



Ueber sogenannte Compasspflanzen

von

E. Stahl.

Hierzu Tafel XIX.

Die sonderbare Eigenschaft einer nordamerikanischen Pflanze, ihre Blätter in der Meridianebene auszubreiten, so dass die Ränder derselben nach Norden oder nach Süden gekehrt sind, ist in neuerer Zeit mehrfach in wissenschaftlichen und nicht wissenschaftlichen Zeitungen zur Sprache gekommen. Eine Erklärung dieser Erscheinung, d. h. eine Zurückführung dieses Ausnahmefalles auf bereits bekannte Eigenthümlichkeiten der Laubblätter, ist bisher noch nicht versucht worden.

Die genannte Eigenschaft ist keineswegs auf das nordamerikanische *Silphium laciniatum* beschränkt; sie kann in ebenso ausgeprägter Weise bei der einheimischen *Lactuca scariola* beobachtet werden. Da die letztere Pflanze, bei ihrer allgemeineren Verbreitung, einem jeden leicht zugänglich ist, so theile ich hier zunächst die an derselben ausgeführten Beobachtungen mit, um erst nachher fremde und eigene Mittheilungen über *Silphium laciniatum* beizufügen.

Lactuca scariola.

Es ist eine allgemein bekannte und in den meisten Floren angeführte Thatsache, dass die Blätter von *Lactuca scariola* vertical gestellt sind: der eine Seitenrand ist nach oben, der andere nach unten gekehrt. Die Blätter unserer Pflanze sind ungefähr nach der Divergenz $\frac{3}{8}$ am Stengel vertheilt. Betrachtet man genauer frei stehende Pflanzen, so bemerkt man jedoch, dass die verticalen Blattspreiten nicht, ihrer Insertion gemäss, in acht Längsreihen vom Stengel ausstrahlen, sondern mehr oder weniger deutlich die Neigung zeigen sich alle in parallele Verticalebenen

zu ordnen. Diese Eigenthümlichkeit tritt je nach Standorten und Individuen in verschieden hohem Maasse hervor.

Am stärksten ausgeprägt ist dieselbe bei mageren Pflanzen, welche auf dürrer Boden an sonnigen Standorten wachsen und es ist in hohem Grade auffallend zahlreiche Pflanzen, mit parallel gerichteten Blättern, neben einander stehen zu sehen, um so mehr als die Orientirung der Blätter ziemlich genau mit der Meridianebene zusammenfällt.

Ein Theil der Blätter kehrt die Spitze nach Süden, ein anderer nach Norden; nach Osten und Westen stehen keine Blätter ab.

Der Einfachheit der Darstellung halber bezeichne ich die vier nach den Cardinalpunkten schauenden Längsseiten des Stengels als Nord-, Süd-, Ost- und Westseiten.

Die auf der Südseite inserirten Blätter haben durch eine circa 90° betragende, dicht über der Basis erfolgte Torsion ihre Spreite in die Meridianebene gebracht. Der Winkel von Blattrippe und Stengelaxe beträgt 50—70 Grad.

Blätter, deren Insertion auf die Nordseite fällt, verhalten sich ganz ähnlich. Die Spreite des mit der Spitze nach Norden gekehrten Blattes ist durch Drehung ebenfalls vertical geworden.

Die Oberfläche der auf Nord- und Südseite inserirten Blätter schaut bei den einen nach Osten, bei den anderen nach Westen.

Wesentlich verschieden verhalten sich die nach Osten und Westen am Stengel sitzenden Blätter. Hier ist oft keine Spur von Torsion vorhanden: die Blätter sind einfach steil aufgerichtet, ihre Oberfläche der Stengeloberfläche angeschmiegt. Bei anderen Blättern — so auch in dem bildlich dargestellten Fall — ist mit der Torsion der Mittelrippe eine Krümmung verbunden, wodurch die Spreite wieder annähernd in die Meridianebene zu stehen kommt. Je nachdem die Krümmung nach der einen oder nach der anderen Seite stattgefunden hat, ist die Spitze des Blattes nach Norden oder nach Süden gewendet.

Die auf der Ostseite inserirten Blätter kehren ihre Oberfläche nach Westen, während die der entgegengesetzten Seite nach Osten schauen.

Die hier geschilderten Stellungsverhältnisse sind bald mehr bald weniger scharf ausgeprägt; am schärfsten treten sie gewöhnlich hervor an den unteren Blättern des eben aufschliessenden Stengels, am schwächsten an den kleineren Blättern in der Blütenstandregion. Die Neigung sich in die Meridianebene zu stellen

fand ich schon, wenn auch schwach ausgebildet, am ersten auf die Cotyledonen folgenden Blatte bei im Monat Juli gekeimten Pflänzchen. Beim dritten und vierten Blatt der allerdings bereits aufschliessenden Pflänzchen war die Meridianstellung schon sehr auffallend.

Durch welche äussere Ursachen wird nun diese eigenthümliche Orientirung der Blätter hervorgerufen. Dass dieselbe zu dem Erdmagnetismus in keinerlei Beziehung steht, war mir von vornherein klar; auch bezweifelte ich nicht, dass hier nur ein besonderer Fall von Heliotropismus vorliege.

Wiesner¹⁾, dem wir zahlreiche schöne Beobachtungen über die Senkrechtstellung der Blätter zum Lichte verdanken, spricht sich, nach Erörterung der Stellungsverhältnisse der schwertförmigen Iris- und Xyrisblätter, über unsere Pflanze folgendermaassen aus: „Weniger einfach sind die Verhältnisse bei *Lactuca scariola*, deren Blätter auf sonnigen Standorten vertical aufgerichtet sind. Die Blätter stehen in verticalen Ebenen in der Richtung eines radialen Stammlängsschnittes, ohne weitere Orientirung zum Lichte²⁾. Diese eigenthümliche Lage ist um so auffallender, als das Blatt dieser Pflanze ganz ausgesprochen dorsiventral erscheint. Ueber das Zustandekommen dieser seltsamen Lage des Blattes kann ich nichts Bestimmtes aussagen und spreche nur die Vermuthung aus, dass das Gewebe der stark entwickelten Mittelrippe in der auf die Meridiane senkrechten Richtung negativ geotropisch (und möglicher Weise auch positiv heliotropisch) ist.“

Schon die einfache Thatsache, dass die oben beschriebene Meridianstellung in ausgeprägter Weise nur an solchen Pflanzen hervortritt, welche an sonnigen Standorten gewachsen sind, spricht dafür, dass wir es hier mit einer Wirkung des Lichtes und zwar des directen Sonnenlichtes zu thun haben.

Um die Wirkungsweise des Lichtes auf die Blätter von *Lactuca scariola* festzustellen, cultivirte ich zunächst Exemplare bei diffusem Tageslichte: Pflanzen, die in einem nach Norden gelegenen Zimmer aufwuchsen und nur das vom Fenster her einfallende diffuse Licht genossen, neigten ihre Stengelspitzen dem Fenster zu, während die Blätter sich senkrecht zum Lichteinfall orientirten. In Gruben oder zwischen Gebüsch aufgewachsene Pflanzen,

1) Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche II. Theil in Denkschriften der mathematischen-naturw. Classe der K. Ac. der Wissensch. Wien 1880.

2) Die Meridianstellung der Blätter war Wiesner nicht bekannt.

die während ihrer Entwicklung nur vom diffusen Lichte des Himmelsgewölbes getroffen worden waren, zeigten genau horizontal gestellte Blätter.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die Blätter des wilden Lattichs schwachem Lichte gegenüber sich ganz genau so verhalten wie diejenigen anderer Dicotylen; sie sind, nach der von Darwin eingeführten Bezeichnungsweise, diaheliotropisch.

Um die Wirkungsweise des Sonnenlichtes auf die Stellung der Lattichblätter festzustellen, wurden folgende Versuche ausgeführt.

Zwei Blumentöpfe mit gleich alten Pflanzen wurden, der eine nur während der Mittagsstunden von 10 Uhr bis 3 Uhr dem directen Sonnenlichte ausgesetzt, die übrige Zeit dunkel gehalten; der andere von 10 Uhr bis 3 Uhr verdunkelt, die übrige Zeit ins Freie gestellt, so dass also die Pflanzen von 3 Uhr bis zum Sonnenuntergang und von Sonnenaufgang an bis 10 Uhr beleuchtet waren. Da die Versuche bei anhaltend schöner Witterung ausgeführt wurden, so genossen die Versuchspflanzen während der Beleuchtungszeiten fast fortwährend directes Sonnenlicht. Die Pflanzen entwickelten sich, wenn auch langsam, weiter. Die neu gebildeten Blätter der während der Mittagsstunden beleuchteten Exemplare zeigten keine Spur von Meridianstellung, während diese letztere ganz entschieden hervortrat bei den Stöcken, die während der Vor- und Nachmittagsstunden das Sonnenlicht genossen hatten.

Da diese Versuche, wie leicht einzusehen, nicht vollständig vorwurfsfrei sind, änderte ich dieselben in folgender Weise ab.

Einige im Freien stehende Exemplare bedeckte ich mit einem auf vier Pfosten ruhenden horizontalen Brete in der Weise, dass sie während der Mittagsstunden gegen das directe Sonnenlicht geschützt, demselben aber während der Morgen- und Abendstunden ausgesetzt waren. Bei diesen Pflanzen trat an den neu entfaltenen Blättern die Meridianstellung in ebenso charakteristischer Weise hervor als bei solchen, welche den ganzen Tag über der Sonne ausgesetzt stehen.

Andere Stöcke wurden zwischen Gebüsche gestellt, so dass sie nur von der hochstehenden Sonne getroffen werden konnten. Obwohl diese Pflanzen den ganzen Tag über von oben her diffuses Licht empfangen hatten, waren ihre Blätter keineswegs horizontal. Ihre Stellung war vielmehr sichtlich durch das directe Sonnenlicht beeinflusst, die Oberseite nach Süden oder Südwesten gekehrt.

Dass die Meridianstellung der Blätter vollständig frei stehen-

der Pflanzen durch das Licht der am Horizont stehenden Sonne bedingt wird, geht besonders deutlich aus folgendem Versuche hervor.

Ein Topf mit einigen jungen Pflanzen wurde vor ein nach Norden gelegenes Fenster gebracht, in welcher Lage die Pflanzen wenige Stunden vor Sonnenuntergang und nach Sonnenaufgang das directe Sonnenlicht empfangen. Alle unter den genannten Bedingungen entfalteten Blätter neigten mit ihrer Spitze nach Norden, die Oberseite war nach Osten oder nach Westen gekehrt. Wurden die Versuchsexemplare etwas weiter nach dem Zimmer zu gerückt, so dass sie nicht mehr von der Sonne beschienen werden konnten, so trat die oben beschriebene senkrechte Lage zum diffusen Lichte ein.

Die Meridianstellung der Blätter von *Lactuca scariola* ist also auf den gewöhnlichen Diaheliotropismus, wie derselbe bei der grossen Mehrzahl der Laubblätter beobachtet wird, zurückzuführen; die Blätter des wilden Lattichs unterscheiden sich von denen anderer Pflanzen nur durch ihre grössere Empfindlichkeit gegenüber intensivem Lichte.

Wiener (l. c. p. 43) hat gezeigt, dass die fixe Lichtlage der Blätter im Allgemeinen nicht durch das directe Sonnenlicht, sondern durch das zerstreute Licht bestimmt wird. Wenn man nämlich Blattrosetten von *Capsella bursa pastoris*, *Bellis perennis* und ähnlicher auf sonnigen Standorten vorkommender Pflanzen nur durch die Morgensonne beleuchtet, im Uebrigen aber im zerstreuten Lichte hält, so richten sich die Blätter nicht senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne, sondern nach dem herrschenden stärksten zerstreuten Lichte.

Gerade in diesem Punkte macht also der wilde Lattich eine Ausnahme. Pflanzen, die nur in den Morgenstunden von der Sonne beschienen werden, stellen ihre Blätter senkrecht auf die Strahlen der Morgensonne; das gleiche gilt *mutatis mutandis* für Stöcke, die nur in den Nachmittagsstunden das Sonnenlicht geniessen. Bei vollständig frei stehenden und den ganzen Tag über besonnten Pflanzen ist die Oberseite der einen Blätter nach Osten, die der andern nach Westen gekehrt.

Diese Erscheinung ist an der Hand der bekannten Wachstumsgesetze leicht zu erklären.

Das Licht der aufgehenden Sonne fällt bei einem Theil der in Entstehung begriffenen Blätter auf die Rückseite, bei einem an-

deren unter mehr oder weniger spitzem Winkel auf die Vorderseite. Diese letzteren Blätter werden die nothwendigen Krümmungen resp. Torsionen ausführen, bis sie mit ihrer Oberseite senkrecht zum Sonnenlichte stehen. Bald nimmt aber in Folge der starken Beleuchtung und der gesteigerten Transpiration die Wachsthumintensität und mit ihr die Fähigkeit heliotropische Bewegungen auszuführen ab: die Blätter verharren in der eingenommenen Stellung. Gegen Abend, wo die Wachsthumbedingungen wieder günstiger werden, nehmen dann die schon in der Knospelage nach Westen schauenden Blätter die Senkrechtstellung zum Licht der untergehenden Sonne ein.

Die Ausbildung der *Lactuca*blätter geht, selbst unter günstigen Vegetationsbedingungen, ziemlich langsam von Statten; auch verstreicht einige Zeit, bis die freie Lichtlage erreicht ist.

Junge, aber bereits orientirte Blätter können, aus ihrer Lage gebracht, die Meridianstellung wieder erreichen; bei älteren Blättern hört diese Fähigkeit auf.

Die Meridianstellung ist, wie schon hervorgehoben, nicht immer so scharf ausgeprägt, so namentlich bei sehr üppigen Exemplaren; hier ist es oft nur der obere Theil der Blattspreite, welcher durch Torsion oder Krümmung, oder durch beide Processe zugleich in die Meridianebene gebracht wird.

Es ist leicht einzusehen, dass die während der Ausbildung der Blätter herrschenden Witterungsverhältnisse von grossem Einfluss auf das Zustandekommen der Meridianstellung sein müssen¹⁾.

Fragen wir uns nun, welche Bedeutung die Meridianstellung der Blätter für den Haushalt des wilden Lattichs wohl haben möge, so giebt uns die Betrachtung der Pflanze an ihrem ursprünglichen Standorte die Antwort.

Der aufgehenden Sonne kehren die verticalen Blätter ihre grösste Fläche zu. In dem Maasse als die Sonne höher steigt, wird auch der Winkel, unter welchem ihre Strahlen die Blattfläche treffen, geringer, bis schliesslich zur Mittagszeit alle Blätter, in der Richtung der Sonnenstrahlen betrachtet, im Profil gesehen werden. In den Nachmittagsstunden nimmt dann der Einfallswinkel der Sonnenstrahlen auf die Blätter wieder allmähig zu, so dass

¹⁾ Wegen Mangel geeigneter Rotationsapparate konnte ich nicht feststellen, ob bei der Verticalstellung der Blattspreiten nicht etwa auch die Schwerkraft mit in Betracht komme. Aus den im Vorhergehenden mitgetheilten Versuchen geht jedoch zweifellos hervor, dass hier das Licht den Ausschlag giebt.

diese letzteren gegen Abend wieder senkrecht von dem Sonnenlichte getroffen werden.

Die Blätter vieler Papilionaceen, z. B. der Bohnen, nehmen bekanntlich bei intensiver Insolation Profilstellung ein: durch Krümmung der Gelenkpolster werden die Blättchen in eine Lage gebracht, in welcher sie der Sonne die geringste Fläche darbieten. Hierdurch werden übermässige Erwärmung und Beleuchtung vermieden.

Auf ganz anderem Wege wird ein ähnliches Resultat durch die bleibende Meridianstellung der Lattichblätter erreicht. Geringerer Wasserverlust durch Transpiration, Milderung des zu intensiven Sonnenlichtes, dies sind die Vortheile, welche der Pflanze aus ihrer eigenthümlichen Blatorientirung erwachsen. Bekräftigt wird diese Annahme durch den Umstand, dass die Meridianstellung am schärfsten hervortritt bei Exemplaren, die an trockenen Standorten vegetiren. Bei diesen letzteren sind auch die Borsten, welche die Mittelrippe auf der Blattunterseite bedecken, am stärksten entwickelt und bilden nebst den etwas schwächeren Randborsten der Blätter ein allseitig abstehendes Borstensystem, durch welches die zarteren Blattspreiten gegen Berührung geschützt sind.

Silphium laciniatum.

Silphium laciniatum ist eine ebenfalls zur Familie der Compositen gehörige, in Nordamerika — von Michigan und Wisconsin, westlich bis zum Felsengebirge, südlich bis Texas und Alabama — sehr verbreitete Prairienpflanze. Eingehendere Angaben über das Verhalten derselben finden wir zusammengestellt in „Curtis' Botanical Magazine Januar 1881“¹⁾. Die Pflanze ist schon 1781 in Europa eingeführt worden und wird jetzt in vielen botanischen Gärten cultivirt.

Die Eigenthümlichkeit der Blätter von *Silphium laciniatum* ihre Ränder nach Norden und Süden zu kehren wurde zuerst vom General Alvord im Jahre 1842 in seinen Mittheilungen an die „American association for the Advancement of Science“ geschildert. Die Thatsache scheint jedoch schon lange den Jägern, welche die Prairien durchstreifen, in welchen diese Pflanze häufig ist, bekannt gewesen zu sein. Diese Angaben wurden später bezweifelt,

¹⁾ Dasselbst eine Abbildung der blühenden Pflanze.

da es nicht gelang dieselben an den im Botanischen Garten zu Cambridge (U. S. A.) cultivirten Exemplaren zu verificiren.

Wiederholte Beobachtungen in den Prairiesen, Messungen vermittelst des Compasses an hunderten von Blättern, insbesondere der Wurzelblätter, haben gezeigt, dass, in Bezug auf die dominirende Orientirung, der populäre Glaube begründet ist.

Zu diesen von Asa Gray herrührenden Angaben fügt Hooker die Bemerkung hinzu, dass er an den in Kew cultivirten Exemplaren keine Spur von Orientirung habe bemerken können; dieselben seien jedoch nicht gut exponirt gewesen, so dass ihr Verhalten nicht als maassgebend betrachtet werden könne.

In der That müssen die Silphien an freiem, sonnigem Standorte cultivirt werden, wenn die Meridianstellung der Blätter deutlich hervortreten soll.

An zwei in Töpfen cultivirten Exemplaren, die sowohl von der Morgen- als von der Abendsonne beschienen worden waren, standen die Wurzelblätter vertical und ziemlich genau in der Meridianebene. Je nach ihrer Stellung am Stengel war die Meridianstellung entweder einfach durch Aufrichtung oder durch Torsion im oberen Theil des Blattstiels zu Stande gekommen. Wurde ein Blatt künstlich aus seiner Meridianstellung gebracht und in der veränderten Stellung befestigt, so erreichte die Lamina ihre vorherige Lage durch Krümmung oder Torsion des Blattstiels. Waren die Bewegungen des Blattstiels durch die Befestigungsweise verhindert worden, so traten Torsionen bezw. Krümmungen im oberen Theil der Spreite oder in den Fiedern selbst ein, wodurch die oberen freien Theile wieder in die Meridianebene gebracht wurden. Die Blätter von *Silphium* kehren, wie die von *Lactuca scariola*, ihre Oberseite entweder nach Osten oder nach Westen. Ich sah immer mehrere Tage verstreichen, ehe die definitive Stellung erreicht wurde; ein Blatt, dessen Oberfläche Anfangs nach Osten gekehrt war, fand ich nach einigen Tagen nach Westen schauend.

Bei diffuser einseitiger Beleuchtung stellen die *Silphium*-blätter ihre Spreite senkrecht zum einfallenden Lichte.

Weitere Versuche habe ich mit *Silphium* nicht angestellt; ich bezweifle jedoch nicht, dass bei dieser Pflanze, wie bei *Lactuca scariola*, die Meridianstellung durch dieselbe Eigenschaft der Blätter auf das directe Sonnenlicht zu reagiren hervorgerufen werde.

Ausser den beiden besprochenen Pflanzen kann ich nur noch eine nennen — *Aplopappus rubiginosus*, ebenfalls eine Composite —, bei welcher die Meridianstellung deutlich hervortritt;

eine geringe Neigung ihre Blätter in die Meridianebene zu stellen fand ich ausserdem bei *Lactuca saligna* und *Chondrilla juncea*. Es ist aber kaum zu bezweifeln, dass die Zahl der sogenannten Compasspflanzen sich noch beträchtlich vermehren wird, sobald man, namentlich in trockenen Vegetationsgebieten, diesen Verhältnissen mehr Aufmerksamkeit schenken wird.

Erklärung der Tafel XIX.

Eine Lattichpflanze mit besonders stark ausgeprägter Meridianstellung der Blätter, von Osten betrachtet. Die Blattoberseiten sind dunkel gehalten; die Unterseiten sind an den Borsten, welche die Mittelrippe bedecken, kenntlich.