© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. in Erlangen Prof. in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XIX. Band. **1. Januar 1899.** **Nr. 1.**

Inhalt: **Wiesner**, Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. — **Krämer**, Palolountersuchungen. — **Reutti**, Uebersicht der Lepidopteren-Fauna des Großherzogtums Baden und der anstoßenden Länder. — **Kükenthal**, Leitfaden für das zoologische Praktikum.

Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke[1]).

Von J. Wiesner.

1. Bei der Fortsetzung meiner Studien über den Lichtgenuss der Pflanzen[2]) bin ich zu dem Resultate gelangt, dass man rücksichtlich der Anpassung der Blätter an die Lichtstärke zunächst folgende zwei physiologische Formen der grünen assimilierenden Blätter unterscheiden könne: photometrische und aphotometrische Blätter.

Unter photometrischen Blättern verstehe ich diejenigen Laubblätter, welche im Lichte und durch das Licht eine bestimmte Lage zum Lichte annehmen, um entweder möglichst viel Licht zu gewinnen, oder zu starkes Licht abzuwehren, oder um beiden Zwecken zu dienen. Die meisten Laubblätter haben, wie die unmittelbare Beobachtung lehrt, den photometrischen Charakter.

Unter aphotometrischen Blättern verstehe ich solche an das Licht angewiesene Blätter, welche die eben genannten Eignungen nicht besitzen.

---

1) Die in obiger kleinen Abhandlung vorgeführte Uebersicht über die wichtigsten Anpassungsformen des Laubblattes an die Lichtstärke hat nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung. In einem in Vorbereitung befindlichen dem Lichtbedarf der Pflanze gewidmeten Werke sollen die Anpassungsformen des Laubblattes an die Lichtstärke ausführlich abgehandelt werden.

2) Wiesner, Unters. über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 104 (1895).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Viele kraut- oder staudenartige Steppen- und Wüstenpflanzen besitzen solche aphotometrische Blätter, aber auch manche auf gewöhnlichen sonnigen Standort angewiesene Gewächse, selbst Bäume, z. B. die Föhre.

Das aphotometrische Blatt nimmt im ausgewachsenen Zustande gewöhnlich eine Lage an, welche gar keine Beziehung zum Lichte hat, eine Lage, welche weder dazu dient, um viel Licht zu gewinnen, noch um zu starkes Licht abzuwehren. Ein ausgezeichnetes Beispiel solcher aphotometrischer Blätter sind die Nadeln der Föhrenarten (*Pinus* sp.).

Im ausgewachsenen Zustande nehmen dieselben eine fixe Lichtlage ein, welche zum Lichteinfall in keinem bestimmten Verhältnis steht. Die Unterseite ist ebenso häufig gegen das stärkere Licht gekehrt als die Oberseite.

Das aphotometrische Blatt kann aber auch eine Lage zum Lichte einnehmen, welche für dasselbe vorteilhaft ist. Diese Lage zum Lichte wird aber in dem Blatte nicht durch das Licht vollzogen. Dieser merkwürdige Fall der Anpassung kommt z. B. bei den gewöhnlichen Gräsern, nämlich bei jenen Grasarten vor, welche lange, schmale, dünne Blätter besitzen. (Ueber aphotometrische Grasblätter s. unten Nr. 15.)

Das photometrische Blatt erscheint von dem aphotometrischen vollkommen verschieden. Doch gehen beide phylogenetisch zweifellos ineinander über. Deshalb können Spuren photometrischer Ausbildung auch bei aphotometrischen Blättern vorkommen, die aber der Pflanze keinen Nutzen gewähren und oft erst durch subtile Experimente zu finden sind. So sind die Nadeln von *Pinus* im schwachen Lichte heliotropisch, was relativ leicht an etiolierten Keimblättern von *Pinus Laricio* konstatiert werden kann.

2. Das photometrische Blatt zeigt in Bezug auf sein Verhalten gegen das Licht eine große Mannigfaltigkeit, welche sich nach meiner dermaligen Einsicht in die Verhältnisse am besten übersehen lässt, wenn man zwischen euphotometrischen und panphotometrischen Blättern unterscheidet.

Unter einem euphotometrischen Blatte verstehe ich dasjenige, welches sich im Lichte so ausbreitet und zum Lichteinfall so orientiert, dass es das Maximum der Menge diffusen Lichtes des ihm zufallenden Lichtareals empfängt.

Unter einem panphotometrischen Blatte verstehe ich dasjenige, welches sowohl Sonnen- als diffuses Licht genießt, aber ersteres zum Teile oder auch beinahe vollständig abwehrt, letzteres aber gewöhnlich in minderem Maße, als das euphotometrische, sich anzueignen befähigt ist.

Das panphotometrische Blatt nimmt entweder die fixe Lichtlage an, und wehrt dann in Folge seiner gekrümmten Gestalt einen Teil

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des parallelen Lichtes ab (gewöhnlicher Fall), oder es ist wie das Blatt von *Robinia Pseudoacacia* selbst im ausgewachsenen Zustande befähigt, dem starken Sonnenlicht auszuweichen und im diffusen Lichte zum Zwecke einer reichlichen Aufnahme von Licht sich auszubreiten.

Wenn nun auch diese beiden physiologischen Formen des Laubblattes, nämlich das euphotometrische und das panphotometrische, scharf charakterisiert sind, so erscheinen sie doch durch zahlreiche Uebergänge verbunden. Sie gehen selbst in der Ontogenese ineinander über.

Es giebt Gewächse, welche nur euphotometrische, und andere, welche nur panphotometrische Blätter hervorbringen, aber es giebt Gewächse, inbesondere zahlreiche Holzgewächse, bei welchen, je nach der Beleuchtungsintensität ein Teil des Laubes sich zu euphotometrischen, ein anderer zu panphotometrischen Blättern umbildet. Ich werde weiter unten an passender Stelle charakteristische Beispiele vorführen.

3. Das euphotometrische Blatt ist vor allem dadurch charakterisiert, dass es a) eben ausgebreitet ist; b) dass es auf die fixe Lichtlage[1]) angewiesen ist, und dass es c) in der fixen Lichtlage stets senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes des dem Blatte zu Gebote stehenden Lichtareals orientiert ist.

Auf einige andere wichtige Eigentümlichkeiten des euphotometrischen Blattes wird erst später die Aufmerksamkeit gelenkt werden.

Würde es sich um die Einwirkung direkten (parallelen) Sonnenlichtes handeln, so wäre es ohne weiters verständlich, dass bei senkrechtem Lichteinfall auf der ebenen Fläche die größte Lichtmenge auffallen muss. Da aber die euphotometrischen Blätter, wie ich später noch näher darthun werde, nur vom diffusen Lichte abhängig sind, so entsteht die Frage, ob auch dem diffusen Lichte gegenüber die ebene Fläche diejenige ist, welche die maximale Beleuchtung gewährleistet.

Da das diffuse Licht selbst auf die kleinste Fläche nach unendlich vielen Richtungen seine Strahlen sendet, und die Intensität der Strahlen, je nach der Richtung, verschieden ist, so lässt sich die Frage nur experimentell lösen. Dabei ist mit Rücksicht auf die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse die Thatsache zu beachten, dass die Intensität des diffusen Tageslichtes vom Zenith gegen den Horizont abnimmt[2]). Welche Lage man nun aber immer einer konkaven oder konvexen Fläche gegen den Horizont geben mag, immer ist *ceteris paribus* die Menge des diffusen Lichtes, welche auf die gekrümmte Fläche fällt, kleiner als auf einer ebenso zu der fraglichen gekrümmten Fläche symmetrisch orientierten Tangentialfläche.

1) Wiesner, Heliotropismus, 2. Teil. Denkschriften der kais. Akademie der Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 43 (1880).

2) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochem. Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften l. c. (1898).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Am einfachsten kann man sich von der Richtigkeit dieses Sachverhaltes überzeugen durch Anwendung der von mir für ähnliche Zwecke oft angewendeten photometrischen Methode[1]).

Ich führe zur nähern Erläuterung einige Beispiele an.

Ein Streifen photographischen Normalpapiers wird eben und horizontal liegend dem Lichte exponiert, desgleichen ein Streifen, welcher einem halbierten Hohlcylinder genau angepasst ist und ein Streifen, welcher einem halbierten Cylinder auf der konvexen Seite aufliegt. Ich habe also das Normalpapier konvex und konkav gekrümmt vor mir und ich stelle die symmetrische Tangierungsebene der beiden krummen Flächen parallel zur ebenen Fläche und alle drei horizontal. Sie sind alle dem Zenithlichte ausgesetzt, und selbstverständlich exponiere ich alle drei durch gleiche Zeit. Der ebene Streifen färbt sich gleichmäßig im Lichte, die gekrümmten Streifen aber ungleichmäßig (symmetrisch). Bestimme ich nach dem bekannten Gesetze $Jt = J't'$ die Intensität des auf den ebenen Streifen aufgefallenen Lichtes (J_ε) im Vergleiche zur (mittleren) Intensität des auf die konvexe (J_x), und zur (mittleren) Intensität des auf die konkave Fläche fallenden Lichtes (J_c) so erhalte ich verschiedene Werte, welche von den Beleuchtungsverhältnissen des Himmels abhängig sind. Bei einer Gesamtintensität $= 0{\cdot}3$ (im Bunsen'schen Maß) und bedecktem Himmel erhielt ich:

$$J_\varepsilon : J_x : J_c = 152 : 107 : 100.$$

Drei ähnlich adjustierte Normalstreifen wurden bei gleicher Beleuchtung wie im früheren Falle derart exponiert, dass der ebene Streifen, beziehungsweise die symmetrischen Tangierungsebenen der gekrümmten Streifen vertikal zu stehen kamen. Im früheren Falle waren die Streifen dem Oberlichte, in diesem Falle dem Vorderlichte (nach Norden) exponiert. Es wurde gefunden (bei $J = 0{\cdot}3$):

$$J_\varepsilon : J_x : J_c = 112 : 100 : 102.$$

In beiden Fällen ist die ebene Fläche am stärksten beleuchtet gewesen. Der Vergleich lehrt aber auch, dass das Oberlicht die ebene Fläche im Vergleich zu den gekrümmten auffallend stärker beleuchtet als das Vorderlicht, was durch die relative Stärke des Zenithlichtes bedingt wird.

Alle diesbezüglich von mir ausgeführten Versuche ergaben, dass das diffuse Licht sich bei der Beleuchtung ebener und gekrümmter Flächen so wie parallel auffallendes Licht verhält, welches sich rücksichtlich seiner Stärke und Richtung als die Resultierende der das diffuse Licht zusammensetzenden Strahlen erweist.

Man kann also den Satz aussprechen: Wie im parallelen Sonnenlichte empfängt auch im diffusen Lichte bei senk-

1) Unters. über das photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg. Denkschriften l. c. (1896).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rechter Lage zum Einfall des stärksten Lichtes die ebene Fläche im Vergleiche zur gekrümmten die größte Lichtmenge.

Man kann somit mit voller Sicherheit den Satz aussprechen, dass ein sich eben ausbreitendes, senkrecht zum stärksten diffusen Lichte orientiertes Blatt die größte Menge des ihm zugänglichen diffusen Lichtes empfangen wird. Es wird ein solches eben ausgebreitetes Blatt mehr diffuses Licht empfangen, als wenn es, im großen Ganzen seine Richtung gegen das Licht beibehaltend, sich konvex oder konkav krümmen würde.

Wenn also ein Blatt eben ausgebreitet ist, und wenn der Versuch lehrt, dass es sich senkrecht auf das ihm zugängliche stärkste diffuse Licht orientiert hat, so stellt es sich als ein euphotometrisches Blatt dar. Diese Charakteristik ist eine ganz unzweideutige.

4. Die klarsten und reichlichsten Beispiele euphotometrischer Blätter bietet die Vegetation des Waldes dar. Mitten im Walde treten ganz eigentümliche Lichtverhältnisse auf, wie meine photometrischen Untersuchungen ergeben haben. Mitten im Walde ist zu allen Tagesstunden, wo immer die Sonne stehen mag, und ob der Himmel bedeckt ist oder nicht, das diffuse Vorderlicht von gleicher Stärke, von welcher Seite man es messen mag. Wenn ich also das diffuse Licht im Walde auf eine nach Norden, Süden, Osten oder Westen gelegene Vertikalfläche fallen lasse, so finde ich jederzeit, dass die Lichtstärke die gleiche ist. Hingegen ist das Oberlicht, d. i. das auf die horizontale Fläche fallende diffuse Licht stets beträchtlich stärker als das Vorderlicht, in der Regel mehr als doppelt so intensiv als das Vorderlicht. Untersucht man nun mitten im Walde, rücksichtlich der Lage, die Blätter der Bäume, des Unterholzes, der krautigen Vegetation, so sieht man, dass die Blätter genau horizontal ausgebreitet sind. Es ist dies nunmehr ganz verständlich; die Blätter müssen sich um so sicherer nach dem Oberlichte orientieren, als das Vorderlicht nach allen Richtungen gleichmäßig auf sie einwirkt, und im Vergleiche zum Oberlichte stets das schwächere ist.

Am Waldrande, oder wo im Walde sich eine Baumlücke befindet, sind die Lichtverhältnisse bereits andere als mitten im geschlossenen Waldbestande, und man wird dann finden, dass gerade Blätter jener Gewächse, welche im tiefen Waldesschatten genau horizontal liegen, nunmehr eine schiefe Stellung einnehmen. Prüft man diese Stellung, so wird man, falls die Lichtstärke an den Orten, wo die betreffenden Blätter sich vorfinden, nicht zu groß ist, trotzdem die Blattflächen senkrecht auf das stärkste diffuse Licht orientiert finden. Die Beleuchtungsverhältnisse des Waldes bringen es mit sich, dass die Blätter der daselbst angesiedelten Gewächse den euphotometrischen Charakter besitzen. Dies ist die Regel. Manche Ausnahme kömmt vor, wird aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nunmehr verständlich sein, z. B. die Einwanderung von Pflanzen in den Wald, deren Blätter auf schattigem Standort nicht gut gedeihen können, oder das Auftreten von Pflanzen, welche selbst auf sehr schattigen Standorten ihre Blätter nicht vollkommen „euphotometrisch" ausbilden, z. B. *Sanicula europaea.* Die Blätter dieser Pflanze sind im tiefen Waldesschatten allerdings im Ganzen als horizontal orientiert zu betrachten; aber sie sind nicht genau horizontal ausgebreitet, sondern nach oben mehr minder stark konkav, empfangen somit weniger Licht, als auf ihrem Standorte möglich wäre und als sie erhalten würden, wenn sie vollkommen horizontal ausgebreitet wären. Nur im tiefsten Waldesschatten habe ich Exemplare von *Sanicula europaea* gefunden, deren Blätter sich bei genau horizontaler Stellung nahezu vollständig eben ausgebreitet hatten.

5. Pflanzen, welche auf tiefschattige Standorte angewiesen sind, besitzen stets euphotometrische Blätter. Auf sonnigen Standorten gehen solche Pflanzen zu grunde, falls ihre Blätter nicht die Fähigkeit besitzen, sich in panphotometrische umzuwandeln, welcher Fall immer eintritt, wenn die betreffende Pflanze sowohl Schatten als direktes Sonnenlicht verträgt.

Alle unsere Laubbäume, ja man kann sagen, alle unsere belaubten Holzgewächse gehören in diese zuletzt genannte Kategorie: ihre direkt besonnten, überhaupt die stark beleuchteten Blätter werden panphotometrisch, die im Innern der Baumkrone befindlichen oder überhaupt die im Schatten befindlichen Blätter werden euphotometrisch.

Das panphotometrische Blatt ist zum Teil dem diffusen, zum Teil dem Sonnenlichte angepasst; es trachtet ersteres reichlich zu genießen, letzteres desgleichen, aber, wenn es zu stark ist, abzuwehren.

Diese Doppelfunktion kömmt in verschiedener Weise zustande, je nachdem das Blatt entweder die fixe Lichtlage annimmt, oder, wie dies bei den Blättern von *Robinia* und zahlreichen anderen Leguminosen sowie vielen anderen Pflanzen der Fall ist, die Lage des Blattes selbst im ausgewachsenen Zustande mit dem Lichteinfall sich zu ändern vermag.

Im ersteren Falle ist dann in der Regel die Blattspreite gekrümmt oder überhaupt nicht in eine Ebene ausgebreitet und daran der panphotometrische Charakter des Laubblattes sofort zu erkennen; seltener ist ein in fixer Lichtlage befindliches panphotometrisches Blatt eben wie ein euphotometrisches und als solches erst daran zu erkennen, dass es seine Spreite nicht genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellt (*Populus*, die meisten *Salix*-Arten). Im letzteren Falle ist das Blatt, wie bekannt, durch Gelenke des Blattes oder der Blättchen, oder beider befähigt, dem starken Sonnenlichte auszuweichen. Im diffusen Lichte nehmen diese Blätter aber wieder eine Lage ein, welche sie befähigt, reichlich diffuses Licht zu genießen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

6. Betrachten wir vor allem den ersteren Fall in seiner gewöhnlichen Ausbildung.

Die Spreite ist, wie schon bemerkt, nicht eben ausgebreitet, sondern entweder gekrümmt, oder mit nach oben oder außen offenem Winkel zusammengelegt, wie ein Bogen Papier (*Syringa persica* und *S. vulgaris*). Die Krümmung der Spreite ist mehr oder minder scharf ausgeprägt, zumeist konkav, aber auch konvex, beides sehr mannigfaltig, häufig charakteristisch, z. B. bei *Viburnum Lantana*, wo die stark besonnten Blätter ihren Rand so emporkrümmen, dass das Blatt eine schüsselförmige Gestalt annimmt. Oft ist, wie bei den großen grundständigen Blättern von *Armoracia* (Meerrettig) die Krümmung der Spreite sehr mannigfaltig, teils konkav, teils konvex.

Ich erinnere hier auch an die wellig gebogenen, im Ganzen indess doch konkav gekrümmten Blätter von *Pelargonium zonale*.

Wie nun diese Blätter auch gekrümmt sein mögen, immer hat die Krümmung den Zweck, die dem betreffenden Blatte faktisch zugängliche Menge des Lichtes zu vermindern, vornehmlich die Menge des auffallenden Sonnenlichtes. Dass dieses und nicht das diffuse Licht durch die Biegung und Krümmung der Blätter abzuhalten ist, kann wohl der Thatsache entnommen werden, dass auch diese Blätter das Bestreben haben, möglichst viel diffuses Licht zu genießen. Davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man Pflanzen, deren Blätter die Eignung zu panphotometrischer Ausbildung besitzen, einseitigem diffusen Tageslicht aussetzt, aber durch Exposition nach Süden dafür Sorge trägt, dass sie zeitweilig so stark beleuchtet sind, dass sie den panphotometrischen Charakter nicht verlieren. Stellt man eine solche Pflanze, z. B. *Pelargonium zonale* in der angegebenen Weise auf, so bleiben die Blattspreiten allerdings hohl gekrümmt, aber sie stellen sich unter einander parallel und senkrecht zum stärksten diffusen Licht.

7. Betrachten wir nun den genannten, *Populus* und *Salix* betreffenden Fall näher. Bei den meisten *Populus*-Arten (z. B. *P. tremula*) und vielen *Salix*-Arten ist die Blattspreite vollkommen eben, sowohl in der Peripherie der Krone oder der Laubmassen überhaupt, als auch in tieferen Partien der Krone oder der Laubmassen[1]). Die Blätter dieser Gewächse sind im Sonnenlichte, obgleich sie eben ausgebreitet sind, nicht euphotometrisch, sondern panphotometrisch: sie stellen sich so, dass sie, bei fixer Lichtlage, das stärkste Licht vermeiden: genießen aber nicht das Maximum des diffusen Lichtes[2]). Letzteres wäre bei so freier Exposition auch nicht mög-

1) An stark besonnten Lohdentrieben und jungen Sämlingen von *Populus tremula* habe ich indess die Laubblätter konkav gekrümmt gefunden.

2) Auf solche Fälle von fixer Lichtlage habe ich schon früher (Heliotropismus II, S. 45) aufmerksam gemacht. Ich bezeichnete sie als „ungünstige fixe Lichtlage".

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich, da unter diesen Umständen das stärkste diffuse Licht überhaupt keine konstante Richtung hat. Es fällt bei ziemlich freier Exposition und starker Beleuchtung das stärkste diffuse Licht je nach der Tageszeit und je nach der Lage nach Nord, Süd, Ost oder West in eine andere Richtung und nur bei stark und gleichmäßig bewölktem Himmel hören die Intensitätsunterschiede je nach der Weltgegend auf, indem dann das Vorderlicht, wie im Walde, nach allen Richtungen gleich wird [1]). Die Wirkung des stärksten diffusen Lichtes währt in diesem Falle zu kurz an, als dass bei fixer Lichtlage des Blattes dieses seine Spreite nach dem stärksten diffusen Lichte des Standortes richten könnte. Da diese Blätter aber doch eine fixe Lichtlage annehmen, so kömmt es nur zu einer mehr oder minder starken Annäherung an das stärkste diffuse Licht des Standortes.

Ganz anders muss sich das euphotometrische Blatt verhalten, dessen Lichtareale während der ganzen Beleuchtungszeit stets die gleiche Richtung des stärksten Lichtes aufweist. Ein solches Blatt befindet sich innerhalb der Laubkrone unter denselben Lichtverhältnissen, wie in der Tiefe eines Zimmers, in welchem immer dasselbe Stück des Himmels diffuses Licht einstrahlt. In der Tiefe eines Zimmers hat eben das diffuse Licht stets dieselbe resultierende Richtung, d. h. das stärkste diffuse Licht behält seine Richtung konstant bei.

Innerhalb der Laubkrone eines Holzgewächses treten nun allerdings Beleuchtungsänderungen durch Laubzuwachs etc. ein; allein so lange ein Blatt wächst, wird es durch Aenderung der fixen Lichtlage diesen geänderten Beleuchtungsverhältnissen Rechnung tragen; es bleibt von einer bestimmten (mittleren) Beleuchtung an, fortwährend euphotometrisch.

8. Lichtgenuss der Gewächse und Ausbildung euphotometrischer und panphotometrischer Blätter. Unter Lichtgenuss (L) verstehe ich [2]) das Verhältnis der Intensität des gesamten Tageslichtes zur Intensität des Lichtes an dem Pflanzenstandorte. Für jede Pflanze ist der Lichtgenuss zwischen bestimmte Grenzen getrennt: man muss ein Maximum (Lmax.) und ein Minimum (Lmin.) des Lichtgenusses unterscheiden. Das Maximum kann den Wert 1 nicht überschreiten. Lmax. = 1 heißt, dass das betreffende Gewächs im vollen Lichte vorkömmt. Lmin. ist die kleinste Lichtmenge, bei welcher ein Gewächs überhaupt noch zur Entwicklung gelangen kann. Für *Larix europaea* ist Lmax. = 1; Lmin. sinkt bis auf $\frac{1}{5}$. Für *Buxus sempervirens* ist Lmax. = 1, aber das Minimum sinkt unter $\frac{1}{100}$ etc.

1) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften der kais. Akad. d. Wiss. in Wien (1898).

2) Unters. über den Lichtgenuss etc.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Beobachtung lehrt, dass bei allen jenen Holzgewächsen, welche photometrische Blätter ausbilden, eine bestimmte mittlere Intensität (λ) existiert, bei welcher das Blatt aus dem panphotometrischen Zustand in den euphotometrischen übergeht.

Bei einer Form von *Pelargonium zonale*, deren Blätter sich im hellen Lichte durch starke Krümmungen auszeichneten, fand ich $L = 1 - \frac{1}{72}$; also Lmax. = 1, Lmin. = $\frac{1}{72}$, hingegen $\lambda = \frac{1}{40}$. Also zwischen $\frac{1}{40} - \frac{1}{72}$ hatten die Blätter den euphotometrischen Charakter; während sie sich zwischen 1 und $\frac{1}{40}$ panphotometrisch verhielten.

Bei *Sambucus nigra* wurde beobachtet: $L = 1 - \frac{1}{45}$; $\lambda = \frac{1}{27}$.

Bei *Elaegnus europaeus* „ „ $L = 1 - \frac{1}{19}$; $\lambda = \frac{1}{17}$.

9. Dass sich Blätter, welche Variationsbewegungen unterliegen, gegen die Wirkung des starken Lichtes durch Lageänderungen schützen können, ist lange bekannt; aus dem früher mitgeteilten ist aber ersichtlich, dass auch in fixer Lichtlage befindliche Blätter, entweder durch die Lage des Blattes, oder, was noch viel häufiger vorkommt, durch die Form der Spreite sich vor zu starker Lichtwirkung schützen.

Das panphotometrische Blatt wehrt also unter allen Verhältnissen einen Teil des Sonnenlichtes ab, hingegen trachtet es, so viel als möglich, diffuses Licht zu empfangen, so viel als mit der nötigen Abwehrung des Sonnenlichtes verträglich ist. Dies lehrt am anschaulichsten *Pelargonium zonale*, dessen Blätter trotz der, starker Abschwächung des Sonnenlichtes dienenden Krümmung, sich bei einseitiger Beleuchtung doch unter einander parallel und senkrecht auf das stärkste diffuse Licht stellen.

Da sich also selbst das in fixer Lichtlage befindliche Blatt vor zu starker Wirkung des Sonnenlichtes schützt, dabei sich aber doch noch so orientiert, um die möglichst größte Menge oder doch sehr viel vom diffusen Lichte auf seinem Standort zu empfangen, so wird damit neuerdings der von mir auf verschiedenen Wegen gefundene Satz bekräftigt, dass das diffuse Licht im Allgemeinen für die Pflanze eine größere Bedeutung besitzt, als das direkte (parallele) Sonnenlicht. Denn vor diesem schützt sich die Pflanze oder wehrt es bis zu einer bestimmten Grenze ab, während das Blatt unter allen Beleuchtungsverhältnissen bestrebt ist, das diffuse Licht möglichst auszunützen.

10. Das euphotometrische Blatt ist stets d o r s i v e n t r a l gebaut, und wendet stets seine chlorophyllreichere Oberseite dem stärkeren Lichte zu. Das Beleuchtungsverhältnis zwischen Ober- und Unterseite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eines in fixer Lichtlage befindlichen Blattes ist je nach der Pflanzenart höchst verschieden und gewöhnlich besitzt die Lichtstärke, welche der Unterseite zufällt, einen ungemein kleinen, oft einen der Null stark genäherten Wert. Hingegen ist das panphotometrische Blatt so zum Lichte gestellt, dass seine Unterseite noch viel Licht empfängt, und so organisiert, dass sie dieses Licht auch verträgt.

Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man die Lichtstärke an Ober- und Unterseite der Blätter, z. B. bei Pappeln, Weiden, Birken, überhaupt von solchen Gewächsen misst, welche sich trotz panphotometrischen Charakters durch ebene Ausbreitung des Blattes auszeichnen. Die Lichtstärken auf Ober- und Unterseite können sich so weit nähern, dass die Unterseite den dritten Teil, ja sogar die Hälfte der Lichtstärke der Oberseite empfängt. Ein euphotometrisches Blatt würde bei einer so starken Beleuchtung der Unterseite, falls es noch wachstumsfähig wäre, durch Krümmung eine starke Wendung der Spreite vornehmen.

Das panphotometrische Blatt ist in der Regel, wie das euphotometrische, dorsiventral gebaut, und nur in diesem Falle kann sich das erstere in das letztere durch die Aenderung der Beleuchtung umwandeln.

Das isolaterale Blatt im Sinne Heinricher's [1]) ist zur euphotometrischen Ausbildung nicht veranlagt, aber es kann den panphotometrischen Charakter annehmen, falls es nicht ganz indifferent dem Lichte gegenüber sich verhält, also aphotometrisch ist.

Das isolaterale Blatt hat die Tendenz, sich vertikal aufzurichten. Dadurch schützt es sich gegen starkes, bei hohem Sonnenstand einfallendes Licht, setzt sich aber einem gemäßigten diffusem Lichte (Seitenlicht) und eventuell noch einem geschwächten Sonnenlichte aus.

Damit ist auch der Schlüssel gegeben, um die biologische Bedeutung der Compasspflanzen zu verstehen. Ihre Blätter besitzen isolateralen Bau und trachten sich im Lichte vertikal zu stellen. Indem sie sich nun in der Richtung Nord-Süd orientieren, weichen sie dem stärksten Sonnenlichte aus und stellen sich gleichzeitig so, dass sie beiderseits ein angenähert gleich starkes diffuses Licht empfangen. Es wendet sich nämlich konstant (in fixer Lichtlage) je eine Seite des Blattes nach Osten und die entgegengesetzte stets nach Westen. Der Unterschied in der Intensität des diffusen West- und Ostlichtes ist nämlich ein geringer, während die Intensität des diffusen Nord- von jener des diffusen Südlichtes am meisten abweicht [2]). Würde die Orientierung des vertikal gestellten Blattes nach Ost-West gehen, so würde je eine Seite der Blätter von Süden her stark durch die Sonne beleuchtet sein, während die entgegengesetzte so gut wie

1) Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, XV (1884).

2) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gar kein Sonnenlicht empfinge, es würde aber jedes Blatt fortwährend ungleicher diffuser Beleuchtung ausgesetzt sein, und mit Rücksicht auf die hohe Bedeutung des diffusen Lichtes wird eine solche Orientierung zum Lichte für die Pflanze die möglichst ungünstigste sein.

Nach dem hier geschilderten Verhalten zum diffusen und zum Sonnenlichte sind die Blätter der Compasspflanzen naturgemäß in die Kategorie der panphotometrischen Blätter zu stellen.

11. Den photometrischen und aphotometrischen Blättern liegen anatomische Verhältnisse zu Grunde, welche nunmehr physiologisch wohl zu verstehen sind.

In dem aphotometrischen Blatte ist das Chlorophyll entweder so tief versteckt im umhüllenden Gewebe oder diese sind so wenig lichtdurchlässig, dass nur geschwächtes Licht zu dem Chlorophyll eines solchen Blattes gelangen kann, oder aber das Blatt hat einen konzentrischen Bau, wie die Föhrennadeln.

Der erstere Fall ist leicht zu verstehen. Die Blätter der Steppen- und Wüstenpflanzen schützen ihr Chlorophyll gegen das ungemein intensive auf sie einwirkende Licht durch umhüllende Gewebe.

Der letztere Fall, nämlich der konzentrische Bau des aphotometrischen Blattes erscheint uns gleichfalls als eine höchst zweckmäßige Anpassung des Blattes an sehr intensives Licht. Der konzentrische Blattbau bringt es mit sich, dass das Chlorophyll ringförmig angeordnet ist, infolge dessen wird das chlorophyllführende Gewebe immer nur von einer Seite stark bestrahlt, während die entgegengesetzte Partie nur relativ schwach beleuchtet ist. Wenn das aphotometrische Blatt sich bereits in fixer Lage befindet, so wird mit Aenderung des Sonnenstandes immer eine andere Partie des Chlorophyllgewebes relativ stark bestrahlt. Diese zeitliche und räumliche Verteilung der Lichtwirkung auf das Chlorophyll des einzelnen Blattes muss die Nachteile der intensiven Lichtwirkung notwendigerweise verringern. Und so wird es verständlich, dass die Föhre an den sonnigsten Standorten gedeiht, indem die mit dem aphotometrischen Charakter des Blattes im Zusammenhange stehende konzentrische Anordnung des Chlorophylls im Blatte sich als zweckmäßige Anpassung an große Lichtstärke des Standortes darstellt.

Gerade die Beziehungen des konzentrischen Blattbaues zur Lichtstärke rücken den streng dorsiventralen Bau des euphotometrischen Blattes unserem Verständnis näher. Je vollkommener die Dorsiventralität des Blattes anatomisch ausgeprägt ist, je mehr dieselbe durch das ungleiche Verhalten von Ober- und Unterseite gegen das Licht auch physiologisch zum Ausdrucke kömmt, desto ausgeprägter wird der euphotometrische Charakter des Blattes sein.

Im euphotometrischen Blatte kömmt die Tendenz zum Ausdrucke, dem Chlorophyllgewebe eine bestimmte Richtung zu geben, dasselbe

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

parallel einer Ebene zu orientieren, während im aphotometrischen Blatte das Chlorophyllgewebe nach unendlich vielen Richtungen hin orientiert sein kann. Diese eine Richtung ist es, welche sich dem stärksten diffusen Lichte gegenüberstellt. Es wird wohl mit Rücksicht auf das schwache Licht, auf welches das euphotometrische Blatt gestimmt ist, begreiflich erscheinen, dass diese Chlorophyllschichte nur dünn sein kann, weil dieses schwache Licht, vom Chlorophyll absorbiert, in tiefere Schichten chlorophyllführenden Gewebes nicht mehr würde eindringen können. Der flächenförmige Charakter der euphotometrischen Blätter wird auf diese Weise verständlich.

Es wird aber nunmehr auch verständlich sein, dass das euphotometrische Blatt zur größten Lichtökonomie veranlagt ist, während das panphotometrische noch mehr aber das aphotometrische Blatt bei großer Lichtverschwendung existieren kann.

Damit steht die oben angeführte Thatsache im Zusammenhange, dass das euphotometrische Blatt auf schattigen, das panphotometrische, ganz besonders aber das aphotometrische auf sonnigen Standorten zur Ausbildung gelangt.

12. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die je nach der Lichtstärke sich ändernde Gestalt der Blattfläche, nämlich die ebene Ausbreitung, beziehungsweise die konkave oder konvexe Ausbreitung der Blattspreite auf einem durch das Licht eingeleiteten antagonistischen Wachstum der übereinanderliegenden Schichten der Blattgewebe beruht.

Ist der Gleichgewichtszustand in diesem Wachstumsprozesse hergestellt, wachsen also die oberen Blattgewebsschichten genau so stark wie die unteren, so wird das Blatt sich eben ausbreiten, wächst die untere relativ begünstigt, so wird es konkav, im umgekehrten Falle konvex.

Tritt das jugendliche Blatt mit eben ausgebreiteter Spreite ans Licht — bekanntlich ein ungemein häufiger Fall —, so wird es im hellen Sonnenlichte gekrümmt, und zwar gewöhnlich konkav, um erst bei einer bestimmten Abschwächung des Lichtes eben zu werden. Ein solches Blatt ändert also bei Annahme des panphotometrischen Charakters seine Gestalt. Sehr schön ist dieser übrigens sehr häufige Fall an den Blättern von *Prunus Armeniaca* zu sehen.

Ist hingegen das Blatt bei dem Hervortreten an das Licht gekrümmt, z. B. hohlgekrümmt wie bei *Pelargonium*, oder zusammengelegt wie bei *Liriodendron*, so geht es aus dieser Form bei Annahme des euphotometrischen Charakters in die eben ausgebreitete über.

13. Die Lage der Blattspreite gegen den Lichteinfall wird in verschiedener Weise vermittelt, je nach dem das Blatt sitzend oder ge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stielt ist, je nachdem es mit Gelenken versehen ist oder nicht. Im ausgewachsenen Zustande die Lage gegen den Lichteinfall noch ändern zu können, vermag nur ein mit Gelenken versehenes Blatt. Alle andern Blätter können ihre Lage gegen den Lichteinfall nur durch ungleichseitiges Wachstum ändern, sie nehmen die „fixe Lichtlage" an.

Dass die Blattspreite nicht befähigt ist, sich senkrecht auf das stärkste diffuse Licht zu stellen, habe ich an zahlreichen Pflanzen beobachtet. So z. B. an *Tradescantia zebrina*, an verschiedenen *Begonia*-Arten, also bei Blättern, welche gestielt und ungestielt sind, aber keine Gelenke besitzen, ferner an *Phaseolus multiflorus* und anderen Pflanzen, deren Blättern wohlausgebildete Gelenke zukommen. Werden diese Blätter im wachstumsfähigen Zustande so fixiert, dass der größere Teil der Blattspreite sich frei bewegen kann, und beleuchtet man die Spreite von rückwärts, bei verschiedener Lage zum Horizont oder in verschiedenem intensivem Lichte, so gewahrt man niemals eine Orientierung senkrecht zum stärksten Lichteinfall, selbst dann nicht, wenn man jene Lichtstärken im Versuche thätig sein lässt, bei welchen die Blätter dieser Pflanzen euphotometrisch werden. Man sieht bloß, dass die von rückwärts beleuchtete Spreite sich derart krümmt, dass die Oberseite dem Lichte sich zuwendet, und zwar um so rascher, je intensiver das Licht ist; aber die normale fixe Lichtlage wird dabei nicht erreicht. Dies geschieht bei dem sitzenden Blatte nur durch Vermittlung des Blattgrundes, bei gestielten Blättern ist aber der Blattstiel dabei beteiligt, wie man sich durch die Beobachtung leicht überzeugen kann. Die Herstellung der fixen Lichtlage durch den Blattstiel erfolgt in sehr mannigfaltiger Weise: durch Torsion des Blattstiels (*Prunus Arium*), durch Krümmung am oberen oder am unteren Ende des Blattstieles oder an beiden (gewöhnlicher Fall) oder in der Nähe der Blattbasis, nämlich über dem Vaginalteil des Blattes (*Acer campestre*), durch Krümmung des Blattstieles (Fagus), endlich auch durch Kombination der genannten Bewegungsformen.

Auf welche Weise die Neigung der Blattspreite gegen den Lichteinfall vollzogen wird, soll hier nicht untersucht werden. Ich will nur darauf hinweisen, dass der konstant bleibende Effekt — nämlich bei euphotometrischen Blättern die Orientierung genau senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes, bei panphotometrischen eine mehr oder minder große Annäherung an diese Orientierung — und die mannigfaltigen Zustände des Blattgrundes, des ganzen Blattstieles, oder seines oberen oder unteren Endes etc., welche diese Effekte hervorrufen, darauf hinzuweisen scheinen, dass das Licht auf die Spreite einen Reiz ausübt, welcher in dem die Spreite bewegenden Teil ausgelöst wird. Nur das Experiment kann entscheiden, auf welche Art die Spreite zum Lichteinfall orientiert wird. Ich komme bei anderer Gelegenheit auf diesen Gegenstand zurück.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

14. Die Umwandlung panphotometrischer in euphotometrische Blätter erfolgt, wie wir gesehen, durch die Abnahme der Lichtintensität.

Doch giebt es Gewächse, welche nur panphotometrische Blätter besitzen. Hierher gehören unsere gewöhnlichen Obstbäume. Doch habe ich ausnahmsweise sehr schattenertragende Birnbäume gesehen, deren relativ am meisten beschattete Blätter den euphotometrischen Charakter angenommen hatten.

Auch alle auf tiefen Schatten angewiesene, im Sonnenlichte zu grunde gehende Gewächse besitzen ausschließlich euphotometrische Blätter.

Von vornherein möchte man annehmen, dass eine Umwandlung aphotometrischer in photometrische Blätter nur phylogenetisch sich vollziehen könne, obwohl einige an einzelnen Coniferen und Gramineen angestellte Beobachtungen dafür zu sprechen scheinen, dass in manchen Fällen diese Umwandlung sich auch in der Ontogenese vollziehen dürfte.

Die *Pinus*-Arten besitzen aphotometrische Blätter. Bei der Lärche (*Larix europaea*) hat es den Anschein, als wenn nur die Blätter der Langtriebe aphotometrisch wären. Die Blätter der Kurztriebe sind aber wahrscheinlich nicht eu- sondern panphotometrisch. Spätere experimentelle Untersuchungen werden hierüber Klarheit bringen.

An den aufrechten Trieben der Fichte (*Abies excelsa*) sind die Nadeln panphotometrisch und erst mit zunehmender Beschattung beginnt der euphotometrische Charakter der Nadeln sich auszubilden. Aber bei der Tanne (*Abies pectinata*) tritt der euphotometrische Charakter der Nadeln schärfer hervor. Im tiefen Schatten sind die Blätter ganzer Zweigsysteme genau euphotometrisch. Man sieht auch hier, wie mit der flächenförmigen und dorsiventralen Ausbildung des Blattes die Bedingungen für das Zustandekommen des euphotometrischen Blattes sich günstiger gestalten.

15. Die Blätter der Gräser nehmen in der Regel keine fixe Lichtlage an. Für das lange, schmale Grasblatt, welches bei jedem leisen Luftzug hin- und herflattert, wäre diese dem euphotometrischen Blatte entsprechende fixe Lichtlage auch ganz zwecklos.

Die langen, schmalen, dünnen Grasblätter sind, obwohl sie so oft auffällig gegen das stärkste Licht gewendet erscheinen, doch eigentlich aphotometrisch und wenden ebenso oft die Unterseite als die Oberseite gegen das stärkere Licht. Man kann dies namentlich an lang- und schmalblättrigen Gräsern beobachten, welche einseitig beleuchtet sind, z. B. knapp an einer Mauer stehen. Aber eine genauere Untersuchung lehrt, dass diese Blätter nur passiv zum Lichte gewendet sind durch die auf positivem Heliotropismus beruhende Neigung der Halme gegen das stärkere Licht. Diese Vorneigung der Stengel zum stärkern Lichte hat zur Folge, dass sowohl die vorderen als die hinteren Blätter nach dem Lichte überneigen, wobei die ersteren die Oberseite, die letzteren die Unterseite nach dem stärkeren Lichte wenden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gräser mit langen, schmalen, dünnen Blättern, welche bei einseitiger Beleuchtung ihre Blätter passiv dem Vorderlichte zuneigen, wenden, ebenfalls passiv, bei allseits gleichmäßiger Beleuchtung ihre Blätter hauptsächlich dem Oberlichte zu, indem die in die Länge wachsenden Blätter durch ihr eigenes Gewicht bestimmt werden, sich möglichst quer auszubreiten. Die Blätter solcher Gräser nehmen also eine zweckmäßige Lichtlage an, ohne dass das Licht in ihnen diese Lage hervorruft. Solche Blätter sind also trotz ihrer zweckmäßigen Lichtlage aphotometrisch.

Die Gräser bilden auch panphotometrische, ja sogar euphotometrische Blätter aus. Ersteres scheint wohl stets dann zur Regel zu werden, wenn die Blätter — bei sonst flacher Gestalt — kurz sind, sich also der normalen flächenförmigen Gestalt des Laubblattes nähern. Da bei vielen Gräsern die tieferen Halmblätter lang, streifenförmig, die oberen aber kurz sind (z. B. bei *Dactylis glomerata*), so kann an einer und derselben Pflanze, wie dies auch bei *Larix* vorzukommen scheint, ein Teil der Blätter aphotometrisch, der andere photometrisch sein.

Nach Beobachtungen, welche ich in Java an baumartigen Bambusen anstellte, sind die Blätter derselben photometrisch, und zwar zum Teil panphotometrisch, zum Teil aber auch sogar euphotometrisch.

Wien am 1. Oktober 1898. [123]

Palolountersuchungen.

Von Dr. **Augustin Krämer**, z. Z. in Apia.

Es war nicht meine Absicht vor Ablauf meiner Südseereise und vor Vollendung der Arbeiten meine Ergebnisse zu veröffentlichen. Eine jüngst erschienene Arbeit von Dr. Benedikt Friedländer „Ueber den sogenannten Palolowurm“ (Biol. Centralbl., XVIII, Nr. 10, 1898) veranlasst mich aber zu einer Erwiderung, und ich glaube meine Befunde und Erfahrungen auch deshalb jetzt schon anschließen zu können, weil ich voraussichtlich an der Vollendung des Begonnenen durch veränderte Reisedispositionen verhindert sein werde. Kann ich doch trotzdem wenigstens einiges neue hinzufügen, um einem späteren Angriff die Wege zu ebnen.

Herr Dr. Friedländer hat zur selben Zeit wie ich auf Samoa dieselben Studien betrieben. Leider war ich durch eine beschleunigte Abreise nach den Marschallinseln unmittelbar nach dem Palolofest im November (Herr Corvettenkapitän Winkler hatte die große Liebenswürdigkeit meiner Studien halber die Abreise S. M. S. „Bussard“ um zwei Tage zu verschieben) verhindert, meine Erfahrungen mit denen des Herrn Dr. Friedländer persönlich auszutauschen. Daher erklärt es sich auch wohl, wenn Friedländer die Thätigkeit des Herrn Dr. Thilenius des öfteren erwähnt und zwar in Beziehung mit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 19

Autor(en)/Author(s): Wiesner J.

Artikel/Article: Ueber die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. 1-15