische Studien über die Orchideenblüthe, Heidelberg 1886) die unter dem Einflusse der Schwerkraft eintretenden Torsionen bereits mit dem guten Worte „geostrophisch" belegt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0271-3

Zweitens gelingt es nur in vereinzelten Fällen dorsiventrale Blüthen nach Einführung ihres Trägers durch Ringe, welche die Krümmungen hindern, welche die Torsion an Ort und Stelle aber zulassen würden, sich torquiren zu sehen. Drittens spricht gegen diesen Erklärungsversuch aber noch ein Moment, auf welches meines Wissens zuerst Frank aufmerksam gemacht hat, nämlich die Erreichung der Normalstellung durch die Torsion auf kürzestem Wege. Die Richtung einer Drehung, welche in der obengenannten Weise entstehen soll, könnte aber nur von der ganz zufälligen Vertheilung der Widerstände gegen die Torsion abhängen und könnte daher unmöglich immer dem jeweilig eingeschlagenen kürzesten Wege entsprechen.

Der zuletzt angeführte Beweisgrund veranlasst auch Schw. und Kr. diese bisherige Anschauung von der unmittelbar torquirenden Wirkungsweise des Gravitationsreizes zu verwerfen. Nachdem sie zu derselben bemerkt haben, „denn wenn dies der Fall wäre, dann müsste die Richtung der Torsion rein vom Zufall abhängen; es würde unter diesen Umständen unerklärt bleiben, warum die Drehung stets so erfolgt, dass das Organ auf kürzestem Wege seine normale Orientirung erreicht", stellen sie jener Meinung ihre eigene Ansicht folgendermassen gegenüber:[1]) „Damit aber die Torsion in manchen Lagen der Organe in bestimmter Richtung erfolgen kann, muss angenommen werden, dass das Wachsthum in einer zur Längsachse schiefen Richtung, sei es des ganzen Organs oder der einzelnen Zellen, gefördert oder herabgesetzt wird."

Es wäre wohl folgerichtig und zur Begründung dieser Behauptung durchaus notwendig gewesen, wenn Schw. und Kr. diesem Satze noch den folgenden angeschlossen hätten: Damit aber diese zur Längsachse schiefe Richtung die Drehung auf dem kürzesten Wege bewirke, muss weiterhin angenommen werden, dass der kürzeste Weg selbst entweder die Disposition der dorsiventralen Organe oder den Gravitationsreiz von vorne herein bestimmend beeinflusse, so dass die eine oder die andere der schiefen Richtungen, die mechanisch möglich sind, mit Nothwendigkeit eingeschlagen werden muss. Ohne diese Folgerung, — deren Voraussetzungen selbst wieder völlig in der Luft schweben, ohne die geringste Aussicht einer physiologischen Vermittlung, — hat der oben angeführte Satz von Schw. und Kr. keinen Sinn und enthält, wenngleich mit einem „damit" anfangend, durchaus nicht

1) l. c. p. 58 des Sonderabdruckes, auf welchen sich die Seitenzahlen im Folgenden immer beziehen werden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0272-9

die geringste Begründung. Warum gerade die eine der möglichen schiefen Richtungen, nämlich diejenige, welche zum kürzesten Wege führt, gefördert wird oder gefördert werden muss — darin liegt ja doch gerade der Schwerpunkt der ganzen Frage. Die Schw.-Kr.'sche Annahme bedeutet daher in dieser Beziehung nicht den mindesten Fortschritt gegenüber der von ihnen verworfenen Auffassung; sie bringt über die genannte Schwierigkeit nicht im Mindesten hinweg, sondern setzt eine neue an ihre Stelle.

Eine der interessantesten, und für Erklärungsversuche eine der wichtigsten Erscheinungen erfährt also durch den „Geotortismus" nicht die geringste Aufklärung und es kann also von daher irgend welche Berechtigung für die Annahme desselben keinesfalls abgeleitet werden.

Der Schw.-Kr.'sche Geotortismus soll aber weiterhin eine merkwürdige Eigenthümlichkeit besitzen. Er tritt nämlich durchaus nicht etwa allgemein als eine besondere Form der Gravitationswirkung bei den dorsiventralen Organen an die Stelle der bekannten geotropischen Reizwirkungen, er kommt überhaupt gar nicht allen dorsiventralen Organen zu, sondern es können sogar die Schwesterblüthen an ein und derselben Mutterachse sich gegen den Gravitationsreiz ganz grundverschieden verhalten. Einige derselben sind einfach geotropisch reizbar, andere dagegen geotortisch, wieder andere beides zugleich in verschiedenem Maasse und zu verschiedenen Zeiten. Wenn man bedenkt, wie fundamental verschieden von einander nach Schw. und Kr. beiderlei Wirkungen der Schwerkraft sein sollen, so ist das eine höchst überraschende Erscheinung, welche an sich schon dem Physiologen den Geotortismus nicht gerade annehmbarer erscheinen lässt. Aber der Geotortismus stellt noch weit höhere Ansprüche an unsere physiologische Fassungskraft. Nachdem eine Blüthe durch ihren Geotropismus ihre normale Stellung zur Gravitationsrichtung längst erreicht hat, kommt nun die Schwerkraft noch einmal und fängt in Gestalt des Geotortismus an, die Blüthe zu bewegen. Die Gravitation muss demnach hier als unmittelbare Reizursache noch einmal auftreten, nachdem die normale Stellung zur Gravitation bereits erreicht war. Schw. und Kr. betonen es denn auch wiederholt und heben es in gesperrtem Druck hervor, „dass die Orientirungstorsionen im Allgemeinen (?) von der Richtung der Organe zum Erdradius unabhängig sind und darum schon aus diesem Grunde nicht als eine Theilerscheinung des transversalen oder longitudinalen Geotropismus aufgefasst werden können."[1])

1) Die Zeichen in den Klammern sind immer meine Anmerkungen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0273-4

An anderer Stelle (p. 57) findet sich als Schlussthese der Untersuchungsergebnisse noch einmal der Satz: „Das Auftreten der geotropischen Torsionen ist von der Lage der Organe zum Horizont unabhängig." — Aus anderen Stellen des Textes scheint hervorzugehen, dass mit der „Lage der Organe" zunächst nur die Richtung der Achse des Trägers oder der Blüthen gemeint ist, nicht die gegenseitige Lage der Dorsal- und Ventralseite. Doch geht dies keineswegs präcis aus der Fassung dieser Thesen hervor und wir haben soeben gesehen, dass das Auftreten der geotortischen Torsionen auch von der Lage der Symmetrie-Ebene zur Gravitationsrichtung nothwendigerweise unabhängig sein muss. Wie sollte sonst eine mit ihrer Symmetrie-Ebene völlig normal zum Horizont gerichtete Blüthe, unter dem alleinigen [1]) Einfluss der Schwerkraft stehend, noch ein Mal von der Schwerkraft zu Bewegungen angeregt werden? Die obige These versteht sich sonach so, wie sie sich auch präsentirt, ohne jede Einschränkung.

Der offenbare Widersinn, welcher in dieser These ausgesprochen ist, wird noch auffälliger, wenn wir uns ihre Consequenzen vergegenwärtigen. Wenn wirklich die Orientirungstorsionen unabhängig von der Lage der Organe zum Horizont auftreten würden, so wäre denselben eine Ruhelage überhaupt ganz unmöglich gemacht. Eine Orchis-Blüthe könnte, nachdem sie durch Torsion um 180° ihre normale Lage zum Horizont erreicht hat, gar nicht in dieser verharren, sondern müsste weiter und weiter drehen, so lange ihr Fruchtknoten noch wachsthumsfähig ist. Des Torquirens aller dorsiventralen Organe wäre alsdann kein Ende und die Pflanzenwelt müsste sich unter der Herrschaft eines solchen Geotortismus merkwürdig genug ausnehmen.

Trotz der Behauptung der beiden Autoren (p. 60), dass der Werth dieser ihrer Torsionsmechanik „einstweilen auf dem Gebiete des rein Thatsächlichen" (!) liege, halte ich es nach dieser kurzen Charakteristik der physiologischen Leistungen des Geotortismus nicht mehr nöthig, noch auf eine kritische Beleuchtung des Membranwachsthums in schiefer Richtung und seiner Consequenzen einzugehen, um so mehr, als wir mit Schw. und Kr. vollständig darin übereinstimmen werden, dass alles Uebrige nach der mechanischen Seite dunkel ist (p. 60).

Man wird aus dem Mitgetheilten aber ersehen haben, zu welchen merkwürdigen Annahmen die Orientirungsbewegungen in ihrem anfangs dargelegten Verlauf führen, wenn man nicht scharf unterscheiden will zwischen einer Normalstellung zur Gravitationsrichtung und einer

1) Schw. und Kr. p. 63.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0274-0

exotropischen Normalstellung, d. h. wenn man nicht annehmen will, dass mit der Lage gegen die Mutterachse hin eine neue Reizursache gegeben ist. Da es sich bei der ersteren um eine bestimmte Ruhelage zum Erdkörper handelt, so kann der Richtungsreiz, welcher zur Erreichung dieser Ruhelage führt, nur von einer Einwirkung des Erdkörpers selbst ausgehen. Ganz ebenso kann aber die Ruhelage, welche eine Blüthe gegenüber ihrer Mutterachse aufsucht, nur durch einen Richtungsreiz bestimmt werden, welcher irgendwie von der Mutterachse selbst ausgeht. Welche andere, lediglich aus der Aussenwelt stammende Richtkraft könnte es auch sein, welche gerade zu einer bestimmten Stellung der Blüthen zur Mutterachse führen müsste? Die soeben gemachte Folgerung ergibt sich für die Physiologie mit zwingender Nothwendigkeit, und Schw. und Kr. gerathen mit sich selbst in Widerspruch, wenn sie dieselbe für die Auswärtsbewegung und Auswärtsstellung nicht wollen gelten lassen. Auf Seite 63 ziehen sie nämlich ganz dieselbe Schlussfolgerung, allerdings bezüglich der Einwirkung des Lichtes. Nachdem sie auf die bekannte Thatsache hingewiesen, dass die meisten dorsiventralen Blätter ihre Oberseite senkrecht zum einfallenden Licht stellen, fahren sie folgendermaassen fort: „Wo sich nun die Organe in der angegebenen Weise orientiren, ist mit Sicherheit (!) anzunehmen, dass das Licht wenigstens für die Richtung und das Maass der Torsionen den allein ausschlaggebenden Factor liefert. Wäre dies nicht der Fall, dann könnte weder die Lichtlage auf kürzestem Wege erreicht werden, noch die Bewegung jedesmal bei dieser Stellung der Organe zum Stillstand gelangen.“ [1])

Die Logik, welche hier bei der Orientirung zum Licht ausdrücklich anerkannt wird, hat aber selbstverständlich die gleiche Geltung bei der Orientirung zur Tragachse.

Dass die Auswärtsstellung vieler Blüthen als eine, durch active Bewegungen aufgesuchte Ruhelage aufzufassen ist, war mir bei meinen zahlreichen Versuchen durchaus klar geworden. Diese bestimmte Ruhelage setzt aber, wie erwähnt, eine Reizursache voraus, welche in anderen Stellungen (als der Auswärtsstellung) die Bewegung veranlasst und in bestimmtem Sinne beeinflusst. Nach ihrem Ziele, der Auswärtsstellung, bezeichnete ich diese Bewegung als exotropisch und die Eigenschaft der Pflanzentheile, diese bestimmte Orientirung zur Mutterachse aufzusuchen, als Exotropie. Schw. und Kr. erkennen die Auswärtsstellung als besondere Ruhelage nun vollständig an, aber obgleich sie wiederholt von der „Auswärtsbewegung“, von der „Orientirungs-

1) Vergl. auch Schw. und Kr. l. c. pag. 40.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0275-6

bewegung gegen die Tragachse" sprechen, soll ein Einfluss der Tragachse gleichwohl nicht existiren. Das Vorhandensein einer Exotropie wird völlig in Abrede gestellt und die Auswärtsstellung der Blüthen allein von der drehenden Einwirkung der Gravitation, deren Richtung mit der Auswärtsstellung nicht das Mindeste gemein hat, deren Einwirkung obendrein noch unabhängig sein soll von der Lage der Organe zur eigenen Wirkungsrichtung, erwartet. Wie auf diese Weise eine bestimmte Ruhelage zur Mutterachse zu Stande kommen soll, das haben Schw. und Kr. nirgends zu zeigen versucht; es dürfte das principiell auch ganz unmöglich sein.

Dass Schw. und Kr. die Existenz der Exotropie nicht zugeben, beruht hauptsächlich auf dem Ausfall ihrer eigenen und meiner Klinostat-Versuche. Wie ich auf Grund sehr zahlreicher Versuche mit diesem Apparat nachgewiesen habe, unterbleibt nämlich bei der Klinostatendrehung die Auswärtsbewegung der Blüthen vollständig. Dies ist aber gerade dasjenige Versuchsergebniss, von dessen Erklärung das Auseinandergehen der beiderseitigen Anschauungen in erster Linie bestimmt wird, und es bedarf dieser Punkt, von welchem sich Widersprüche sowohl nach der einen wie nach der anderen Seite hin zu ergeben scheinen, hier noch einer eingehenden Erörterung. Eine oberflächlichere Beurtheilung kann hier nämlich sehr leicht zu einer falschen Auffassung der gegebenen Verhältnisse führen.

Da am Klinostat die exotropische Bewegung ausbleibt, so folgern Schw. und Kr. richtig, dass dieselbe von der einseitigen Wirkung der Schwerkraft abhängig sei. Sie folgern daraus aber weiter, es könne somit keine innere, von der Lage zur Mutterachse selbst ausgehende Reizwirkung hier in Betracht kommen. Für diese Auffassung besteht der Schein eines Rechtes, aber auch nur der Schein, wie wir noch sehen werden. Mir selbst war bei meinen Versuchen jene merkwürdige Thatsache natürlich auch sehr überraschend gekommen und ich habe auf den scheinbaren Widerspruch dieses Ergebnisses mit den anderen Resultaten ausdrücklich hingewiesen. Ich habe mich dabei aber keineswegs mit den Worten begnügt, welche Schw. und Kr. p. 52 zu citiren belieben, sondern habe ausdrücklich auf einen Weg hingewiesen, auf dem das Verständniss für die sich scheinbar widersprechenden und einer einfachen Erklärung sich nicht fügenden Versuchsergebnisse gefunden werden könne. Auf diese meine Ausführungen gehen Schw. und Kr. jedoch mit keinem Worte ein, sondern ziehen es vor, meine Auffassung in dieser

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0276-2

Sache wesentlich entstellt wiederzugeben, dadurch, dass sie in Anführungszeichen Worte citiren, welche ich gar nicht gebraucht habe, und die meiner Auffassung gar nicht entsprechen. Dass die exotropische Bewegung „inneren Wachsthumsursachen ohne Mitwirkung äusserer Richtkräfte" entspringe ist mir nicht eingefallen zu behaupten; im Gegentheil habe ich ausdrücklich erwogen, inwiefern die Mitwirkung der Schwerkraft bei der Exotropie, deren Existenz für mich experimentell feststand, zu verstehen wäre. Um den Lesern dieser Zeilen ein eigenes Urtheil über diesen Punkt bequemer zu machen, über welchen sie durch die Darstellung von Schw. und Kr., wie gesagt, nicht recht unterrichtet werden, will ich aus den Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg (p. 368 und 369) meine Auffassung der Sachlage hier wörtlich wiedergeben: „. . . . Es geht vielmehr aus dem bisher Mitgetheilten hervor, dass wir es bei dieser Lateralbewegung augenscheinlich mit einer correlativen Wachsthumserscheinung zu thun haben. Wir haben gesehen, dass die Verlängerung einer Seitenkante früher oder später nach der Mediankrümmung eintritt, und dass sie diejenige Kante im Wachsthum fördert, welche der Mutterachse zugekehrt ist, so dass das Organ auf kürzestem Wege in die Aussenstellung gelangt. Sind beide Seitenkanten in dieser Beziehung gleichwerthig, wie bei einem genau in der Medianebene gekrümmten, auch von seitlichen Lichteinflüssen nicht alterirten Organ, dann tritt die Lateralbewegung scheinbar willkürlich in einer der beiden Seiten auf oder unterbleibt auch ganz. Die Aussenstellung ist als das Endziel der Bewegung zu betrachten, denn nach Erreichung derselben hört die Lateralbewegung auf und wird sogar, falls ein Ueberschwenken durch Nachwirkung stattgefunden hat, durch Rückkehr wieder aufgesucht. Im Laufe der Versuche haben wir auch Mittel kennen gelernt, die Lateralbewegung, welche manchen Orchideenblüthen, z. B. den Ophrysarten, von selbst fehlt, auch künstlich bei Blüthen- und Blattgebilden zu inhibiren dadurch, dass ein Theil der Mutterachse oder mit ihr benachbarte oder gegenüber sitzende Blüthen und Blätter entfernt wurden. Wir sahen, dass in diesem Falle die Orientirung in die Normallage gewöhnlich durch Mediankrümmung allein besorgt wird, so dass also der Antrieb zur Lateralbewegung von jenen Theilen ausgehen muss. Wir haben danach die Lateralbewegung so aufzufassen, dass sie aus inneren Wachsthumsursachen, inneren Reizen und zwar vermittels des correlativen Zusammenhanges der Organe eines Sprosses inducirt wird. . . . Ich habe mir bezüglich der exotropischen Lateralbewe-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0277-8

gungen dann noch die Frage vorgelegt, ob dieselbe direct oder indirect inducirt werde. Bei der Bezeichnung „indirecte" Induction denke ich an die Erscheinung, dass an einer entgipfelten jungen Tanne ein (oder mehrere) eigentlich plagiotroper Seitenzweig sich aufrichtet und die Rolle der orthotropen Hauptachse übernimmt. Die Aufrichtung des plagiotropen Zweiges ist unstreitig geotropischer Natur, denn sie geht nur so weit, bis derselbe in die Richtung des Erdradius eingestellt ist. Andererseits ist der ganze Vorgang ein correlativer, durch die Abtragung der morphologischen Spitze erst eingeleiteter. Wir hätten darnach anzunehmen, dass auf correlativem Wege den Seitenzweigen negativer Geotropismus inducirt wird, welcher seinerseits erst die Bewegungserscheinung hervorruft. In diesem Sinne habe ich das Wort „indirect inducirt" gebraucht. Dass kein Heliotropismus bei der exotropischen Lateralbewegung im Spiel ist, wurde bereits im ersten Theil eingehend erörtert. Es handelte sich also nur noch um eine irgendwie von der Schwerkraft bewirkte Bewegung". — Hierauf werden dann die erwähnten Versuchsergebnisse am Klinostat mitgetheilt.

Ich glaube es geht daraus doch deutlich genug hervor, dass ich an eine exotropische Bewegung „ohne Mitwirkung" äusserer Richtkräfte nicht entfernt gedacht habe. Ich habe, wie man sieht, ausdrücklich unterschieden zwischen directer und indirecter Induction und dabei schon auf ein Beispiel verwiesen, auf welches ich noch ein Mal zurückkommen will, nämlich auf die geotropische Aufrichtung des Seitenzweiges einer entgipfelten Fichte. Durch die Anführung dieses Beispiels ist, wie ich in der Schrift „Ueber heterogene Induction" neuerdings gezeigt zu haben glaube, thatsächlich der Schlüssel zum Verständniss über die Betheiligung der Gravitation an der exotropischen Bewegung gegeben.

Wenn bei einer entgipfelten Fichte sich ein Seitenzweig aufrichtet, so geschieht dies, wie gesagt, offenbar infolge von Gravitationswirkung. Die Schwerkraft wirkt aber keineswegs an sich schon in dieser Art auf den Seitenzweig an der unverletzten Pflanze ein, sondern erst dann, wenn durch Entgipfelung der Mutterachse die geotropische Disposition im Seitenzweig eine Aenderung erfahren hat. Es ist also zunächst ein von der Mutterachse ausgehender Reiz, welcher als der primäre es veranlasst, dass die Gravitation in modificirter Weise auf das Seitenorgan einwirkt. Durch die Feststellung des geotropischen Charakters der Aufrichtung eines Seitenzweiges ist demnach noch lange nicht bewiesen, dass überhaupt keine von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0278-4

der Mutterachse ausgehende interne Reizwirkung in Betracht komme. Klinostatversuche lassen hier nur einen Schluss auf die Mitwirkung der Schwerkraft zu, gestatten aber durchaus keinen Rückschluss auf die Betheiligung innerer Reizursachen bei dem ganzen Verlauf. Wie aber der ursprünglich von der Mutterachse ausgehende Reiz zur Aufrichtung eines Fichtenzweiges am Klinostat wegen der damit verknüpften Mitwirkung der Schwere nicht zum Ausdruck gelangen kann, so kann auch die von der Mutterachse inducirte exotropische Lateralbewegung am Klinostat sich nicht bemerkbar machen.

Die exotropische Lateralbewegung ist demnach so aufzufassen, dass sie durch heterogene Induction zu Stande kommt, indem die primär von der Mutterachse ausgehende Reizursache, welche selbst keinen Einfluss auf den Bewegungsvorgang besitzt, die geotropische Disposition der Blüthenträger ändert. Sobald diese Träger eine andere als die Auswärtsstellung einnehmen, wird durch Umlagerung der geotropischen Struktur die der Mutterachse zugekehrte Flanke (mit dem Ergebnisse der Lateralbewegung) gefördert, ähnlich wie bei Schlingpflanzen die Gravitation auf eine Flanke geotropisch fördernd einwirkt.[1])

Diese Uebereinstimmung in den Flankenbewegungen bei den Schlingpflanzen und den sich torquirenden Blüthenstielen kommt auch in einer äusserlichen, durch den besonderen Charakter dorsiventraler Gebilde natürlich beschränkten Aehnlichkeit der erreichten Form, nämlich in der schraubigen Windung der Achsen, zum Ausdruck.

Dass wir uns bei dem Worte „innere Reize“ und „Correlation“ noch nicht viel denken können, ist natürlich kein Grund für eine Ableugnung dieser Factoren, welche uns im Leben der Pflanzen ihr Dasein trotz ihrer Räthselhaftigkeit doch durch die sichtbarsten Wirkungen beweisen.

Die Einwirkung oder Nichteinwirkung innerer Reizursachen kann nicht aus Klinostatversuchen allein gefolgert, sondern muss mit Hilfe anderer Experimente erwiesen werden. Dass die Richtung, welche das Seitenorgan bei der exotropischen Bewegung schliesslich einnimmt und innehält, schon einen Rückschluss auf den Ursprung der Reizursache gestattet, wurde bereits erwähnt. Ich habe mit Hilfe des directen Versuches aber noch bestimmtere Anhaltspunkte über den Einfluss der Mutterachse auf die exotropische Bewegung zu finden gesucht. Es gelang mir den Nachweis zu führen, dass z. B. Orchis-

1) Vgl. Noll, Ueber heterogene Induction, Leipzig 1892, p. 45 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0279-2

blüthen, welche durch Abtragen eines Stückes der Blüthenspindel künstlich endständig gemacht werden, keine Torsion erfahren, sondern durch eine einfache geotropische Krümmung ihre Normallage erreichen, indem der exotropische Anstoss, welcher von dem oberen Theil der Mutterachse ausgeht, nun in Wegfall kommt und damit auch die Auswärtsbewegung unterbleibt. Ich interpretirte diesen Versuch folgendermaassen: „Diesem Versuche lege ich eine besondere Bedeutung bei weil er deutlich darauf hinweist, dass die geotropische Mediankrümmung den Cardinalpunkt der ganzen Orientirungsbewegung darstellt. Es unterbleibt hier eben nur die Lateralbewegung, welche sich sonst mit ihr combinirt und durch Hervorrufen einer Torsion den Charakter jener ersteren etwas verwischt, aber nicht wesentlich alterirt. Die Annahme, dass die Gravitation direct auf eine Torsion hinwirke, ist, wenn man für diese künstlich endständig gemachten Blüthen nicht total andere Voraussetzungen als für die Schwesterblüthen machen will — was aber durch nichts gerechtfertigt ist —, durch diesen Versuch vollständig ausgeschlossen. Weiterhin, und das ist ein nicht minder wichtiger Punkt, geht aus diesem Versuche hervor, dass die Lateralbewegung von den hier entfernten Theilen gewissermaassen induzirt wird. Dieselbe Blüthe, welche sich nur median krümmte, würde die Lateralbewegung in vollem Maasse ausgeführt haben, wenn das obere Spindelstück und die gegenüber sitzenden Blüthen nicht entfernt worden wären. Die Lateralbewegung der Orchisblüthe wird demnach von benachbarten Organtheilen aus induzirt — ob dies ein directer oder indirecter Stimulus ist, das soll erst später in Erwägung gezogen werden" (s. oben). — Derartige Versuche habe ich nicht nur bei Orchideen, sondern auch bei anderen Pflanzen mit exotropischen Blüthen, u. a. auch mit Impatiens- und Balsamina-Arten, stets mit gleichem sicherem Erfolge wiederholt.

Der Einwand, welchen man gegen diese Versuche erheben könnte, dass nämlich durch die Verwundung die der intacten Pflanze eigene Reizbarkeit geändert werde, erledigt sich durch die Thatsache, dass das gleiche Verhalten der Blüthen unter Umständen auch an unverletzten Pflanzen zu beobachten ist. Einzelne Orchideen, worunter die bekanntesten die aus der Abtheilung der Cypripedilinen, besitzen lange Blüthenschäfte mit meist nur einer scheinbar endständigen Blüthe. Diese Blüthe ist aber nicht eigentlich endständig, da sich der Blüthenschaft in Gestalt eines kurzen, verkümmerten Spitzchens darüber hinaus fortsetzt. Unterhalb dieser obersten Blüthe treten zuweilen noch wenige andere am Blüthenschafte auf. Die Orientirungsbewegungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0280-3

der unteren Blüthen weichen bei solchen mehrblüthigen Inflorescensen von Cypripedilum- und Paphiopedilumarten von der Bewegung der obersten Blüthe nun in derselben Weise ab, wie die unteren Blüthen an einer decapitirten Spindel einer Orchis oder Gymnadenia von der obersten. Die oberste Blüthe nimmt ihre Normalstellung ein durch einfache geotropische Krümmung. Die unteren zeigen mehr oder weniger starke Exotropie und dementsprechende Torsionen. Obgleich hier also kein Wundreiz mit ins Spiel kommt, reagiren die verschieden gestellten Blüthen verschiedenartig und es ist schwer einzusehen, warum die Schwerkraft auf einzelne geotropisch, auf die anderen aber geotropisch und dabei noch mehr oder weniger geotortisch einwirken sollte. — Bei *Impatiens Balsamina* ist Aehnliches zu beobachten; es ist bei dieser Pflanze nachzuweisen, dass die exotropische Bewegung nicht von der sehr verkürzten Blüthenspindel ausgeht, sondern von den gegenüberstehenden Knospen induzirt wird. Entfernt man diese frühzeitig, so unterbleibt bei den stehengebliebenen Knospen die exotropische Bewegung und damit die Torsion. Ganz dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn zufällig die gegenübersitzenden Knospen von selbst fehlen oder auch nur verkümmert sind. Es ist also augenscheinlich nicht der Wundreiz, welcher bei den künstlichen Eingriffen die veränderte Orientirungsweise bedingt, sondern lediglich die Anwesenheit oder Abwesenheit der Theile, von welchen der correlative Reiz der Exotropie seinen Ausgang nimmt.

Wenn Schw. u. Kr. das veränderte Verhalten solcher Blüthen damit erläutern wollen, dass sie (p. 54) sagen: „Entfernt man an einer Orchideenspindel den oberen Theil, so ist es für die in unmittelbarer Nähe der Schnittfläche stehenden Blüthen zwecklos (!) geworden, eine Torsion auszuführen, denn es ist für sie eigentlich keine Spindel mehr vorhanden, von der sie sich hinwegzuwenden hätten", so kann eine solche Auslegung, bei welcher unsere menschliche Auffassung von zweckdienlich und zwecklos für das physiologische Verhalten von Blüthen maassgebend erachtet wird, doch keinen Anspruch auf eine physiologische Auffassung, geschweige denn auf eine physiologische Erklärung machen. Was Schw. u. Kr. zudem bei der Bemerkung denken, dass keine Spindel mehr vorhanden sei, von der sich die Blüthen hinwegzuwenden hätten, ist schwer einzusehen, da sie der Spindel ja gar keine Bedeutung für die Auswärtsbewegung zugestehen. Aber selbst wenn man unsere Zweckbegriffe der Auslegung dieser Versuche zu Grunde legen wollte, so wäre erst recht nicht einzusehen, warum eine Blüthe den grossen Bogen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0281-8

über den Spindelstumpf hinweg machen sollte, wenn sie es so bequem hat, mit Hilfe des Geotortismus sich auf dem Fleck herumzudrehen.

Indem Schw. u. Kr. der Frank'schen Regel vom kürzesten Weg die weitere (p. 54) hinzufügen, dass die Organe ihre zweckmässige Lage in einfachster Weise erreichen sollen, so widersprechen sich für eine künstlich endständig gemachte Blüthe die beiden Regeln, wie man sieht, schon von vorneherein. Immerhin ist mir das Zugeständniss der beiden Autoren, dass die Ueberkrümmung über den Spindelstumpf hinaus der einfachere Weg (die Torsion demnach der complicirtere) sei, ganz interessant, denn das stimmt völlig mit meiner Auffassung der Sachlage überein.

Nach eingehender Erwägung dessen, was Schw. und Kr. gegen die Annahme einer Exotropie geltend machen, kann ich keinen ihrer Einwände als berechtigt anerkennen, sondern bin um so mehr von dem Vorhandensein der Exotropie überzeugt, als die Versuche, dieselbe zu umgehen, zu Anschauungen führen müssen, welchen man eine Berechtigung in der exacten Physiologie nicht zuerkennen kann.

Wie Eingangs erwähnt, kommen die Orientirungstorsionen nach meiner Ueberzeugung durch die Combination von verschiedenen geotropischen und exotropischen Bewegungen zu Stande, Schw. und Kr. suchen mich nun zu belehren, dass durch die Combination zweier aufeinander senkrecht stehender Krümmungen keine Torsion entstehen könne, sondern abermals eine Krümmung, welche in eine andere Ebene fällt. Hätten die beiden Autoren meine Ausführungen gewissenhafter gelesen, so hätten sie finden müssen, dass diese Belehrung ganz unnöthig war. Ich habe (p. 248) unter Hinweis auf die Ambronn'sche Mittheilung ganz ausdrücklich betont, dass ein Kreisbogen nach der Wirkung einer zweiten Kraft, welche senkrecht zu seiner Ebene wirkt, als Kreisbogen erhalten bleibt.[1])

Ich habe weiter darauf hingewiesen, dass unter diesen Umständen an einem in senkrechte Ebene gestellten Kreisbogen (wie er an einer durch Mediankrümmung eingestellten Blüthe vorliegt) die obere Kante nothwendig unten hin gelangen müsste, dass aber bei dorsiven-

1) Wie ich l. c. schon angab, kann man sich das leicht an einem halbirten ebenen Papierringe vorführen, ohne solche Apparate nöthig zu haben, wie Schw. und Kr. sie beschreiben; man hat nur nöthig, die eine Fläche dieses Papierringes durch Behauchen oder Befeuchten gegenüber der andern zu verlängern.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0282-4

tralen Organen sich die Sachlage „wesentlich“ dadurch ändere, dass durch beständige Gravitationswirkung der Scheitel der Blüthe wieder obenhin gelange. Ich führte an, dass aus dem Kreisbogen dann eine Schraubenlinie hervorgehe, wie man es direct an einem Modell constatiren könne, wenn man dabei Sorge trage, dass die fingirte Blüthe in normaler Erdstellung verbleibt, und der Natur des Vorganges in Wirklichkeit entsprechend, nur die Richtung zur Mutterachse ändere.

Ich habe im Laufe meiner Ausführungen noch wiederholt hervorgehoben, dass die durch die exotropische Bewegung aus ihrer normalen Stellung zum Erdradius herausgerückte Blüthe durch fortwährende erneute geotropische Orientirungsbewegungen in dieselbe zurückgeführt werden müsse (siehe z. B. p. 246, 247, 252, 316, 318, 346, 363). Das Resultat müsse dann eine Torsion sein, wie man sich das an einem Modell jederzeit klar machen könne. Wie man sieht, ist das aber doch etwas wesentlich Anderes, als was Schw. u. K. mir, mit völliger Verschweigung dieser meiner Ausführungen und ausdrücklichen Hinweise unterschieben, dass ich nämlich aus der Combination zweier Krümmungen die Torsion erklären wolle. Wenn Schw. und K. daher (p. 11) von mir behaupten: „Nachdem er die Annahme, dass aus der Combination zweier Krümmungen Torsion resultiren müsse, gemacht hat, sieht er sie auch schon als bewiesen an“, so geht daraus hervor, dass sie mich völlig missverstanden haben.[1])

Wie aus der Combination der geotropischen und exotropischen Bewegungen die schliessliche Verlängerung der sämmtlichen peripherischen Kanten sich ergibt, habe ich zudem (p. 367) folgendermaassen klar zu machen versucht: „Die nächstliegende Frage ist nun die, wie es kommt, dass zum Schluss der Orientirungsbewegung die peripherischen Kanten länger sind, als die Achse. Nehmen wir der

1) Ich kann mir dieses auffallende Missverständniss nur damit erklären, dass einer der Autoren noch beim Lesen meiner Abhandlung selbst die Auffassung mitbrachte, dass durch Combination zweier Krümmungen Torsionen entstehen müssten und deshalb nicht genauer auf die Lectüre meiner Ausführungen einging. Wenigstens behauptet noch 1889 Krabbe (Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter, p. 249): „Die Blattstieldrehungen, die an Fuchsia auf dem Klinostaten zur Beobachtung gelangen, sind offenbar dadurch bedingt, dass sich mit der Wirkung des Lichtes“ (das nur krümmend wirke) „noch eine zweite Kraft, die Epinastie, in einer anderen Ebene combinirt, erst durch diese Combination der fraglichen Kräfte, werden die Blattstieldrehungen möglich. . . . Dass die hier gegebene Erklärung der Torsionen die richtige ist (!), folgt auch aus anderen sogleich zu besprechenden Versuchen.“

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0283-0

Einfachheit halber ein direct invers gestelltes dorsiventrales Organ zu dieser Betrachtung heraus, so wird durch die geotropische Mediankrümmung die Dorsalseite gegenüber der Achse gefördert. Danach möge in der rechten Flanke sich die Lateralbewegung durch Förderung dieser Kante geltend machen. Wie wir wiederholt gesehen, kippt dadurch dies Organ nach der linken Seite über und der Geotropismus wird nun die linke Kante gegenüber der Achse zu fördern suchen, aber nicht genau die linke, sondern die durch die fortschreitende Ueberkippung jedesmal unten liegende Kante der linken Flanke. Gegen das Ende der Orientirungsbewegung ist diess aber die Ventralseite. Auch sie wird daher noch geotropisch etwas gefördet, aber am wenigsten. Die Folge der ungleich starken Verlängerung der peripheren Gewebe ist die, dass die torquirte Strecke des Organs nicht um dessen gestreckte Achse torquirt ist, sondern die Form einer Schraubenlinie annimmt. Das Organ macht den Eindruck, als sei es wie ein schlingender Stengel um eine Stütze gewunden worden, wobei die kurze Ventralseite dieser Stütze angelegt worden wäre. Auch auf dieses Verhalten, welches sich in verschieden deutlicher Weise geltend macht, wurde schon wiederholt bei Beschreibung der Torsionen hingewiesen und es ist dasselbe grade bei den ziemlich dicken Orchideenfruchtknoten oft leicht zu beobachten. Es ist also in den meisten Fällen nicht richtig, zu sagen, dass sich alle Kanten gleichmässig und gleichzeitig überverlängern."

Auf eine ausführliche mechanische Darstellung, wie schrittweise nach Zeit- und Weg-Differentialen die Torsion entstehen muss, hatte ich absolut keine Veranlassung einzugehen, nachdem am Modell gezeigt war, dass das Resultat so und nicht anders ausfallen kann. Es wäre eine nicht leichte Aufgabe für sich, die mathematisch-mechanische Theorie einer so complicirten Bewegung zu entwickeln; ich sehe das aber nicht als eine Aufgabe der Physiologie an. Die physiologische Aufgabe war gelöst, als gezeigt war, dass Torsionen durch Combination der in ihren Einzelleistungen erkannten Bewegungen entstehen müssen. Dass mir Schw. u. K. den Vorwurf machen wollen (p. 10), ich hätte an keiner Stelle meiner Arbeit den Beweis zu liefern versucht, dass auf Grund meiner Prämissen mit mechanischer Nothwendigkeit Torsionen entstehen müssen, begreife ich um so weniger, als sie es selbst nicht für nothwendig erachten, auf eine detaillirte Behandlung der Mechanik einzugehen. Sie schreiben selbst (p. 38, 39): „Es kann nun nicht in unserer Absicht liegen, die verschiedenen Formverhältnisse der sich torsirenden Organe in den einzelnen Phasen der Orientirungs-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0284-6

bewegung genauer darzulegen, um so weniger, als dies ohne Zuhilfenahme direct ad oculos zu demonstrirender Modelle kaum möglich sein würde. Zudem würden diese Einzelheiten kaum noch in den Rahmen dieser Arbeit gehören, da sie für die Frage nach dem mechanischen Zustandekommen der Torsion keinerlei neue Momente enthalten."

Es ist aber nichts bezeichnender für den Ton und den Geist, welcher die Schw.-Kr.'sche Polemik durchweht, als die Art und Weise, wie der Umstand kritisirt wird, dass ich ein Modell zur Erläuterung des Entstehens der Torsionen benutzt habe. Schw. u. K. schreiben (p. 12): „Am Schlusse der ersten Abhandlung sucht Noll die in der Natur zu beobachtenden Blüthenbewegungen noch an einem künstlichen Modell für bestimmte Fälle zu veranschaulichen. Eine aus Papier gefertigte zygomorphe Blüthe, die mit der Tragaxe in inverse Lage gebracht ist, wird mit der Hand zunächst aufwärts gekrümmt, um damit die Mediankrümmung zu demonstriren, und hierauf zur Herbeiführung der Aussenstellung um 180° tordirt, — ebenfalls mit der Hand." Der Versuch zeige nichts anderes, als dass man einen Papierstreifen mit der Hand beliebig krümmen und tordiren könne etc.... Man kann über den Nutzen der Anwendung von Modellen ja verschiedener Meinung sein; ich selbst habe sie sowohl zur eigenen wie zur fremden Belehrung immer als sehr brauchbar geschätzt, weil man sich eben am Modell im Gegensatz zum beobachteten Naturobject von jeder einzelnen Veränderung, von jeder Bewegung, genau Rechenschaft geben kann. Aber wie gesagt, Andere können anderer Meinung sein und werden dafür auch ihre guten Gründe haben. Schw. u. K. gehören aber durchaus nicht zu diesen Anderen, sondern machen, wie schon ein Blick auf ihre Tafeln zeigt, von Modellen den ausgedehntesten Gebrauch. Da muss man sich denn fragen, was diese Autoren mit ihrer Bemerkung denn eigentlich beabsichtigten? Bewegen sich ihre Modelle denn vielleicht von selbst oder werden sie nicht auch „mit der Hand" bewegt? Die abgebildeten Drahtgestelle, Holzklötze und Charnierschlangen sehen nicht darnach aus, als ob sie autonome Bewegungen ausführten und wurden an dem Bleirohr, an welchem Schwendener die Bewegung der Schlingpflanzen analysirte[1]) die Bewegungen nicht etwa auch mit der Hand ausgeführt?

Im Anschluss an diese Besprechung meiner Modelldemonstration schleicht sich bei Schw. u. K. abermals ein litterarisches Versehen ein,

1) Ueber das Winden der Pflanzen. Monatsber. der Berl. Acad. Dec. 1881. p. 1090.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0285-2

indem sie mir die Behauptung zuschieben, „an diesem Objecte" würde der Charakter der Torsion etc. besonders klar. Aus meiner Darstellung (p. 247) geht aber klar hervor, dass mit „diesem Objecte" die lebendige Linariablüthe, aber nicht das todte Modell gemeint ist, für welches diese Behauptung sich allerdings seltsam ausnehmen würde.

Ambronn hatte in seiner berührten Mittheilung für das Zustandekommen der Torsionen von dorsiventralen Organen die verschiedene Vertheilung resistenter Gewebe auf deren Querschnitt in Betracht gezogen und behauptet, dass durch die krümmende Wirkung auf dazu unsymmetrisch vertheilte Widerstände Torsionen entstehen müssten. Ich hatte diesen Erklärungsversuch bei meinen Untersuchungen auch bereits in Erwägung gezogen und gezeigt, 1., dass eine Vertheilung resistender Gewebe, wie sie A. voraussetzt, in den meisten Blüthenstielen, welche sich trotzdem torquiren, thatsächlich gar nicht anzutreffen ist, und 2., dass symmetrisch gebaute Blattstiele unter Umständen die entgegengesetzten Bewegungen ausführen, als nach der Ambronn'schen Berechnung zu erwarten ist; endlich 3., dass dort, wo bei symmetrischen Organen besondere Strecken für die Bewegungen different ausgebildet werden, wie z. B. in Blattpolstern, die symmetrische Anordnung resistenter Gewebe aufgehoben und durch eine centrische ersetzt wird. Dieser Erklärungsversuch von Ambronn kann also für die Blüthenbewegungen überhaupt gar nicht in Betracht kommen und es hat daher für die Lösung unserer physiologischen Frage keine unmittelbare Bedeutung, wenn Schw. u. Kr. in zwei Kapiteln durch seitenlange Ausführungen, mathematische Berechnungen, Versuche und Modelldemonstrationen die Unrichtigkeit dieser Ambronn'schen Voraussetzungen nachweisen.

Schw. u. Kr. legen ein besonderes Gewicht auf die Thatsache, dass Torsionen nicht nur an vorher gekrümmten, sondern auch an ziemlich grade gestreckten Organen auftreten. Sie glauben, daraus schliessen zu dürfen, dass die Torsion durch Geotortismus unmittelbar hervorgebracht, nicht aber durch Combination von exotropischen und geotropischen Bewegungen entstanden sei.

Auf diese Form der Torsion, welche die Blüthe oder die Blattspreite fast an Ort und Stelle in die normale Lage herumdreht, habe ich in meiner Abhandlung auch wiederholt hingewiesen und will meine Auffassung dieser Erscheinung Schw. und Kr. gegenüber hier noch einmal wiederholen. Ich muss dabei zunächst an einen sehr einfachen Versuch aus der Mechanik erinnern. Auf einer Ebene liege eine Kugel auf dem Punkte O; es wirke auf diese eine Kraft $\mathfrak{z}$,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0286-8

welche sie bis zum Punkte B bewegt. Hier bei B wirke eine zweite Kraft in einem bestimmten Winkel, sagen wir im rechten Winkel zur Richtung der Kraft β, und diese neue Kraft γ bringe dann die Kugel bis zum Punkte C. Die Kugel hat dann durch die nacheinander wirkenden Kräfte den Weg von O nach B und von da unter rechtem Winkel nach C zurückgelegt. Lassen wir die Kräfte β und γ aber gleichzeitig einwirken, so läuft die Kugel von O auf geradem Wege, ohne B zu berühren bis C. — Wenn andererseits bei einer invers gestellten dorsiventralen Blüthe das Zusammenwirken von geotropischen und exotropischen Bewegungen dahin führt, wie ich am Modell gezeigt und p. 367 für den Blüthenstiel auseinander gesetzt habe, dass die Blüthe schliesslich in normaler Einstellung auf ziemlich geradem aber torquirtem Stiel nach auswärts gerichtet sein muss, so kommt es einzig und allein darauf an, ob alle diese Bewegungen gleichzeitig und entsprechend gleichmässig einwirken, oder ob sie einzeln nacheinander oder ungleichmässig auftreten, um zu ganz verschiedenen Formen der resultirenden Bewegung zu führen. Im ersteren Falle kann das Organ fast an Ort und Stelle eine Torsion erfahren, ohne dass sich die Componenten äusserlich in ihren getrennten Wirkungen zu erkennen geben, wie das bei gleichzeitiger Einwirkung der Kräfte auf die genannte Kugel ja auch der Fall ist. In anderen Fällen kommen die Componenten je nach ihrer Wirksamkeit mehr oder weniger getrennt zum Ausdruck. In der That findet man sowohl bei verschiedenen Pflanzenspecies und Individuen wie auch unter den Blüthen einer und derselben Mutterpflanze die mannigfachsten Uebergänge und Zwischenformen zwischen den beiden Extremen.

Wie es aber für die Analyse der resultirenden Bewegung bei der vorerwähnten Kugel von Vortheil ist, wenn man beide Kräfte nacheinander, statt gleichzeitig zur Wirkung kommen sieht, so betrachte ich es auch als einen, für das Verständniss der Torsionen höchst günstigen Zufall, dass ihre Componenten bei einer Anzahl von Pflanzen zeitlich getrennt auftreten und sich in ihren Einzelwirkungen besser verfolgen und abgrenzen lassen. Ich habe daher diese Fälle mit durchsichtigerer Synthese bei meinen Untersuchungen in den Vordergrund der Betrachtung gestellt und die mit verwischterem Auftreten der Componenten auf erstere zurückzuführen gesucht. Nachdem ich auf die Erscheinung der Torsion an Ort und Stelle schon genügend aufmerksam gemacht und sie durch gleichzeitige Wirkungen der Componenten erklärt habe, verliert der Versuch, welchen Schw. und Kr. mit *Aconitum Lycoctonum* anstellten, seine Bedeutung für den Geotor-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0287-4

tismus. Es zeigt sich nämlich in diesem Versuch nur, dass in einer Federspule, also in einem engen Raum, welcher weite Krümmungen nicht zulässt, eine Torsion wie erwähnt, stattfinden kann. Wenn Schw. und Kr. behaupten, dass bei ihrem Versuche jede Krümmung verhindert sei, so stimmt das übrigens mit den beigegebenen Abbildungen Fig. 11 (und 12) Tafel II sehr wenig überein; als gerade kann man die dargestellten Blüthenstiele doch gewiss nicht bezeichnen. Es braucht aber der Federspulen gar nicht, um zu beweisen, dass bei gewissen Pflanzen eine Torsion bei ziemlich gestreckt bleibendem Stiel vor sich gehen kann; dies sieht man bei manchen Orchideen, Lobeliaceen und zumal kurzstieligen zygomorphen Blüthen anderer Pflanzen ohne Federspule oft besser als bei dem genannten *Aconitum*. Bei vielen anderen Blüthen gelingen derartige Versuche, die Blüthen an Ort und Stelle zur Torsion zu bringen, aber durchaus nicht. Ich habe derartige, im Resultat abweichende Experimente mit Ringen (an Stelle der Federspule) in meiner Abhandlung beschrieben; diese Fälle übergehen Schw. und Kr. aber mit Schweigen.

Es bleibt bei dem Torquiren, wie es mehr oder weniger ausgesprochen an Ort und Stelle stattfindet, noch eine Schwierigkeit zu erwähnen, die sowohl für meine Auffassung, als auch, und zwar in viel höherem Maasse, für die Schw. und Kr.'sche in Betracht kommt. Es betrifft dies das Auftreten der Auswärtsbewegung zu einem Zeitpunkte, bei welchem eine nennenswerthe Einwärtsbewegung noch nicht stattgefunden hat. Immerhin geht, wie ich fand, auch in diesen Fällen eine geotropische Bewegung, welche im weiteren Verlauf zur vollendeten Einwärtsstellung führen würde, den Torsionen voraus und es hängt wohl lediglich von der exotropischen Empfindlichkeit einer Pflanze ab, ob sie früher oder später gegen eine begonnene Einwärtsbewegung reagirt. Ganz unerklärlich ist es mir aber, wie Schw. u. Kr., nach denen die geotropische Torsion durch gleichmässige Drillung um die eigene Längsachse erfolgen soll, in diesen Fällen davon sprechen können (p. 30), „dass die Auswärtsbewegung der Blüthen auf einer unmittelbaren Stieltorsion beruht, an deren Zustandekommen irgendwelche Krümmungen nicht betheiligt sind". Die Auswärtsstellung ist ja doch von vornherein bei solchen Blüthen gegeben, wird nach Schw. und Kr. durch irgendwelche Krümmungen absolut nicht verändert und soll doch durch weitgehende Stieltorsionen erst erreicht werden! — Dies wäre also eine weitere wunderbare Eigenschaft des „Geotortismus", mit welchem nach Schw. und Kr. (p. 48, 49) allerdings „ein ganz neues Gebiet" beginnen soll.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0288-0

Besonderen Werth hatte ich in meiner Abhandlung darauf gelegt, dass andere Richtungsbewegungen, als die exotropische, welche sich mit der Orientirung zur Gravitationsrichtung combiniren, gleichartige Torsionen hervorrufen, wie die Combination der geotropischen Bewegungen mit der exotropischen. Ich hatte gefunden, dass die Blüthen vieler Pflanzen exotropisch sind, ohne unter gewöhnlicher Beleuchtung einen merklichen Heliotropismus zu verrathen, dass sich andererseits aber Blüthen vorfinden, welche keine merkliche Exotropie, dagegen einen ausgesprochenen Heliotropismus besitzen. Zu dieser Gruppe gehören vor allem die Blüthen der *Linaria cymbalaria,* deren positiver Heliotropismus bereits durch Hofmeister hervorgehoben wurde. Kehrt man eine, von der Mutterachse heliotropisch nach auswärts gerichtete Blüthe sammt ihrer Mutterachse im Dunkeln vollständig um, so erreicht die Blüthe in sehr kurzer Zeit mit Hilfe des Geotropismus ihre normale Erdstellung wieder; sie ist dann oft mit ihrer Oeffnung der Mutterachse zugekehrt, behält im Dunkelraum diese Stellung aber unverändert bei. Es zeigt sich keine Spur von Lateralbewegung und keine Spur von Torsion. Lassen wir aber von der Seite Licht einwirken, so führt die Blüthe eine heliotropische Lateralbewegung aus, welche sie zunächst zur Gravitation in abnorme Lagen bringt. Diese abnorme Lage wird durch Geotropismus wieder überwunden und die beiden Richtkräfte wirken beiderseits so lange regulirend ein, bis die Blüthe zu jeder derselben die normale Ruhelage erreicht hat; dann ist in ihrem Stiel aber eine entsprechende Torsion aufgetreten. Verschieben wir die seitliche Lichtquelle allmählich weiter bis in die Richtung des verlängerten Radius der Mutterachse, so können wir verfolgen, wie unter den combinirten Einwirkungen der bekannten Kräfte die Torsion bis zu 180° weitergeht. Hat die Blüthe dann dieselbe Ruhelage erreicht, wie eine exotropische, dann weist sie auch eine gleiche Torsion auf; der Gang des Versuches hat aber den directen Beweis geliefert, dass hier keine einzelne Richtkraft eine unmittelbar torquirende Wirkung ausgeübt hat, sondern dass die Torsion durch die combinirten Orientirungsbewegungen unter dem Einfluss zweier Richtkräfte entstanden ist. „Man hat es aber bei *Linaria* besonders günstig in der Hand, beide Componenten nacheinander — erst bei Lichtabschluss die Gravitation, dann in Verbindung damit das Licht — wirken zu lassen, oder von vornherein gleichzeitig, wodurch dann die Bewegung sich nicht klar nach den Wirkungen zerlegt, sondern eine aus beiden resultirende Richtung einschlägt. Ausserdem steht es einem frei,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0289-8

wie weit man gerade die heliotropische Lateralbewegung will vor sich gehen lassen." (Orientirungsbew. zygom. Blüthen, p. 247.) Schw. und Kr. übergehen diesen instructiven Versuch, auf welchen sich der schon erwähnte unrichtig citirte Passus bezieht: „An diesem Objecte wird der Charakter der Torsion etc."

Die beiden Autoren scheinen dagegen andererseits einen grossen und principiellen Werth auf eine Erscheinung zu legen, welcher ich einen solchen nicht zugestehen kann. Sie widmen nämlich ein ganzes Capitel der Thatsache, dass die Orientirungstorsionen sehr oft am freien Endtheil der Blüthen- oder Blattstiele beginnen und dann allmählich nach der Basis hin fortschreiten, während im oberen Theil die Torsion der Normalstellung des Organs zu Liebe wieder rückgängig gemacht wird. Wenn man an die Einzelheiten des Verlaufs von Richtungsbewegungen überhaupt denkt, wird man sich sagen müssen, dass es sich hier um eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung handelt. Man braucht nur einen beliebigen orthotropen Spross mit entsprechend langer Wachsthumszone mit Tuschpunkten zu versehen und horizontal zu legen, um zu bemerken, wie dicht hinter dem Gipfel in der Region des stärksten Wachsthums die Krümmung beginnt, wie sie nach senkrechter Aufrichtung der Spitze aber basalwärts fortschreitet, bis dahin, wo das Wachsthum eben erlischt. Der Gipfel wird dadurch nach hinten zunächst übergekrümmt, durch erneute Orientirungsbewegungen aber oben, in den energischer wachsenden Theilen, wieder in die Normallage zurückgebracht. Wollte man sich die Muse nehmen, aus dem Krümmungsradius und der Länge des Stengels, welche die Krümmung basalwärts durchläuft, die Bogengrösse zu berechnen, um welche der Sprossgipfel herumgeführt worden wäre, wenn der Vorgang anders verliefe, als er sich in Wirklichkeit verläuft, dann würde man zu ähnlichen Resultaten gelangen, wie Schw. und Kr. bezüglich ihres Geotortismus, nämlich, dass es sich um Krümmungen von 180 oder 540 oder 720° handeln würde, von denen 90 oder 450 oder 630 succesive wieder aufgelöst wurden, nachdem die Krümmung 90° überschritten hatte (p. 34). Wenn Schw. und Kr. dazu behaupten (p. 61), „in mechanischer Hinsicht ist auch diese eigenthümliche Erscheinung einstweilen keiner Verwerthung fähig", so ergeht es der Physiologie einstweilen besser als der Mechanik, denn sie hat die Erklärung dafür, dass diese „eigenthümliche Erscheinung" mit der Vertheilung der Wachsthumsintensität, vielleicht auch mit der Stärke der Reizempfänglichkeit zusammenhängt und dass, da die Blüthe selbst die Bewegung des Stieles nicht beherrscht, alle

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0290-1

noch reactionsfähigen Zellen nach Maassgabe ihres Wachsthums — also sehr oft (aber nicht immer) von oben basalwärts weiterschreitend — ihre Reactionen ausführen. Werden dabei die zuerst normal gestellten und wachsthumsfähigen Gewebetheile dadurch über die Normallage hinaus geführt, so beginnen sie naturgemäss erneute Orientirungsbewegungen, welche, wie ich zeigte, nothwendig eine entgegengesetzte Richtung einschlagen und eine Auflösung der Torsion zur Folge haben müssen. Die dabei zu constatirenden Erscheinungen sind meiner Ansicht nach also keineswegs „so eigenthümlicher und auffallender Natur" (p. 31) wie Schw. und Kr. glauben und stellen durchaus keine Extraleistung des Geotortismus vor; sie sind, wie gesagt, bei jeder durch Wachsthum hervorgebrachten Orientirungsbewegung ganz allgemein zu beobachten.

Aus der Vertheilung des Wachsthums erklärt sich auch eine andere Erscheinung, auf welche Schw. u. Kr. besonders hinweisen, nämlich die, dass die Torsion nach der geotropischen Krümmung nicht in derselben Region auftritt, in der die Krümmung das Maximum erreichte, sondern sich höher am Stiel geltend macht. Bei den Blüthen, bei welchen die rein geotropische Orientirung der exotropischen Lateralbewegung vorausgeht, liegt das Maximum der geotropischen Krümmung desshalb gewöhnlich tiefer, weil, wie ich ausführlich darlegte und durch Abbildungen (p. 208) veranschaulichte, das Wachsthum der Blüthenstiele in vielen Fällen derart stattfindet, dass bei der Streckung kurz vor und während der Anthese, dasselbe den Stiel nicht gleichmässig auf seiner ganzen Länge ergreift, sondern im Allgemeinen von der Basis nach dem freien Ende hin anschwellend fortschreitet, dergestalt, dass die Basis des Stieles zuerst die weitere Wachsthumsfähigkeit und Reactionsfähigkeit auf geotropische Reize verliert. Ich wies (p. 209) noch im Besonderen darauf hin, das spätere Eintreten und das längere Anhalten der lateralen Bewegung im Blüthenstiel von *Aconitum* habe daher zur Folge, „dass die stärkste Lateralbewegung nicht mit dem Ort der stärksten Mediankrümmung zusammenfällt, sondern hauptsächlich oberhalb in dem fast horizontalen Theile derselben vor sich geht." Gerade dieser zuletzt erwähnte Umstand ist aber von ganz besonderem Interesse, indem er jedem aufmerksamen Beobachter die Gelegenheit gibt mit eigenen Augen die Entscheidung zu treffen, ob Geotortismus oder eine exotropische Lateralbewegung die Orientirung zur Tragachse einleitet. Wäre Geotortismus im Spiel, so müssten sich solche Blüthen, die an mehr oder weniger wagerechten Endstrecken des Stiels mit der Oeffnung der Spindel zugekehrt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0291-7

sind, durch Torsion des oberen Stieltheiles an Ort und Stelle torquiren und kämen dadurch in inverse Stellung, ohne die geringste Auswärtsbewegung ausführen zu können. Von einem solchen Torquiren ist aber bei diesen Blüthen nichts zu sehen, wohl aber tritt durch relativ stärkere Verlängerung einer Seitenkante eine seitlich gerichtete Krümmung ein, welche die Blüthe von der Spindel abkehrt (so wie es etwa in meiner Fig. 14 l. c. angedeutet ist). Fachgenossen, welche sich durch Augenschein in müheloser Weise an einem günstigen Objecte über die vorliegende Frage unterrichten wollen, kann ich nur empfehlen gelegentlich selbst einmal einen Umkehrversuch mit *Aconitum* oder mit grösseren Delphiniumarten zu machen und derartige Blüthen nach nicht zu langen Zwischenpausen aufmerksam zu beobachten. Man kann dabei über die Entscheidung in der einen oder anderen Richtung unmöglich länger im Zweifel bleiben. — Wenn in anderen Fällen zuweilen die torquirte Strecke schliesslich ziemlich gerade aufgerichtet erscheint, so haben wir bereits gesehen, dass dieses Endergebniss kein Beweis dafür ist, dass bei diesen Blüthen die Torsion nicht auch durch Combination verschiedener Richtungsbewegungen entstanden sein kann. —

Auf die Bewegungen der Blätter, welchen in der Abhandlung von Schw. u. Kr. ein breiter Raum gewidmet ist, brauche ich hier nicht weiter einzugehen. Ich glaube, gezeigt zu haben, dass ihre Orientirungen so weit sie gegenüber dem Horizont und der Tragachse stattfinden, sich denen zygomorpher Blüthen anschliessen. Auf die merkwürdigen Vorgänge, welche bei der Mitwirkung des Lichtes zu der eigenartigen Lichtstellung der Blätter führen, bin ich im Besonderen nicht näher eingegangen; nur das hatte ich (p. 361) hervorgehoben, dass eine gegenseitige Beeinflussung heliotropischer und geotropischer Bewegungen stattfinden müsse, was schon allein daraus hervorgehe, „dass sonst geotropisch recht empfindliche Blätter ihrer ‚fixen Lichtlage' zu Liebe alle denkbaren abnormen Lagen zum Erdradius annehmen, als ob sie ihren Geotropismus bei dem Lichtgenuss gänzlich verloren oder — umgewandelt hätten. Denn es sind nicht etwa Gleichgewichtslagen zwischen dem Geotropismus und dem Heliotropismus, welche dabei zu beobachten sind." Schw. u. Kr. werden bekanntlich (p. 67) durch ihre Versuchsergebnisse zur Erwägung derselben Möglichkeiten geführt. Wenn diese beiden Autoren dann bei der Aufzählung der Litteratur über die Orientirungsbewegung der Blätter (p. 81) von Schmidt bis Krabbe meine obigen Untersuchungsergebnisse

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0292-3

übergehen, so kann ihre Aufzählung natürlich keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen. —

In Vorstehendem glaube ich die wichtigsten Punkte, welche mir zur Beurtheilung der Frage nach der Entstehung der Orientirungstorsionen von Bedeutung zu sein scheinen, so weit zusammengestellt und kritisch gegen einander abgewogen zu haben, als es mir nöthig erscheint, um den Lesern, welche die mit den Orientirungstorsionen zusammenhängenden Fragen nicht aus eigener Erfahrung schon kennen, die Kritik und die Bildung eines eigenen Urtheils zu erleichtern. Wenn man die Geschichte seiner Wissenschaft auch nur einigermaassen kennt und wenn man sich der Wandlung der eigenen Auffassungen und Einsicht im Laufe einer langen Untersuchung bewusst bleibt, so wird man natürlich nicht glauben, in einer so heiklen Frage, und zumal in einer physiologischen Erstlingsarbeit das letzte Wort gesprochen zu haben. Wenngleich ich auch auf Grund der Ueberzeugung, welche ich durch den Ausfall meiner Experimente und durch wiederholte Erwägungen gewonnen habe, die Ausführungen von Schw. und Kr. sachlich und litterarisch entschieden als unzutreffend abweisen muss — wobei die Form des Angriffs die Form der Abwehr bestimmte —, so möchte ich mich andererseits aber ausdrücklich gegen den Schein verwahren, als betrachte ich diese physiologische Frage, wenn auch nur vorläufig, als abgeschlossen. Ich selbst wüsste freilich noch nichts anderes an die Stelle der von mir 1885 vertretenen Auffassung zu setzen, die ich auch heute noch vollständig unterschreibe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05169-0293-9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 76

Autor(en)/Author(s): Noll F.

Artikel/Article: Die Orientirungsbewegungen dorsiventraler Organe. 265-289