MAY 9 1903

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXIII. Bd. **1. April 1903.** **№ 7.**

Inhalt: **Wiesner**, Zur Biologie der Blattstellung (Schluss). — **Wasmann**, Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen (Fortsetzung). — **Rudolf Hoeber**. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.

Zur Biologie der Blattstellung.

Von **Jul. Wiesner.**

(Schluss.)

Delpino betont mit großer Berechtigung, dass man auf mechanische Ursachen die (regulären) Blattstellungen allein nicht zurückführen könne, sondern dass hier noch andere, nämlich biologische Ursachen thätig sein müssten, welche die Beförderung der Oberflächengröße des Laubes und günstige Beleuchtung zum Zwecke haben. Auch findet er, dass die Anordnung der Blätter nach irrationalen Divergenzen sich als ein günstiges mechanisches Moment im Aufbaue der beblätterten Sprosse zu erkennen gebe[1]).

Die regulären Blattstellungen bilden eines der klarsten Beispiele für die Fähigkeit der Pflanze, mit einfachsten Mitteln und unter Einhaltung der größten Oekonomie die vollkommensten Leistungen zuwege zu bringen. Die Tendenz, die Blätter nach der irrationalen Divergenz $\frac{3 - \sqrt{5}}{2}$ zu stellen, oder dieser Stellung sich desto mehr zu nähern, je größer die Zahl der Blätter am Sprosse ist, drückt all dies mit mathematischer Klarheit aus. Da zudem die regulären Blattstellungen im Pflanzenreiche enorm verbreitet sind, uns auf Schritt und Tritt in der Pflanzenwelt begegnen,

1) Teoria generale della Fillotassi, Genua 1883 und Espositione di una nuova Teoria della Fillotassi, Genua 1893.

so liegt die Frage nahe: inwieweit werden diese merkwürdigen Verhältnisse in zusammenfassenden botanischen Werken, insbesondere in botanischen Lehr- und Handbüchern berücksichtigt, oder mit anderen Worten, wie viel von den Resultaten der Blattstellungs-Forschung ist zum wissenschaftlichen Gemeingut geworden?

Das Gesetz der regulären Blattstellungen wird in solchen Werken, welche die Hauptergebnisse der Wissenschaft zu verbreiten berufen sind, allerdings häufig berührt. Aber es wird entweder der Schimper-Braun'sche Standpunkt eingehalten, wobei das Wesen der Sache nicht betont und nur die den Reihen anhaftenden, dem Leser geheimnisvoll anmutenden Zahlen-Gesetzmäßigkeiten vorgeführt werden, ohne dass auf den so einfachen, geometrischen Grund all dieser Zahlenverhältnisse hingewiesen würde, oder es wird in neuen Werken das Blattstellungsgesetz an der Hand der mechanischen Blattstellungstheorie dargelegt, wobei es den Anschein gewinnt, als würde diese wohlfundierte Theorie das Rätsel der Blattstellung gelöst haben, während sie wohl den Uebergang der Stellungsverhältnisse, das Schwanken der Divergenzwerte zwichen je zwei, in der Reihe benachbarten Gliedern — gleichgültig welchen — also die Annäherung an den Grenzwert mechanisch vollkommen verständlich macht, aber die oben schon gebührend betonten Hauptfragen des „Blattstellungsgesetzes", warum z. B. die Natur als Norm für die reguläre Blattanordnung den denkbar einfachsten Fall ($z = 1$, bezw. $z = 2$) ausgebildet hat, u. a. m. nicht beantwortet.

In einzelnen Werken, z. B. in Reinke's Lehrbuch, Berlin 1880, wird sowohl die Schimper-Braun'sche als die Schwendener'sche Lehre vorgetragen, wobei aber die Auffassungen der ersteren bezüglich des Zustandekommens der Blattstellungen („Spiraltheorie") auf das richtige Maß zurückgeführt werden und auch die mechanische Theorie ganz im Geiste ihres Schöpfers kurz aber klar auseinandergesetzt wird. Ich selbst habe im 2. Bd. meiner „Elemente der wiss. Botanik"[1]) nicht nur die Schimper-Braun'sche Lehre, so weit sie thatsächlich begründet ist, desgleichen die Grundlinie der Bravais'schen Lehre auseinandergesetzt, sondern auch der Theorie Schwendener's, soweit dies in dem engen Rahmen möglich ist, Rechnung getragen, wobei ich aber ausdrücklich betonte, dass das eigentliche Rätsel der Blattstellungsgesetze, die gewöhnliche Ausbildung von Divergenzen nach der denkbar einfachsten Reihe, mechanisch nicht gelöst wurde. Auch habe ich, soweit dies damals möglich war, die biologische Seite des Blattstellungsproblems berührt[2]).

---

1) Bd. II, Organographie, p, 62 ff.
2) Bd. III, Biologie, 2. Aufl., 1902, p. 42 ff.

Es scheint mir nicht überflüssig, die Stellung, welche Sachs gegenüber unserem Probleme einnahm, in Kürze zu schildern. Er hat ja, nicht nur wie kaum ein anderer, zur Wiederbelebung der Pflanzenphysiologie in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts beigetragen, sondern wie bekannt, auch in wichtigen Fragen dieses Gebietes neue Grundlagen geschaffen. Mit Bezug auf die schon oben angeführten Arbeiten Göbel's, worin gezeigt wird, dass die Anordnung von Blättern an dorsiventralen Sprossen anderen Gesetzen folge als an radiären, verwarf er die ganze Blattstellungslehre[1]); nicht nur die spekulative, längst abgethane „Spiraltheorie", sondern fast alles. Denn das einzige Zugeständnis, welches er der Blattstellungslehre macht, ist in folgendem Satze ausgesprochen: „Dennoch verdient das häufige Vorkommen der Divergenzen $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. w. als Thatsache Beachtung; das Geheimnisvolle dieses Vorkommens und das häufige Fehlen anderer Divergenzen erklärt sich nach Schwendener's Untersuchungen durch mechanische geometrische Beziehungen, unter denen der gegenseitige Druck der jungen Organe auf gemeinsamer Achse eine wesentliche Rolle spielt[2])." Wie andere Autoren fiel auch Sachs in den Fehler, zu glauben, dass das „Geheimnisvolle" der Hauptreihe durch Schwendener beseitigt, mit anderen Worten, das Zustandekommen der Hauptreihe mechanisch erklärt worden wäre. Nicht ohne Absicht lässt Sachs die Hauptreihe mit $^1/_3$ und nicht mit $^1/_2$ beginnen. Da $^1/_2$ an plagiotropen Sprossen so häufig vorkommt, hält er die $^1/_2$-Stellung orthotroper Sprosse für eine Eigentümlichkeit, welche außer Zusammenhang mit den übrigen Gliedern der Hauptreihe stehe[3]).

So hat Sachs mit einer in wissenschaftlichen Dingen wohl nicht erlaubten Einseitigkeit wertvolle Thatsachen der Blattstellungslehre aus der Wissenschaft zu eliminieren gesucht und hat damit, wie man der Litteratur entnehmen kann, viele Botaniker irre geleitet. Indes bewährte sich sein scharfer Blick selbst auch in dieser Frage, indem er nicht nur gleich Göbel es ausspricht, dass das alte Blattstellungsgesetz keine allgemeine Gültigkeit habe und überhaupt ein allgemeines Gesetz über die Anordnung der Organe an der Mutterachse nicht existiere, sondern „dass nach Maßgabe der Umstände besondere Ursachen" die spezifische Art der Stellungsverhältnisse bedingen, womit wohl gesagt sein soll, dass sowohl äußere Einwirkungen als in der Organisation begründete Eigentümlichkeiten spezifische Stellungsverhältnisse bedingen.

---

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, p. 603.

2) l. c. p. 605.

3) Vgl. z. B. p. 601, wo die zweireihige Blattstellung der Gräser als nicht in die Hauptreihe gehörend hingestellt wird. Man vergleiche in betreff der Blattstellungsverhältnisse der Gräser auch noch l. c. p. 603.

Göbel hat in seine fundamentale Organographie der Pflanzen, Jena 1898, dem anerkannt hervorragendsten Werke über dies Gebiet, seine objektive Stellung in der Blattstellungsfrage, an der er ja durch seine die Allgemeingültigkeit des „Blattstellungsgesetzes" widerlegende Untersuchungen über die Verzweigung dorsiventraler Sprossen hervorragend beteiligt ist, dadurch bewiesen, dass er seinem Werke eine von Weisse geschriebene Abhandlung einfügte, welche die Schwendener'sche Blattstellungstheorie ganz im Sinne ihres Begründers vorführt, ohne zu verschweigen, dass er der Schwendener'schen Lehre skeptisch gegenüberstehe.

Noch möchte ich erwähnen, dass in Strasburger's weitverbreitetem Lehrbuch der Botanik die Frage der Blattstellung, wie ich meine, im Vergleich zu anderen Partien dieses trefflichen Werkes, nur sehr wenig berührt wird. Aber ganz im Geiste moderner biologischer Forschung ist seine dem betreffenden Paragraphen angefügte Bemerkung, dass man die Frage der Blattstellung nicht einseitig vom Standpunkte der ontogenetischen Entwickelung, sondern auch aus dem Gesichtspunkte der Entwickelung der organischen Welt betrachten muss. So heißt es[1]: „Die thatsächlich sehr häufige Wiederkehr der Hauptreihe wurde wohl phylogenetisch dadurch bedingt, dass sie eine verhältnismäßig günstige Ausnützung des Raumes durch die Blätter, bei der sie sich in ihrer Ernährungsthätigkeit am wenigsten behindern, ermöglicht."

Aus der großen Masse der den Blattstellungsverhältnissen gewidmeten Untersuchungen ist in den Lehr- und Handbüchern der Botanik, welche die am meisten ausgereiften Resultate unserer Wissenschaft zu vermitteln haben, wie man sieht, zumeist nur wenig an die Oberfläche getreten, wobei oftmals Wichtiges weniger Belangreichem weichen musste und nicht selten die Hauptresultate hervorragender Forscher unrichtig interpretiert wurden. Im großen Ganzen erkennt man selbst an dieser zum Teil unrichtigen Wiedergabe der betreffenden Litteratur die stufenweise Entwickelung unserer Frage: der deskriptiven Behandlung folgte der Versuch einer kausalen Erklärung, und dem Studium der ontogenetischen folgte, der Hinweis auf die phylogenetische Entwickelung.

Seit einiger Zeit bin ich mit eingehenden biologischen Studien über Blattstellung beschäftigt. Ein Teil dieser Studien, welcher die Anpassung der Laubblätter an die natürliche Beleuchtung betrifft, liegt bereits vollendet vor. Ich habe den wesentlichsten Inhalt dieser Untersuchungen in der botanischen Sektion der letzten (September 1902) in Karlsbad abgehaltenen Naturforscherversammlung vorgetragen und will in den nachfolgenden

1) 4. Aufl. p. 32.

Zeilen nur soviel darüber vorbringen, als vom Standpunkte der allgemeinen Biologie gerechtfertigt erscheint. Im übrigen verweise ich auf meinen bereits im Druck erschienenen Vortrag über den genannten Gegenstand[1]).

1. Es wird wohl verständlich sein, weshalb ich meine biologischen Studien über Blattstellung gerade mit der Anordnung des Laubblattes begann und gerade die Anpassung dieser Blattart an das Tageslicht prüfte. Das Laubblatt ist nicht nur bezüglich seiner Entwickelung auf das Licht angewiesen; seine Hauptfunktion — die Kohlensäureassimilation — ist ja auch an das Licht gebunden. So ließ sich denn schon von vornherein erwarten, dass sich ein zweckentsprechendes Verhältnis zwischen dem Grade der Tagesbeleuchtung und der Anordnung der Blätter herausgebildet hat.

Schon früher habe ich auf die ökonomische Verwertung der vom Blatte erreichbaren Lichtmenge hingewiesen[2]). Ich konnte zeigen, dass Blätter, welche einem überreichen Lichtzufluss ausgesetzt sind, mit dieser Lichtmenge verschwenderisch umgehen; solche Blätter sind häufig geradezu aphotometrisch, während Laubblätter, welche nur ein kleines Lichtareal beherrschen, mit dem Lichte ungemein haushälterisch umgehen. Solche Blätter sind euphotometrisch, d. h. sie stellen sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihnen zugänglichen Lichtraumes.

Die zweckentsprechende Ausnützung des dem Laubblatte zugänglichen Lichtraumes — die „Lichtraumnutzung“ — hängt von zahlreichen Momenten ab; nicht nur von der eben berührten Lage des Blattes zur stärksten Beleuchtungsrichtung, sondern auch von der Länge der Stengelglieder (Internodien), von der Form, Größe und Anordnung der Blätter[3]). Hier habe ich nur die Beziehung der Anordnung der Blätter am Stengel (Blattstellung) im Auge und bemerke nur, dass die Beleuchtung der Blätter von dem darüberstehenden Laube desto weniger behindert wird, je länger die Internodien, je kleiner die Blätter und je schmäler und länger der Blattgrund (inklusive Blattstiel) ist.

2. Die Pflanze ist entweder ausschließlich dem von unendlich vielen Seiten auf jeden Punkt ihrer Oberfläche fallenden diffusen (zerstreuten) Tageslichte oder einem gemischten Lichte ausgesetzt, welches neben diesem diffusen noch paralleles Sonnenlicht enthält. Man bezeichnet dieses gemischte Licht gewöhnlich im Gegensatze zum bloßen zerstreuten Lichte als Sonnenlicht. Wir wollen diese letztere Bezeichnung auch beibehalten, doch soll nicht unerwähnt bleiben, dass man eine reine parallele Sonnenbeleuchtung

1) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1902.

2) Biol. Centralblatt, 1899, p. 1 ff.

3) Eine zusammenhängende Darstellung der „Lichtraumnutzung“ werde ich bei späterer Gelegenheit geben.

wohl im Experiment herstellen kann, dass aber in der Natur eine solche Beleuchtung nicht vorkommt.

Vor Sonnenauf- und Untergang und wenn während des Tages die Sonne von Wolken bedeckt oder in Nebel gehüllt ist, herrscht bloß diffuses Tageslicht. Ist aber die Sonne unbedeckt, so ist jede von der Sonne beschienene Fläche gleichzeitig der diffusen und der direkten parallelen Sonnenstrahlung ausgesetzt. Das im Schatten herrschende Licht ist selbstverständlich ausschließlich diffuses Licht.

Die große Bedeutung des diffusen Tageslichtes für das Pflanzenleben habe ich schon früher in mehreren Abhandlungen dargelegt. Ich habe damals gezeigt, dass in der alpinen und arktischen Vegetation die direkte Sonnenbeleuchtung zu größerer Geltung kommt, dass aber gerade in Gebieten, wo infolge hoher Mittagssonnenhöhen die Lichtintensität sich sehr bedeutend erhebt, die Bedeutung der direkten Sonnenstrahlung für das Pflanzenleben sehr in den Hintergrund tritt und die Pflanze sich durch die verschiedensten Schutzeinrichtungen gegen zu intensive Strahlung schützt.

Bei dem Studium der Beziehungen, welche zwischen der Blattstellung und den natürlichen Beleuchtungsverhältnissen bestehen, ergiebt sich schon von vornherein mit großer Wahrscheinlichkeit wieder die größere Bedeutung des diffusen gegenüber dem direkten Sonnenlichte. Denn die Stellung der grünen Blätter ist in der Zeit, in welcher sie funktionieren, ein stationäres Verhältnis, während die Intensität der Sonnenstrahlung nicht nur innerhalb der Vegetationsperiode von Tag zu Tag, sondern im Laufe des Tages sich fortwährend ändert. Hingegen zeigt das diffuse Tageslicht eine gewisse mittlere Konstanz, indem das Oberlicht (= gesamtes Tageslicht im Sinne Bunsen's, genauer gesagt, das auf die horizontale Fläche fallende Licht) im Durchschnitt bedeutend größer ist als das Vorderlicht (das auf die Vertikalfläche fallende Tageslicht). Nach den bisher von mir angestellten Beobachtungen kann das Oberlicht in Wien mehr als viermal stärker werden als das Vorderlicht[1]). In unseren Laubwäldern ist häufig das Oberlicht etwas mehr als doppelt so stark als das Vorderlicht. Da die photometrischen Blätter die Tendenz haben, das stärkste ihnen zugängliche Licht aufzusuchen, insbesondere die euphotometrischen Blätter das Oberlicht bevorzugen, so ist von vornherein eine Anpassung der lichtsuchenden Laubblätter an das stärkste diffuse Licht auch in Rücksicht auf die Anordnung am Stengel als nicht unwahrscheinlich anzunehmen.

3. Ich will zunächst die einfachsten Fälle der Blattanordnung

---

1) Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschriften der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 67 (1898).

vorführen. Es sind dies jene Fälle, in welchen die Blätter dem Lichte ungehindert ausgesetzt sind, nämlich kein Blatt durch ein anderes im Lichtgenusse gestört wird. Ich lasse den allereinfachsten Fall, dass nämlich an der ganzen Pflanze bloß ein Laubblatt zu einer bestimmten Zeit funktioniert, fort, da derselbe mit Bezug auf die Blattanordnung ganz gleichgültig ist. Aber gleich der nächste Fall, dass nämlich zwei Vegetationsblätter ausgebildet werden, ist sehr lehrreich. In diesem Falle herrscht immer die $^1/_2$-Stellung. Die Blätter teilen sich gleichmäßig in den gegebenen Raum, belasten den Stengel gleichmäßig, nehmen gleiche Anteile des zugänglichen Lichtes und stellen sich, wenn sie euphotometrisch sind, genau senkrecht auf das stärkste ihnen zugängliche diffuse Licht. Auch wenn die Blätter einen Wirtel zu 3, 4 etc. Blätter bilden, ist ihre Anordnung die denkbar zweckmäßigste insbesondere hinsichtlich der Beleuchtung im diffusen Lichte. Ich wähle *Paris quadrifolia* als Beispiel. Die Blätter dieser Pflanze sind euphotometrisch; sie teilen sich nicht nur gleichmäßig in das ihnen dargebotene Licht, jedes nimmt auch die größte Menge des ihnen zugänglichen diffusen Lichtes auf.

4. Ich komme nun zu einem in der Natur außerordentlich häufig vorkommenden Fall, dem Auftreten wechselständiger Blätter an vertikaler Achse.

Die Verhältnisse des Lichtgenusses sind hier nicht so einfach wie in den früher betrachteten Fällen, weil die höher situierten Blätter den tiefer stehenden eine gewisse Menge von Licht wegnehmen. Aber es kommt hierbei nicht nur auf Deckung der Blätter an, sondern auch auf die Länge der Internodien, ferner auf die Größe und Form der Blätter.

Es schien mir wegen dieser Verwickelungen am zweckmäßigsten, mit einem Apparat zu arbeiten, welcher einen künstlichen Spross darstellt, an welchem ich alle auf den Lichtgenuss einwirkendeo Verhältnisse konstant machen konnte. So war es möglich, unter sonst gleichen Verhältnissen die Divergenz zu variieren. Dieser Apparat bestand aus einer festen vertikalen Achse, an welcher ich künstlich geformte Blätter gleicher Größe nach vertikaler Richtung verschieben und um die Achse drehen konnte. Ich brachte die Internodien auf gleiche Länge und stellte die Blätter auf konstante Divergenzen, z. B. auf $^2/_5$, $^3/_8$ etc. Nun wurde den Blättern die gleiche Neigung gegeben und auf jedem Blatte ein Streifen photographischen Normalpapiers (nach Bunsen's Vorschrift bereitet) unter den erforderlichen Vorsichten befestigt. Der ganze Apparat wurde mit genau vertikal gerichteter Achse dem Tageslichte ausgesetzt. Aus den Färbungen der auf den einzelnen Blättern befindlichen Normalpapierstreifen und der Expositionszeit wurde unter Zugrundelegung des Bunsen-Roscoe'schen Normaltons die auf den einzelnen Blättern herrschend gewesene Lichtstärke bestimmt.

Ich habe die durchaus klaren und übereinstimmenden Resultate dieser meiner Versuche in meiner oben genannten Abhandlung folgendermaßen zusammengefasst: „Innerhalb jedes Blattcyklus nimmt die Stärke des auf die einzelnen Blätter fallenden Lichtes in der Richtung von oben nach unten ab, und es sinkt in demselben Sinne sprungweise die Lichtstärke von Cyklus zu Cyklus. Hieraus ergiebt sich aber folgender Satz: Rücksichtlich der fast ausschließlich an den Laubsprossen mit wechselständiger Blattanordnung realisierten Blattstellungswerte ist bei vertikalen Achsen und entwickelten Stengelgliedern bezüglich der Beleuchtung $^1/_2$ der ungünstigste, hingegen $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ der günstigste Divergenzwert. Allgemein ausgedrückt ist an solchen Achsen $\frac{1}{z}$ der ungünstigste, $\frac{2z-\sqrt{5}-1}{2(z^2-z-1)}$ der günstigste Divergenzwert[1]). Thatsächlich findet man auch immer bei dem Auftreten zahlreicher wechselständiger Blätter an vertikalen Achsen hohe Divergenzwerte.“

Zur Veranschaulichung des hier allgemein dargestellten Versuchsergebnisses führe ich folgenden Spezialfall an, in welchem bei konstanter Form und Größe der Blätter, ferner bei konstanter Länge der Internodien die Divergenz $^3/_8$ betrug. Die Zahlen 0 bis 20 bedeuten die konsekutiven Blätter in der Richtung von oben nach unten, die Zahlen 0, 8 und 16 bezeichnen die Anfangsblätter der Cyklen; die nebenstehenden Werte bezeichnen die beobachteten (relativen) Lichtstärken, wobei der leichteren Uebersicht halber der Maximalwert (0,349) am obersten Blatte gleich 100 gesetzt und die anderen Werte proportional umgerechnet wurden.

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		

5. Geneigte Achsen. Wie an aufrechten so kommen auch an geneigten Achsen alle möglichen Blattstellungen vor. Allein einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, dass im großen Ganzen an geneigten Sprossen die Stellungsverhältnisse der Blätter relativ niedrige sind. Man sieht dies selbst an einer und derselben Pflanze: während an dem vertikalen Triebe bei

1) Vgl. meine oben citierte Abhandlung in der „Flora“.

wechselständiger Blattanordnung der Blattcyklus häufig gar nicht abgeschlossen ist, also $\frac{3-5}{2}$ herrscht, findet man an den axillaren Trieben häufig die Stellungen $^2/_5$, $^1/_3$ oder $^1/_2$.

Annäherungen an $^1/_2$ oder $^1/_2$ selbst bilden an geneigten Sprossen wohl den häufigsten Fall, während der irrationale Grenzwert $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ nur verhältnismäßig selten und, so viel ich bis jetzt zu beobachten Gelegenheit hatte, nur dann vorkommt, wenn die an solchen Achsen auftretenden Blätter aphotometrisch sind[1]). Ein ausgezeichnetes Beispiel für diesen Fall bildet die Gattung *Pinus*. Die seitlichen Sprosse der Föhren stehen im jugendlichen Zustande allerdings aufrecht; aber wenn die Blätter ausgebildet sind und funktionieren, so sind die Sprossen horizontal oder geneigt. Die Divergenz der die assimilierenden Blätter tragenden Kurzsprosse entspricht dem irrationalen Grenzwerte. Beachtet man, dass die mittlere Intensität des diffusen Tageslichtes in der Richtung vom Zenit zum Horizont abnimmt, so wird es verständlich, dass bei der Divergenz nach $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ die vertikale Sprosslage ein günstiges, für die horizontale Lage ein ungünstiges Verhältnis repräsentiert.

Sind die an geneigten Sprossen stehenden Blätter photometrisch, so tritt an Seitensprossen gewöhnlich eine Annäherung an $^1/_2$ ein; wenn aber die Blätter geradezu den euphotometrischen Charakter besitzen, so sind die Blätter nach $^1/_2$ gestellt; immer aber sichert die hierdurch hervorgerufene zweireihige Blattanordnung die möglichst günstigste Beleuchtung, und zwar durch Oberlicht, denn diese Anordnung ist stets eine laterale. Es leuchtet aber wohl von selbst ein, dass die laterale $^1/_2$-Stellung die Beleuchtung des Laubes begünstigt, jede andere Orientierung, z. B. die mediane $^1/_2$-Stellung, den Blättern ungünstigere Beleuchtungsverhältnisse bieten müsste.

Es bilden also die geneigten Achsen rücksichtlich des Verhaltens der Divergenz der Blätter zur Beleuchtung im Vergleiche zu den aufrechten Achsen den entgegengesetzten Fall; denn bei ersteren bildet $^1/_2$ das günstigste, bei letzteren das ungünstigste Stellungsverhältnis; bei ersteren ist die Stellung $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ nur mit der Ausbildung aphotometrischer Blätter vereinbarlich, während es bei letzteren geradezu das günstigste Stellungsverhältnis darstellt.

1) Wiesner, Ueber die Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biol. Centralbl. 1899, p. 1ff.

6. Primäre und sekundäre Blattanordnungen. Die zweireihige durch laterale $^1/_2$-Stellung hervorgerufene Blattanordnung ist, selbstverständlich in Verbindung mit der entsprechenden fixen Lichtlage der Blätter, wie wir gesehen haben, das günstigste Stellungsverhältnis, welches bei geneigter Lage der Sprosse deren Blätter annehmen können, um der ausgiebigsten Beleuchtung im diffusen Lichte teilhaftig zu werden.

Bei dieser Anordnung der Blätter am geneigten Sprosse liegt das ganze Laub desselben in einer Ebene, dem stärksten Lichte, gewöhnlich dem Oberlichte zugekehrt. Diese passende Lichtlage des Sprosses kommt auf verschiedene Weise zu stande. Es ist nämlich diese laterale $^1/_2$-Stellung entweder ein angeborenes, erblich festgehaltenes Verhältnis, wie z. B. bei Buche und Linde, oder kommt, wie bei allen mit photometrischen Blättern versehenen Sprossen, an denen dekussierte Blattstellung herrscht, dadurch zu stande, dass durch Drehung der Internodien an dem geneigten Sprosse die vierreihige Blattanordnung in eine (laterale) zweireihige übergeht. Als naheliegendes Beispiel nenne ich *Cornus sanguinea*. Die Blätter dieses Holzgewächses sind an geneigten Sprossen genau so lateral zweireihig angeordnet, wie die Blätter der Buche und Linde, und diese bestimmt orientierte Zweireihigkeit dient demselben Zwecke, ist nämlich eine Anpassung an das stärkste diffuse Licht; aber bei Buche und Linde ist es ein primäres angeborenes Stellungsverhältnis, während es bei *Cornus* unter dem Einflusse der Beleuchtung und anderen äußeren Einwirkungen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann, zu stande kommt; es ist ein sekundäres Stellungsverhältnis, welches erst in der Ontogenese nach Bedarf hergestellt wird. Steht der Spross aufrecht, so bleibt die angeborene vierreihige Anordnung als ein den Beleuchtungsverhältnissen des aufrechten Stammes günstiger Zustand erhalten, kommt er aber als Axillarspross geneigt zur Entwickelung, so stellt sich durch Drehung der Internodien die Zweireihigkeit, und zwar die für die Beleuchtung günstigste Zweireihigkeit, die laterale, ein.

Ich möchte nicht verabsäumen, hier einzuschalten, dass die dekussierte Blattanordnung uns als eine besonders zweckmäßige Form der Blattstellung erscheint, da bei aufrechter Sprossstellung günstige Beleuchtungsverhältnisse herrschen und bei geneigter Stellung in der denkbar einfachsten Weise eine neue Blattanordnung (sekundär) zu stande kommt, welche wieder günstige Beleuchtungsverhältnisse im Gefolge hat. Die in die Augen springende Zweckmäßigkeit der dekussierten Blattstellung gerade mit Rücksicht auf die Gewinnung günstiger Beleuchtung bei jeder Lage des Sprosses erklärt uns die Häufigkeit des Vorkommens dieser Blattanordnung.

Wenn die Blätter klein und dicht gestellt sind, so kann selbst

bei hohen Blattstellungswerten, nämlich bei großer Annäherung an den Grenzwert, durch die fixe Lichtlage der Blätter allein, das ganze Laub eines Sprosses in die günstigste Lichtlage kommen, wofür die Tanne ein ausgezeichnetes Beispiel liefert. Auch an geneigten Sprossen der Tanne treten hohe Blattstellungswerte auf. Und doch stehen die Blättchen fast alle genau in derselben Lage: der ganze Spross ist so geformt, dass die ganze Laubmasse nahezu in einer Ebene liegt, welche, wenigstens angenähert, senkrecht auf der Richtung des stärksten Lichtes, gewöhnlich des Oberlichtes, zu liegen kommt.

Die zweckmäßige Lichtlage des ganzen Laubes eines geneigten Sprosses kommt also auf drei verschiedene Weisen zu stande, entweder durch ererbte Anordnung, oder sekundär durch Drehung der Internoden, in beiden Fällen unterstützt durch die fixe Lichtlage des Blattes, oder endlich durch diese allein, in allen drei Fällen mehr oder weniger unterstützt durch zweckentsprechende Drehung des Blattstieles, bezw. des Blattgrundes.

7. Laterale $^1/_2$-Stellung findet sich als sekundäre Blattanordnung überaus häufig und klar ausgeprägt an zahlreichen Pflanzen mit niederliegenden oder kriechenden Stengeln. Als bekanntes Beispiel nenne ich *Lysimachia Nummularia*, an deren Stengeln die der Anlage nach vierreihige (dekussierte) Blattanordnung sekundär in eine (lateral) zweireihige übergegangen ist. Zahlreiche andere Pflanzen mit dekussierter Blattanordnung und horizontal liegenden Stengeln zeigen dieselbe Erscheinung, z. B. viele Labiaten, Scrophularineen etc. Wenn laterale Zweireihigkeit der Blätter an kriechenden oder niederliegenden Stengeln vorkommt, so bildet das sekundäre Entstehen dieser Bildung die Regel; ich wüsste unter den Phanerogamen keine Pflanze zu nennen, welche primär laterale $^1/_2$-Stellung der Blätter zeigen würde. Aber nicht nur Pflanzen mit gekreuztgegenständiger, sondern auch Pflanzen mit wechselständiger Blattanordnung bilden bei liegender Form der Stengel sekundär die laterale $^1/_2$-Stellung aus, wofür *Convolvulus arvensis* ein lehrreiches Beispiel bildet. Der Stengel dieser Pflanze erhält sich bekanntlich nur durch Winden aufrecht. Die Blattstellung an dem gewundenen Stengel ist eine wechselständige; allein wegen des Windens lässt sich die Divergenz nicht ermitteln. Dreht man den Stengel so zurück, dass seine vorspringenden Kanten nahezu geradlinig werden, so erkennt man, dass die Divergenz, über $^3/_8$ hinaus, sich dem Grenzwerte nähert. Kriecht aber der Stengel dieser Pflanze bei freier Exposition horizontal am Boden weiter, so stehen die Blätter infolge sekundärer Verhältnisse lateral nach $^1/_2$, die Blattspreiten liegen dem Substrate auf und genießen das volle Oberlicht.

8. In Bezug auf die Anpassungen der Laubblattanordnungen an die Tagesbeleuchtung sind, wie wir gesehen haben, zwei Stellungsverhältnisse von besonderer Bedeutung: der irrationale Grenzwert für vertikale, und die laterale $^1/_2$-Stellung für geneigte Achsen.

Wir haben auch gesehen, dass die $^1/_2$-Stellung für vertikale, mit Laubblättern versehene Sprosse das ungünstigste Verhältnis ist, für derlei geneigte Sprosse aber der Wert $\frac{3-\sqrt{5}}{2}$ das ungünstigste Stellungsverhältnis darstellt. Unter welchen besonderen Umständen sich an geneigten mit photometrischen Blättern besetzten Achsen die irrationale Divergenz doch noch als zweckdienlich erweisen könnte, konnte ich weder theoretisch feststellen noch durch die Beobachtung erhärten; wohl aber habe ich Fälle ausfindig gemacht, in welchen an vertikalen Sprossen die $^1/_2$-Stellung ausreichende Beleuchtung zulässt. Ich führe da vor allem die Monocotylen mit „reitenden" Blättern an, für welche die Irideen das beste und bekannteste Beispiel bilden. Die Blätter sind hier aufgerichtet, das Licht fällt auf die vertikal gestellte Blattfläche; diese Blätter sind somit auf Beleuchtung durch Vorderlicht besonders eingerichtet. Dieser Umstand bedingt, dass die einzelnen Blätter sich im Lichtgenusse nicht stören; wenn sie normal, also mit der Oberseite dem Oberlichte zugewendet wären, so würde, zumal bei der Kürze der Internodien, das dritte Blatt dem ersten, das vierte Blatt dem zweiten schon den größten Teil des Lichtes entziehen.

Auch die Gräser bilden ein gutes hierher gehöriges Beispiel; ihre Blattstellung ist durchwegs durch die Divergenz $^1/_2$ gekennzeichnet. Die Regel ist wohl, dass das Grasblatt aphotometrisch ist. Es gilt dies namentlich für die grundständigen, aber auch für die langen linealen am Halme stehenden Blätter, welche niemals eine fixe Lichtlage annehmen und sehr häufig ihre Unterseiten dem Lichte darbieten. Doch kommen an langen aufrechten Halmen, insbesondere an den Enden derselben kürzere Blätter zur Ausbildung, deren Lamina die fixe Lichtlage anzunehmen befähigt sind. Auch die (photometrischen) Blätter stehen nach $^1/_2$ und würden sich im Lichtgenusse stören, wenn sie nicht an auffallend langen Internodien angebracht wären, welche diesen Blattflächen einen starken Lichtgenuss sichern. Wie sehr aber mit der Längenzunahme der Internodien die Beleuchtung der übereinander stehenden Blätter gesteigert wird, geht aus folgendem photometrischen Versuche hervor.

An dem oben kurz skizzierten Apparate wurden in verschiedenen Distanzen vertikal übereinander stehende Blätter auf ihren Lichtgenuss bei gleicher Lichtstärke und gleicher Lichtdauer geprüft, wobei folgende Werte gefunden wurden:

	Lichtintensität	berechnet auf 100
Oberstes Blatt	0,635	100
Ein Blatt 2 cm unterhalb des obersten Blattes .	0,056	8,8
„ „ 6 cm „ „ „ „ .	0,149	23,4
„ „ 10 cm „ „ „ „ .	0,523	82,3

Man sieht also, dass, wenn an vertikalen Achsen Blätter nach $^1/_2$ angeordnet sind, in dem Falle als diese Blätter den photometrischen Charakter an sich tragen, in der Organisation der Pflanze besondere Einrichtungen, und zwar sehr verschiedener Art getroffen sind, um diesen Blättern einen ausreichenden Lichtgenuss zuzuführen.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen geht hervor, dass die Stellungsverhältnisse der Laubblätter, welche ja sowohl rücksichtlich ihrer Entwickelung als ihrer Funktion auf das Licht angewiesen sind, sich als klar ausgesprochene und zweckmäßige Anpassungen an die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse zu erkennen geben.

Wien im November 1902.

Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Fortsetzung.)

7. *Chaetopisthes Heimi* Wasm.[1]) (Fig. 15—20).

Dieser hell rostrote termitophile Aphodiide, der sowohl durch seine Färbung als durch die starke Entwickelung der gelben Haarbüschel und die eigentümliche Beschaffenheit seines Exsudatgewebes an die *Claviger* und *Paussus* unter den echten Ameisengästen erinnert, lebt in den Nestern von *Termes obesus* Ramb. und subspecies *wallonensis* Wasm. in Vorderindien. Die in Formol × Alkohol (Bolles-Lee'sche Mischung) sehr gut konservierten Exemplare, die zu Sagittal- und Transversalschnitten verwandt wurden, waren von meinem Kollegen Rev. J. Assmuth S. J. zu Khandala bei Bombay gefangen; einige Exemplare fanden sich sogar in der königlichen Zelle des Nestes bei der Königin. Dass dieser Gast zu den Symphilen gehört, steht wegen seiner Exsudattrichome außer Zweifel, da er durch dieselben an die *Claviger* und *Paussus* unter den Myrmekophilen sich anschließt. Da er ferner gleich letzteren einen geschlossenen Chitinpanzer besitzt, ließ sich bereits vermuten,

1) Beschreibung der Art in: Zool. Jahrb. System., Bd. XVII, 1, S. 149 und Taf. V, Fig. 3 und 4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 23

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

Artikel/Article: Zur Biologie der Blattstellung. 249-261