

noch im Jahr 1899 hat SADEBECK die beiden Sorten für gleich angesehen, denn auf S. 313 der „Kulturgewächse“¹⁾ ist zu lesen: „5. Die südamerikanische, d. h. die Para- oder Bahia-Piassave von *Attalea funifera* Mart. und wahrscheinlich auch von anderen *Attalea*-Arten.“ Wie mir bekannt ist, hat WIESNER das Manuscript von Piassave in den „Rohstoffen“ schon vor Erscheinen der SADEBECK-schen „Kulturgewächse“ abgeschlossen und konnte nur nachträglich noch einiges daraus verwerthen. Die Angriffe SADEBECK's auf WIESNER in Bezug auf die Abstammung der beiden Piassaven scheinen mir daher nicht gerechtfertigt zu sein, da ersterer damals ebenso wenig die richtige Abstammung kannte und auch meine Notiz in der Chemiker-Zeitung nicht gelesen hatte. Genau dasselbe gilt auch für einen weiteren Angriff SADEBECK's. Er tadelt (Ber. d. D. Bot. Ges. 1902, S. 394, in der Anmerkung) „die alten irrthümlichen Angaben“ über den Kitul, der von *Caryota urens* abstammen soll, richtiger aber (nach SADEBECK) von *Arenca saccharifera* herrührt. Davon wusste aber SADEBECK im Jahre 1899 ebenfalls nichts, denn in seinen „Kulturgewächsen“ heisst es S. 313: „3. Kitul oder Kitool von *Caryota urens* L., der Kitulpalme Ceylons.“ Da, wie oben bemerkt, WIESNER's Arbeit über die Piassave schon 1899 fertig gestellt war, so dünkt mir, trifft der Angriff SADEBECK's auch ihn selbst.

Es ist eine sehr verdienstvolle Arbeit, incorrecte Angaben anderer Forscher durch genaue wissenschaftliche Untersuchungen richtig zu stellen und die Wissenschaft kann dem Betreffenden hierfür nur dankbar sein. Nicht nothwendig dagegen erscheint es mir, solche Richtigstellungen aus dem Geleise objectiver Darstellung herauszuheben und einer wissenschaftlichen Arbeit ein subjectives Gepräge zu geben; am wenigsten aber sind missgünstige Hinweisungen eines Forschers würdig.

5. J. Wiesner: Ueber die Beziehung der Stellungsverhältnisse der Laubblätter zur Beleuchtung.

Eingegangen am 22. September 1902.

Die Blattstellung wurde anfänglich als ein rein morphologisches Problem behandelt. Soweit sich die fertigen Zustände der Blattstellungen vom geometrischen und mathematischen Standpunkte aus behandeln lassen, gelangte die Morphologie der Blattstellung auch

1) Die Kulturgewächse der deutschen Kolonien und ihre Erzeugnisse. Jena. GUSTAV FISCHER, 1899.

schon zu einem gewissen Abschluss. Hingegen lässt der entwicklungsgeschichtliche Theil der Blattstellungslehre noch mancherlei Lücken erkennen.

In neuerer Zeit wurde, insbesondere dank den Untersuchungen SCHWENDENER's, die Blattstellungsfrage in's physiologische Fahrwasser gelenkt. Es handelt sich hierbei um die Feststellung der mechanischen Momente, welche bei dem Zustandekommen der gesetzmässigen Blattanordnungen betheilt sind. Die betreffenden Untersuchungen befinden sich noch im Flusse, und zu einer Klärung der Anschauungen ist es bisher noch nicht gekommen.

Es scheint nun an der Zeit, die Frage der Blattstellung auch vom biologischen Gesichtspunkte aus zu beleuchten, um sie jener Einseitigkeit zu entrücken, welche sie bisher beherrschte. Insbesondere dürfte es sich empfehlen, zu untersuchen, in wie weit sich die Anordnung der Blätter als Anpassungen an die gegebenen Lebensbedingungen zu erkennen giebt.

Einzelne Bemerkungen über Blattstellungsverhältnisse im Sinne der heutigen Biologie sind gelegentlich, auch schon lange vor unserer biologischen Epoche, gemacht worden, insbesondere wurde die Frage der Zweckmässigkeit der uns in der Natur factisch entgegentretenden Blattstellungsverhältnisse mehrfach herührt. Die betreffenden Aeusserungen sind kürzlich von HANS WINKLER¹⁾ gelegentlich der Veröffentlichung seiner „Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen“ zusammengestellt worden. —

Seit längerer Zeit bin ich mit Studien über die Biologie der Blattstellungsverhältnisse beschäftigt. Ich habe aber bisher über diesen Gegenstand nur gelegentlich Einzelnes veröffentlicht²⁾.

Auf den folgenden Blättern will ich kurz die mir am lehrreichsten erscheinenden Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Anpassung der Laubblätter an die gegebenen Lichtverhältnisse mittheilen.

1. Die Pflanze empfängt entweder (nämlich bei bedecktem Himmel, oder sonstwie der directen Sonnenwirkung entzogen) bloss diffuses Licht, oder (bei directer Besonnung) ein gemischtes Licht, welches sich aus der directen parallelen Sonnenstrahlung und dem von unendlich vielen Seiten strahlenden diffusen Tageslicht zusammensetzt. Eine bloss aus reiner Sonnenstrahlung zusammengesetzte Beleuchtung kann man wohl im Experiment herstellen, in der Natur kommt sie aber nicht vor. Bei der Prüfung der Beleuchtungsverhältnisse hat man deshalb stets zwischen diffusem Tageslicht und gemischtem Sonnenlicht zu unterscheiden. Der Einfachheit halber

1) Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXVI (1901).

2) In meiner Schrift über Anisomorphie (1892) und in meiner Biologie (1902), S. 42.

nenne ich die Beleuchtung im gemischten Sonnenlichte, dem Sprachgebrauche folgend, Sonnenbeleuchtung.

Ich habe auf die grosse Bedeutung des diffusen Tageslichtes für das Gedeihen der Pflanzen zuerst und in verschiedenem Zusammenhange hingewiesen und dargelegt, in welcher Einschränkung die Sonnenbeleuchtung förderlich auf die Gewächse wirkt, die im Allgemeinen gegen intensive Strahlung sich durch die verschiedensten Schutzeinrichtungen wehren¹⁾.

Indem man die Beziehungen der Blattstellung zum Lichte prüft, zeigt sich wieder die grössere Bedeutung des diffusen gegenüber dem Sonnenlichte. Es lassen sich wohl Anpassungen der Laubblattstellung an die diffusen, nicht aber an die parallelen Sonnenstrahlen nachweisen, wenigstens ist es mir nicht gelungen, letztere zu finden. Da der Sonnenstand innerhalb der Vegetationsperiode und innerhalb eines Tages fortwährend wechselt, die Blattstellungen aber in der Zeit, in welcher das Laub functionirt, fixe Verhältnisse repräsentiren, so wird man wohl höchstens Anpassungen an mittlere Sonnenbeleuchtung oder an die Sonnenbeleuchtung überhaupt, nicht aber an die parallele Sonnenstrahlung erwarten dürfen. Ich habe nach der letzteren Richtung thatsächlich keine Relation ausfindig machen können. Es ist aber nicht zu verkennen, dass jene Blattanordnungen, welche sich als Anpassung an das diffuse Licht darstellen, eine günstige Sonnenbeleuchtung nicht ausschliessen. Wenn ich einen Spross, dessen Blätter ihrer Anordnung nach an das diffuse Licht angepasst sind, der Sonnenbeleuchtung aussetze, so finde ich, zumal bei mittlerem Sonnenstande, dass alle Blätter vom Sonnenlichte getroffen werden. Wird z. B. ein im Waldesschatten aufgewachsener, vertical zur Entwicklung gekommener blühender Spross von *Salvia glutinosa*, dessen Blätter sich als euphotometrisc²⁾ zu erkennen geben, indem sie sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellen, bei mittlerem Sonnenstande vertical aufgestellt der directen Sonnenstrahlung ausgesetzt, so zeigt es sich, dass alle Blätter von der Sonne getroffen werden, und da alle Blätter flach ausgebreitet und horizontal gestellt sind, so sind auch alle Blätter gleicher Sonnenbestrahlung ausgesetzt. Kommt *Salvia glutinosa* am Waldesrande derart zur Entwicklung, dass sie zeitweilig länger andauernder starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt ist, so wird das Blatt panphotometrisc²⁾, d. h. es richtet sich im grossen Ganzen nach dem stärksten diffusen Lichte des Standortes, es wehrt aber einen Theil des Sonnenlichtes ab, und zwar in der Weise, dass die Längshälften der Lamina mehr oder minder stark aufgerichtet sind.

1) Heliotropische Erscheinungen II (1880). Photometrische Untersuchungen. Sitzungsber. der Wiener Akademie 1893, 1895, 1900.

2) WIESNER, Biol. Centralblatt 1899.

An sonnigen Standorten wird man, zumal bei mittleren Sonnenständen, die frei exponirten Sprosse, mögen deren Blätter wechselständig oder decussirt angeordnet sein, gewöhnlich nahezu vollständig von der Sonne bestrahlt finden, d. h. jedes einzelne Blatt steht im Sonnenlichte, die Beschattung ist entweder gleich Null oder minimal. Da aber die einzelnen Blätter in der Regel eine verschiedene Neigung gegen den Horizont haben, so ist die Lichtstärke, welche den Blättern zukömmt, eine verschiedene. —

In Betreff des diffusen Tageslichtes hat man in erster Linie zwischen Oberlicht und Vorderlicht zu unterscheiden. Bei freier Exposition entspricht das Oberlicht dem gesammten Tageslicht, welches auf eine horizontale Fläche fällt, das Vorderlicht jener Lichtmenge, welche einer verticalen Fläche zugeführt wird. In der Regel ist das Oberlicht beträchtlich stärker als das Vorderlicht, auch dann, wenn der Lichtzutritt, z. B. im Walde, theilweise gehemmt ist. Mitten im Walde ist das Oberlicht gewöhnlich etwa doppelt so stark als das Vorderlicht. Bei freier Exposition kann aber nach den bisher von mir in Wien angestellten Messungen das gesammte Oberlicht viermal stärker als das Vorderlicht sein. Es empfängt also ein frei exponirtes horizontal gestelltes Blatt im günstigsten Falle viermal so viel Licht als ein vertical gestelltes.

Das Streben des Laubblattes nach dem Oberlichte ist in zahlreichen Fällen der Blattanordnung ausgeprägt, nicht nur bei Pflanzen, welche frei exponirt auftreten, sondern auch bei solchen, welche im Schatten anderer gedeihen; nicht nur bei Gewächsen mit unverzweigten Stengeln, sondern auch bei Bäumen mit complicirter Verzweigung.

2. Ich stelle die einfachsten Fälle in den Vordergrund, nämlich die Laubsprosse jener Gewächse, deren Blätter sich nicht decken, überhaupt so angeordnet sind, dass kein Blatt einem anderen desselben Sprosses Licht wegnehmen kann. Unter den Farnen und anderen Gewächsen kommt es vor, dass zur Zeit der Belaubung von der Pflanze nur ein Blatt gebildet wird. In diesem Falle ist es gleichgültig, wie dieses Blatt im Verhältniss zu den vorangegangenen Blättern derselben Achse gestellt ist. Gross ist, wie bekannt, die Zahl jener Gewächse, welche regelmässig zwei Laubblätter ausbilden. Die Divergenz dieser Blätter ist immer $\frac{1}{2}$. Seltener sind jene Gewächse, welche nur je einen mehrgliedrigen Wirtel bilden. Ich erinnere an *Paris quadrifolia*. In allen diesen Fällen erhalten die an der Achse vorhandenen Blätter gleich viel Licht, und wenn das Laub euphotometrisch ist, wie bei der letztgenannten Pflanze, die grösste Lichtmenge, welche auf dem Standorte disponibel ist.

Völlig unbedeckt und deshalb dem gesammten Tageslichte vollkommen zugänglich sind auch jene Blätter, welche an horizontaler Axe, flach am Boden liegend, gegenständig oder wechselständig nach

der Divergenz $\frac{1}{2}$ angeordnet sind. Zahllose derartige Fälle kommen in der Natur vor. Immer aber ist hier die Anordnung der Blätter eine laterale. Gerade diese laterale Anordnung sichert den Blättern die günstigste Beleuchtung, nämlich die Beleuchtung durch das stärkste diffuse Licht des Standortes. Jede andere Anordnung wäre ungünstig, am ungünstigsten wäre, wie leicht einzusehen, die mediane $\frac{1}{2}$ -Stellung. Auch bei anderen Neigungen der Achse tritt, wenn $\frac{1}{2}$ -Stellung ausgebildet ist, die laterale Anordnung auf und sichert den Blättern gleichfalls das stärkste diffuse Licht.

Selten ist aber diese zweizeilige Blattanordnung ein primäres Stellungsverhältniss. Regel ist vielmehr, dass diese $\frac{1}{2}$ -Stellung secundär, und zwar durch Drehung der Internodien hervorgerufen wird. Diese secundären Stellungsverhältnisse sollen in einem besonderen Paragraphen weiter unten näher erörtert werden.

3. An diese einfachsten Fälle schliessen sich die grundständigen oder die sogenannten Wurzelblätter an. Die Beleuchtungsverhältnisse der Wurzelblätter unterscheiden sich von den früher vorgeführten dadurch, dass bei den ersteren stets ein mehr oder minder grosser Theil der Blätter durch Deckung, d. i. durch Ueberlagerung seitens höher inserirter Blätter oder Theile derselben, seiner Function, zu assimiliren, entzogen ist. Diese Einschränkung der assimilirenden Fläche wird in zweierlei Weise verringert: durch die Grössenabnahme der consecutiven Blätter und durch die Verschmälerung des Blattgrundes. In die durch den verschmälerten Blattgrund benachbarter Blätter entstehende Lücke fügen sich die später zur Entwicklung gelangenden ein. Im Allgemeinen sind die Stellungswerthe der Wurzelblätter desto höhere, je schmaler die Blätter sind. Doch kommt noch ein anderes Moment in Betracht, welches ich aber hier nur im Vorübergehen kurz berühren kann, das ich in einer später folgenden Abhandlung erst eingehend erörtern werde: die ungleiche Fähigkeit der Laubblätter verschiedener Pflanzen, den ihnen dargebotenen Lichtraum auszunutzen („Lichtraumnutzung der Laubblätter“). Die Wurzelblätter mancher Pflanze bilden eine völlig geschlossene Fläche, indem einzelne Blatttheile gedeckt sind, die natürlich ausser Function stehen. Manche Pflanzen vertragen diese Deckung, andere nicht, und diese lassen mehr oder minder grosse Lücken zwischen sich frei.

Die durch Stellung, Form und Grösse bedingten Beleuchtungsverhältnisse der Wurzelblätter sind sehr mannigfaltige, selbst innerhalb sehr naher Verwandtschaftskreise. Um diese Verschiedenartigkeit wenigstens einigermaßen zu charakterisiren, will ich als Beispiel unsere drei gemeinsten *Plantago*-Arten: *P. major*, *media* und *lanceolata* vorführen, und zwar zunächst jene Formen, deren Blätter sich infolge der gegebenen Licht- und Ernährungsverhältnisse euphotometrisch

verhalten. Die Blätter der Pflanzen liegen dem Boden auf und sind bei Zenithbeleuchtung horizontal gestellt. Ich bemerke noch, dass die von mir beobachtete *Plantago major* kleinblättrig war und gleich der *P. lanceolata* auf trockenem, sandigem Boden, *P. media* auf mässig feuchtem Wiesenboden wuchs.

Plantago major bildete Blattrosetten, welche sich nur aus fünf ausgebildeten lebenden Blättern zusammensetzten. Zwischen diesen Blättern befanden sich grosse Lücken. Die älteren Blätter waren von den jüngeren vollständig bedeckt und gingen in Folge dessen rasch zu Grunde. Man erkennt wohl, dass hier die Anordnung der Blätter der Divergenz $\frac{2}{5}$ angenähert entspricht. Wären höhere Divergenzwerte zur Ausbildung gelangt, so wäre eine partielle Deckung der Blätter eingetreten, welche die Blätter dieser Pflanze aber nicht vertragen. So beschränkt sich also die Pflanze auf eine Zahl von Wurzelblättern, welche sich unter den gegebenen Lichtverhältnissen erhalten kann, und vernichtet den Ueberschuss vollständig, ohne unnütz halbgedekte Blätter, die ja doch rasch zu Grunde gehen müssten, zu bilden.

Plantago media zeigt ein ganz anderes Verhalten. Die Wurzelblätter bilden eine geschlossene Rosette, d. h. zwischen den Blättern befindet sich keine Lücke. Aber auch hier ist keine vollständige „Mosaikbildung“ im Sinne KERNER's eingetreten, denn einzelne Blatttheile sind gedeckt. Die Blätter ertragen die partielle Deckung ohne Schädigung. Ich zählte an jeder Rosette 10—13 intacte Blätter. Die Deckung der Blatttheile belief sich innerhalb einer Rosette auf 5—10 Procent. Die Divergenz war wegen der geringen Zahl der Blätter nicht genau zu bestimmen. Jedenfalls lag der Divergenzwert nicht unter $\frac{5}{13}$.

Bei *Plantago lanceolata* ist die Zahl der lebenden Blätter in der Rosette noch grösser als bei *P. media*. Die einzelnen Rosetten zählten 15—21 Blätter. Diese schliessen nicht lückenlos an einander. Der freie Raum zwischen den Blättern der einzelnen Rosette war aber nicht so gross wie bei *P. media*. Die Divergenz der Blätter konnte nicht genau ermittelt werden, lag aber jedenfalls nicht unter $\frac{8}{21}$.

Unter anderen Beleuchtungs- und Ernährungsverhältnissen ändern sich die Divergenzen, und die „Lichtraumnutzung“ wird eine andere. Auf fruchtbarem Boden und bei verringerter Beleuchtung erheben sich die Blätter von *P. major*, sie werden grösser und zahlreicher, verlieren den euphotometrischen Charakter; es wird Lichtraum für die nachwachsenden Blätter geschaffen, und mit der Vermehrung der lebenden Blätter einer Rosette steigt der Divergenzwert. Aehnlich so verhält sich auch *P. lanceolata*. Wenn *P. media* ausnahmsweise in starker Beschattung zur Ausbildung gelangt, so werden die Wurzel-

blätter schmaler, die Divergenz vereinfacht sich, und es treten zwischen den einzelnen Blättern Lücken auf, so dass die Rosetten nicht mehr geschlossen sind.

4. Verticale, unverzweigte Achsen mit wechselständiger Blattanordnung. Dieser Fall unterscheidet sich von dem zuletzt vorgeführten in morphologischer Beziehung dadurch, dass die Stengelglieder entwickelt sind. Die Deckung der Blätter geht hier nicht bis zur gegenseitigen Berührung, hat aber doch trotz entwickelter Stengelglieder die Wirkung, dass die oberen Blätter den unteren Licht entziehen.

Die Verhältnisse des Lichtgenusses sind hier sehr complicirt, da die Lichtmenge, welche auf jedes Blatt fällt, nicht nur von der Blattstellung, sondern auch von der Länge der Internodien, von der Form, Lage und relativen Grösse der Blätter abhängig ist. Wegen dieser Complication erschien es mir am zweckmässigsten, die Abhängigkeit der Beleuchtungsverhältnisse von der Blattstellung an einem Apparate zu studiren, der einen künstlichen Spross darstellt, an welchem die Divergenz variabel, alles andere, was auf die Grösse des Lichtgenusses einwirkt, constant gemacht ist. Dieser Apparat bestand aus einer Achse, an welcher künstliche Blätter gleicher Form und Grösse so angebracht waren, dass sie sich sowohl vertical verschieben als um die Achse drehen liessen. Die Internodien konnten somit constant gemacht und die Blätter nach jeder beliebigen Divergenz angeordnet werden. An jedem Blatte wurde ein Streifen photographischen Normalpapiers (nach BUNSEN's Vorschrift bereitet) unter den erforderlichen Vorsichten befestigt und der Apparat dem Tageslichte ausgesetzt. Die auf den einzelnen Blättern herrschende Lichtstärke wurde aus der Expositionszeit und dem Grade der Färbung des Normalpapiers unter Zugrundelegung des BUNSEN - ROSCOE'schen Normaltons bestimmt.

Die Versuche haben übereinstimmend folgende Resultate ergeben: Innerhalb jedes Blattcyclus nimmt die Stärke des auf die einzelnen Blätter fallenden Lichtes in der Richtung von oben nach unten ab, und es sinkt in demselben Sinne sprunghaft die Lichtstärke von Cyclus zu Cyclus. Hieraus ergiebt sich aber folgender Satz: Rücksichtlich der fast ausschliesslich an den Laubsprossen mit wechselständiger Blattanordnung realisirten Blattstellungswerte ist bei verticalen Achsen mit entwickelten Stengelgliedern bezüglich der Beleuchtung $\frac{1}{2}$ der ungünstigste, $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ der günstigste Divergenzwert. Allgemein ausgedrückt ist an solchen Achsen $\frac{1}{z}$ der ungünstigste und $\frac{2z-\sqrt{5}-1}{2(z^2-z-1)}$ der günstigste Divergenzwert¹⁾. That-

1) WIESNER in „Flora“ 1875, S. 141.

sächlich findet man auch immer bei dem Auftreten zahlreicher Blätter an verticalen Achsen hohe Divergenzwerte.

Es seien die erzielten Resultate durch ein Beispiel veranschaulicht. Ich wähle hierzu die erstbeste Versuchsreihe aus.

Die Blätter des Apparates waren verkehrt herzförmig gestaltet, kurz gestielt und hatten etwa die Grösse der Blätter von *Syringa vulgaris*. Sie wurden in Abständen von 2 cm in horizontaler Richtung nach Divergenz $\frac{3}{8}$ aufgestellt. Der Apparat wurde an einem trüben Junitag Vormittag einer Beleuchtung ausgesetzt, welche beiläufig von einem Drittel des Himmels ausging. Die Stärke dieses Lichtes betrug im BUNSEN-ROSCOE'schen Masse ausgedrückt 0,349. In der nachfolgenden Tabelle bedeuten die fortlaufenden Zahlen die einzelnen Blätter, in der Richtung von oben nach unten gezählt. Die Zahlen 0, 8 und 16 bezeichnen die Anfangsblätter der consecutiven Cyclen nach $\frac{3}{8}$. Jeder dieser Ziffern ist der beobachtete Werth der Lichtintensität¹⁾ beigesetzt, wobei der besseren Uebersicht halber der Maximalwerth (0,349) gleich 100 gesetzt wurde.

0 100	8 60	16 20
1 99	9 55	17 19
2 97	10 52	18 20
3 91	11 49	19 20
4 91	12 42	20 19
5 86	13 38	.
6 80	14 32	.
7 74	15 30	.

Inwieweit relative Blattgrösse, Form und Lage des Blattes und Länge der Internodien bei gleicher Divergenz die Beleuchtungsstärke des Blattes beeinflussen, soll später bei Veröffentlichung meiner Studien über „Lichtraumnutzung“ dargelegt werden. Hier möchte ich nach dieser Richtung nur Folgendes bemerken. Je kleiner die Blätter sind, desto geringer ist im Allgemeinen ihr Einfluss auf die Lichtstärke, mit welcher das Blatt beleuchtet ist, und umgekehrt. Grosse, zumal ungestielte Blätter schränken an verticalen Achsen die Beleuchtung tiefer situirter Blätter in hohem Masse ein. Wenn grosse sitzende Blätter an verticalen Achsen auftreten, so nehmen sie am Stamme den untersten Platz ein und nach oben nehmen die Blätter an Grösse ab, was für die Beleuchtung der tiefer situirten Blätter von Vortheil ist. Wenn der Blattgrund verschmälert ist und insbesondere, wenn das Blatt langgestielt ist, so wird die Beleuchtung der unteren Blätter verhältnissmässig wenig beeinträchtigt. Der Blattstiel hat nämlich nicht nur den Zweck, die unteren Blätter in's Licht

1) Es wurde chemische Lichtintensität ermittelt; da es sich aber um relative Werthe handelt, so drücken die Zahlen mit einer für unsere Zwecke mehr als ausreichenden Genauigkeit Lichtintensitäten überhaupt aus.

zu schieben, sondern auch diffuses Licht durchzulassen zum Zwecke der Beleuchtung tiefer gestellter Blätter.

Welchen Einfluss endlich die Länge der Internodien auf die Beleuchtung der Blätter ausübt, möge folgenden Zahlen entnommen werden. An dem oben beschriebenen Apparate wurde die Beleuchtung von Blättern bestimmt, welche sich vertical unter einem dem vollen Tageslichte ausgesetzten Blatte befanden. Die Zahlen der ersten Columne geben Intensitäten in BUNSEN-ROSCOE'schem Masse, die der zweiten Columne drücken dieselben Werthe, umgerechnet auf 100, aus:

Oberstes Blatt (im vollen Tageslichte). . . .	0,635	100
Ein Blatt 2 cm unterhalb des oberen Blattes	0,056	8,8
„ „ 6 „ „ „ „ „	0,149	23,4
„ „ 10 „ „ „ „ „	0,523	82,3

5. $\frac{1}{2}$ -Stellung an verticalen Achsen. Es wurde schon oben angedeutet, dass bei geneigter, zumal horizontaler Lage der Achsen die laterale $\frac{1}{2}$ -Stellung die günstigste Beleuchtung der Blätter bedingt. Hingegen ist die $\frac{1}{2}$ -Stellung für verticale Achsen nur günstig, wenn keine Deckung der Blätter eintritt. Sonst ist die $\frac{1}{2}$ -Stellung an verticalen Achsen rücksichtlich der Beleuchtung der Blätter das ungünstigste Verhältniss, wie gleichfalls schon auseinandergesetzt wurde. An verticalen Achsen wird bei $\frac{1}{2}$ -Stellung eine günstige Beleuchtung der Blätter nur möglich sein, wenn die Blätter sehr klein oder die Internodien sehr lang sind. Kleine photometrische Blätter der Gräser stehen an langen Internodien. Für das lange, schmale Blatt der Gräser, welches seinen aphotometrischen Charakter dadurch documentirt, dass es sehr häufig die Unterseite dem Lichte darbietet, ist es natürlich gleichgültig, ob es an kurzen Internodien (grundständige Blätter) oder an sehr langen Internodien steht.

Sehr beachtenswerth scheint mir jener Fall, in welchem grosse photometrische Blätter an kurzen Internodien nach $\frac{1}{2}$ angeordnet sind, wie die reitenden Blätter der *Iris*-Arten. Würden diese Blätter nach $\frac{1}{2}$ angeordnet, sich wie gewöhnliche Laubblätter flach ausbreiten, so müssten alle unter den obersten zu stehen kommenden Blätter aus Lichtmangel zu Grunde gehen. Diese reitenden Blätter sind aber nicht auf das Oberlicht angewiesen, sondern ihrer Stellung und Gestalt nach auf das Vorderlicht. Dieser Beleuchtungsmodus verträgt sich aber selbst bei gedrängtester Blattstellung mit der $\frac{1}{2}$ -Stellung. Bekanntlich kommen solche reitende, stets nach $\frac{1}{2}$ angeordnete, auf das Vorderlicht angewiesene Blätter bei Monocotylen (*Irideen*, *Xyrideen*, *Orchideen* etc.) nicht selten vor.

6. Geneigte Achsen. Dieselben bilden rücksichtlich des Verhaltens der Divergenz zur Beleuchtung im Vergleiche zu den verticalen Achsen geradezu den umgekehrten Fall. Denn bei ersteren ist die

$\frac{1}{2}$ -Stellung das günstigste, die Divergenz $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ das ungünstigste Verhältniss. Nur muss $\frac{1}{2}$ lateral sein. Dieser Fall kommt, wie bereits oben bemerkt, ausserordentlich häufig vor.

Wie an aufrechten, so kommen auch an geneigten Achsen alle möglichen Stellungen vor, doch ist unverkennbar, dass die Tendenz zu vereinfachten Stellungen an Seitenachsen im Vergleiche zu den aufrechten Muttersprossen vorhanden ist, worauf ich weiter noch zurückkomme.

Hohe Stellungsverhältnisse an geneigten Achsen kommen zu Stande, wenn die Blätter aphotometrisch sind. Ein ausgezeichnetes Beispiel bilden die *Pinus*-Arten. Im jugendlichen Zustande stehen die seitlichen Sprosse der Föhre allerdings aufrecht, aber wenn die Blätter functioniren, so sind diese Sprosse horizontal oder geneigt, und die Divergenz der die assimilirenden Blätter tragenden Kurzsprosse entspricht dem Grenzwerthe $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$. Die Blätter dieser Sprosse werden von allen Seiten her beleuchtet und der concentrische Bau der Föhrennadel macht es möglich, dass jeder Lichtstrahl, aus welcher Richtung er auch kommen mag, ausgenutzt werden kann. Deshalb bringt es auch der Föhre keinen Nachtheil, wenn ihre Nadeln die Flanken oder gar die Unterseiten nach oben wenden.

Sind die an geneigten Achsen stehenden Blätter photometrisch, so spricht sich in ihnen die Tendenz aus, die $\frac{1}{2}$ -Stellung anzunehmen, oder sich derselben zu nähern, was theils durch Drehung der Blattstiele oder der Internodien erfolgt. Sind aber die Blätter euphotometrisch, dann ist in der Regel entweder schon der Anlage nach, also primär, die $\frac{1}{2}$ -Stellung der Blätter ausgebildet, z. B. bei *Fagus*, oder sie kommt durch Drehung der Internodien, also secundär, zu Stande, z. B. bei *Cornus sanguinea*. Eine Verschiebung der Blattflächen in dem Sinne, dass sie in einer Ebene liegen und zweireihig angeordnet erscheinen, kann durch Drehung der Blattstiele oder des Blattgrundes bei den Gewächsen mit euphotometrischen Blättern auch bei niederem Stellungsverhältniss vorkommen, z. B. bei *Alnus incana*, wo die Divergenz der Blätter $\frac{1}{3}$ beträgt. Bei *Salix*-Arten findet sich eine solche secundär zu Stande kommende zweireihige Anordnung auch bei den Stellungsverhältnissen $\frac{2}{5}$ und $\frac{3}{8}$, und auch bei noch höheren Divergenzen stellt sich nicht selten eine Annäherung an diese scheinbare $\frac{1}{2}$ -Stellung ein.

Alle diese an schiefen Sprossen vorkommenden Anordnungen der Laubblätter werden verständlich, wenn man die Beleuchtungsverhältnisse beachtet. Das diffuse Licht nimmt in seiner mittleren Stärke in der Richtung vom Zenith zum Horizont stark ab. Ein Seitenspross erhält deshalb in der Richtung der tragenden Achse

desto weniger Licht, je mehr er geneigt ist. Bei allen photometrischen, an geneigten Sprossen stehenden Blättern ist die Tendenz vorhanden, das stärkste diffuse Licht zu gewinnen. Dieses stärkste Licht werden die an geneigten Sprossen stehenden Blätter am sichersten und leichtesten erreichen, wenn sie lateral nach $\frac{1}{2}$ angeordnet sind. So weit es die Lichtraumverhältnisse zulassen, wird dieses Licht vom Zenith genommen. Dies ist auch bei Gewächsen mit euphotometrischen Blättern der häufigste Fall. Die laterale $\frac{1}{2}$ -Stellung ermöglicht es den Blättern von Seitensprossen das stärkste Licht überhaupt zu gewinnen, auch wenn es nicht vom Zenith kommt. Einseitig beleuchtete mit euphotometrischen Blättern versehene Seitensprosse stellen sich senkrecht zum Vorderlichte.

Die Neigung des an Seitensprossen stehenden Laubes, das Oberlicht zu gewinnen, stellt sich auch bei Gewächsen mit panphotometrischen Blättern selbst dann ein, wenn die letzten nach höheren Divergenzen angeordnet sind; es kommt aber dann nur eine durch die Blattlage gegebene Annäherung an die $\frac{1}{2}$ -Stellung zu Stande.

7. Secundäre Blattanordnungen. Den durch die Anlage gegebenen Blattstellungsverhältnissen sind jene gegenüber zu stellen, welche aus diesen primären Stellungen durch nachträgliche Drehung der Internodien hervorgehen und die ich als secundäre Blattstellungen bezeichne. Solche durch Drehung der Internodien hervorgehenden Blattanordnungen wurden schon früher oft beobachtet, von FRANK, DE VRIES, mir und anderen. Biologisch haben die secundären Blattstellungen genau dieselbe Bedeutung, wie die gleichen Blattstellungen primärer Art.

Diese secundären Blattstellungen stehen, soviel ich gesehen, durchaus nur im Dienste zweckmässiger Beleuchtung. Sie finden sich an geneigten Achsen ausserordentlich häufig vor, sowohl bei wechselständiger als auch bei gegenständiger (decussirter) Blattanordnung.

Es wird durch die Drehung der Internodien bei diesen secundären Blattstellungen dasselbe erzielt, was an schiefen Achsen auch durch die Drehung der Blattfläche hervorgebracht wird: die fixe Lichtlage des Blattes und bei euphotometrischen Blättern die Orientirung ihrer Flächen senkrecht zur Richtung des stärksten dem Blatte erreichbaren diffusen Lichtes; nur, wenigstens im Allgemeinen, auf vollkommenerer Weise. Das Ziel der Bewegung ist die laterale $\frac{1}{2}$ -Stellung der Blätter.

An zahlreichen Pflanzen mit wechselständigen Blättern lässt sich das Zustandekommen der lateralen $\frac{1}{2}$ -Stellung, selbst wenn sehr hohe primäre Divergenzen herrschen, nachweisen, namentlich, wenn deutlich hervortretende Stengelkanten oder Riefen vorhanden sind, z. B. bei *Convolvulus arvensis*. Die Blätter sind an verticalen Stengeln dieser

Pflanze nach $\frac{6}{13}$ oder einer höheren Divergenz der normalen Stellungsreihe angeordnet, wenn aber der Stengel dieser Pflanze bei genügender und allseitiger Beleuchtung, z. B. dem gesammten Tageslichte ausgesetzt, am Boden sich entwickelt, so kriecht er horizontal weiter, die Blätter stehen alle genau horizontal, dem Boden angedrückt, in lateraler $\frac{1}{2}$ -Stellung. Aus der Krümmung der Stengelkanten ersieht man, dass die Internodien gedreht wurden.

Auch an zahlreichen Gewächsen mit decussirter Blattanordnung erkennt man, dass bei geneigter Entwicklung durch Drehung der Internodien die primäre Blattstellung, nämlich die gekreuzt gegenständige vierreihige, in eine secundäre übergeht, welche sich als einfach-gegenständig, nämlich als eine zweireihige darstellt. Es wurde schon oben *Cornus sanguinea* als ein hierher gehöriges Beispiel genannt.

Die Drehung der Internodien wird während ihres Wachstums durch das Licht ausgelöst, wobei aber auch andere Wachstumsbewegungen mitwirken mögen. Jedenfalls erfolgt aber die Fixirung dieser Torsionen durch das Licht. Ich habe zuerst (Heliotropismus, II. Theil, 1880) derartige heliotropische Torsionen nachgewiesen, und zwar an Stengeln von *Campanula*-Arten, deren mit schraubig angeordneten Blättern besetzte Stengel durch einseitige Beleuchtung in Folge Drehung der Internodien einseitig beblättert erscheinen. Man hat diese von mir beobachteten secundären Blattstellungen auf Schwerkraftwirkungen zurückzuführen getrachtet. Aber wie ich an *Campanula*- und *Phyteuma*-Arten zeigte, kommt die Drehung der Internodien und die secundäre $\frac{1}{2}$ -Stellung auch an vertical bleibenden Sprossen zu Stande.

Jüngsthin habe ich einen interessanten Fall von in Folge der Beleuchtung eintretender secundärer Blattstellung kennen gelernt, welcher neuerdings und zwar deutlich zeigt, dass die hierbei stattfindende Drehung der Internodien nicht durch Schwerkraft, sondern, zum Mindesten in erster Linie, durch das Licht vermittelt wird. Derselbe betrifft *Mercurialis perennis*. Am Stengel dieser Pflanze kommen zunächst 2-3 sich stark streckende Internodien zur Ausbildung, welche im Waldesschatten völlig aufrecht stehen und die Blätter in der normalen gekreuzt-gegenständigen Anordnung tragen. Die 3 obersten Internodien stehen an verkürzten Internodien, sind aber so gedreht, dass jedes Blattpaar im günstigsten Lichte steht. Von oben gesehen bilden die 3 Blattpaare einen sechsstrahligen Stern. Schliesst man die Beleuchtung aus, so bleibt der Stengel vierreihig beblättert. Es muss somit das Licht ausschlaggebend bei dem Zustandekommen der hier herrschenden secundären Blattstellung sein. Nach meinen bisherigen Beobachtungen ist es sehr wahrscheinlich,

dass der von dem Blatte empfangene Lichtreiz in das tragende Internodium herabgeleitet und dort ausgelöst wird¹⁾).

Viel häufiger als bei wechselständiger vollzieht sich bei gegenständiger Blattanordnung die Umwandlung der primären Blattstellung durch das Licht in die secundäre. Der Drehungsmodus ist hier ein einfacherer. Die hier so leicht sich vollziehende Zuführung der Blätter der Seitensprosse zum stärksten diffusen Licht des Standortes, wobei die ursprünglich vierreihige Anordnung in eine zweireihige erfolgt (während z. B. bei $\frac{8}{21}$ die ursprünglich einundzwanzigreihige Anordnung in die zweihreihige übergehen müsste), dürfte das so häufige Auftreten der decussirten Blattordnung erklären.

8. Vergleicht man die Stellungsverhältnisse der an aufrechter Achse stehenden Blätter mit jenen, welche an der von dieser unmittelbar abgezweigten Seitenachse auftreten, so ergeben sich einige Gesetzmässigkeiten auch in Bezug auf die Beleuchtungsverhältnisse der Blätter.

Bei gekreuzter-gegenständiger Anordnung der Blätter gerader Achsen sind die der Seitenachsen gleichfalls decussirt, und es steht stets das erste Blattpaar lateral, hat aber die günstigste Lichtlage, da es weder im Schatten des Mutterblattes des Zweiges, noch in dem der Mutterachse sich befindet.

Bei wechselständiger Anordnung der Blätter ist die Divergenz der Blätter des Zweiges einfacher als die der Blätter der Mutterachse; ein Vortheil, auf den schon oben hingewiesen wurde. Eine Ausnahme bildet nur der Fall, wenn die Divergenz der Blätter der Mutterachse den niedersten Werth hat, nämlich $\frac{1}{2}$ ist. In diesem Falle (bei den Gräsern und einigen Umbelliferen) ist die Divergenz der Blätter der Seitensprosse gleichfalls $\frac{1}{2}$. —

Aber auch wenn höhere Stellungswerthe an der Mutterachse vorkommen, sind die ersten Blätter der Zweigspirale so gestellt, dass sie weder im Schatten des Mutterblattes, noch in dem der Mutterachse stehen. Sehr häufig sind die untersten Blätter der Zweigspirale lateral nach $\frac{1}{2}$ gestellt, so dass das unterste Blatt von dem Mutterblatte durch eine Prosenthese = $\frac{1}{4}$ getrennt ist.

Die Hauptresultate der mitgetheilten Beobachtungen lauten:

1. Die Stellungen photometrischer Blätter sind entweder schon primär so ausgebildet oder werden secundär durch das Licht so ver-

1) An *Mercurialis perennis* habe ich die merkwürdige Beobachtung gemacht, dass trotz aufrechter Stellung der Laubachse das letzte Blattpaar fast immer deutlich, häufig stark ausgesprochen anisophyll ist. Ich habe dies im Ennsgebiete von Gross-Reifling, Gstatterboden etc. im August d. J. an Hunderten von Exemplaren constatirt. Bei etwa 5 pCt. der untersuchten Pflanzen ging die Anisophyllie so weit, dass vom obersten Blattpaare nur ein Blatt ausgebildet erschien.

ändert, dass den Blättern der Sprosse das stärkste diffuse Licht des Standortes, gewöhnlich das diffuse Oberlicht, gesichert ist.

2. An Sprossen, welche mit aphotometrischen Blättern besetzt sind, kommt eine solche Anpassung an das stärkste diffuse Licht, welche selbstverständlich bei den euphotometrischen am schärfsten hervortritt, nicht vor.

3. An verticalen Achsen mit zahlreichen schraubig angeordneten Blättern ist rücksichtlich der Beleuchtung die Stellung $\frac{1}{2}$ die ungünstigste, und die Stellung $\frac{3 - \sqrt{5}}{2}$ die günstigste. Hingegen findet an geneigten Sprossen das Umgekehrte statt: hier ist also rücksichtlich der Beleuchtung die Stellung $\frac{1}{2}$ die günstigste. Die Blattanordnung muss aber, um die günstigste Beleuchtung im diffusen Licht zu ermöglichen, eine laterale sein, was in der Natur auch durchaus zutrifft.

6. J. Reinke: Ueber einige kleinere, im botanischen Institut zu Kiel ausgeführte pflanzenphysiologische Arbeiten.

Eingegangen am 23. September 1902.

Der Vortragende sprach zunächst über eine, auf seine Anregung und unter seiner und Herrn Prof. BENECKE's Leitung im Sommer 1901 ausgeführte Untersuchung des Herrn Dr. MAX SCHEEL über nicht transpirationsfähige Gewächse. Es sind darunter zu verstehen untergetaucht lebende Wasserpflanzen, die an der Luft alsbald welken und vertrocknen, auch wenn sie mit den unteren Theilen bezw. den Wurzeln in Wasser getaucht sind.

Wenn man Algen (*Fucus*, *Laminaria*, Florideen, *Enteromorpha*, *Chara*) so befestigt, dass sie mit dem unteren Theile sich unter Wasser befinden, mit dem oberen Theile in die Luft hineinragen, so vertrocknet der in der Luft befindliche Theil in kurzer Zeit bis auf eine Höhe von etwa 2 mm über dem Wasserspiegel. Ebenso verhalten sich von Phanerogamen *Zostera*, *Vallisneria*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Elodea*, gewisse *Potamogeton*-Arten, *Cabomba* u. a. m. Es zeigt sich, dass diese Unfähigkeit zur Wasserleitung davon abhängt, dass jene Pflanzen keine Gefässe besitzen. Treten in untergetauchten Wasserpflanzen mehr weniger gut ausgebildete Gefässe auf, so wird das Wasser mehr weniger hoch emporgeleitet; die Pflanzen sind dann bis zu einem gewissen Grade transpirationsfähig, was ja z. B. auch von den Blüthenschäften der Utricularien gilt. So verhalten sich

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [20](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die Beziehung der Stellungsverhältnisse der Laubblätter zur Beleuchtung. 1084-1097](#)