Über die Photometrie von Laubsprossen und Laubsproßsystemen.

Von **J. v. Wiesner.**

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Dem Andenken Eduard Strasburger's gewidmet[1]).

1.

Während die an das Licht angewiesene, also vor allem die chlorophyllführende Pflanze unter natürlichen Verhältnissen an das gesamte Tageslicht oder an bestimmte Anteile desselben angepaßt ist, haben die Laubblätter, also die ausschließlichen oder doch vornehmlichsten Träger des Chlorophylls die Tendenz, soweit es für sie förderlich ist, eine bestimmte Lage zum Einfall des wirkenden Lichtes einzunehmen, wodurch eine zweckmäßige Regelung ihres Lichtbedarfes zustande kommt.

Dieser Satz, welcher sich aus meinen langjährigen Studien über die Beziehung der Pflanze zum Lichte (1878—1912) ergibt, bildet den Ausgangspunkt meiner Darlegungen, erfordert aber zu diesem Zwecke noch einige Erläuterungen.

Die Anpassung der Pflanze an das gesamte Tageslicht wird nach meinem Vorschlage als Lichtgenuß bezeichnet. Derselbe soll zahlenmäßig den Anteil angeben, den eine Pflanze zur normalen Entwicklung

---

1) Zur Feier des 70. Geburtstages E. Strasburger's war die Herausgabe einer Festschrift geplant, zu deren Ausführung neben zahlreichen Fachgenossen auch ich eingeladen wurde. Ich war rasch entschlossen, an dieser Ehrung eines so hochverdienten Kollegen Anteil zu nehmen und wählte zu diesem Zwecke das im obigen Titel benannte Thema. Die geplante Arbeit, welche ich sofort vorzubereiten begann, sollte eine kleine Erweiterung meiner photometrischen Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete bilden, welchen Gegenstand Strasburger nach mündlichen und schriftlichen Äußerungen mit Interesse verfolgte. Leider hat sein von uns allen tief beklagtes Hinscheiden die Herausgabe der projektierten Festschrift zunichte gemacht. So möge diese kleine dem Lebenden als Huldigung zugedachte Schrift dem Andenken des Heimgegangenen gewidmet sein.

und zur normalen Funktion vom Gesamtlicht empfängt. Um diesen Zweck zu erfüllen, drücke ich den Lichtgenuß aus als das Verhältnis der Intensität des Gesamtlichtes zur Intensität jenes Lichtes, welches die Pflanze auf ihrem natürlichen Standort empfängt. Diese beiden Lichtintensitäten werden photometrisch bestimmt[1]).

Die Fähigkeit des Blattes, durch die Lage zum einfallenden Lichte seinen Lichtbedarf zu regulieren, bezeichne ich als Photometrie des Blattes. Je nach dem Lageverhältnis des Blattes zum Lichteinfall unterscheide ich euphotometrische und panphotometrische Blätter. Das euphometrische Blatt ist dadurch ausgezeichnet, daß es sich genau senkrecht auf das stärkste diffuse Licht des ihm zufallenden Lichtareals stellt. Es dient also der möglichsten Ausnützung des ihm dargebotenen diffusen Lichtes, welches für ein solches Blatt das herrschende ist. Hingegen stellt sich das panphotometrische Blatt derart, daß das direkte Sonnenlicht von größerer Intensität möglichst abgewehrt wird, aber doch auch so, um möglichst viel diffuses Licht aufnehmen zu können.

Die durch die Richtkraft des Lichtes bewirkte Lage des Blattes zum Lichteinfall entspricht entweder einem stationärem Zustande und ist eine Anpassung an mittlere Beleuchtungszustände (fixe Lichtlage)[2]), oder sie entspricht einem veränderlichen Zustande, indem das Blatt, je nach der Intensität des Außenlichtes, den euphotometrischen oder den panphotometrischen Charakter annimmt (variable Lichtlage)[3]).

Bei großem Überschuß des äußeren Lichtes kann die Photometrie des Blattes, welche doch der ökonomischen Ausnützung des Lichtes für die Pflanze zu dienen hat, auch ganz aufgehoben sein. Derartige Blätter bezeichnete ich als aphotometrische. Das aphotometrische Blatt zeigt entweder gar keine Beziehung zum Lichteinfall (Pinus usw.) oder es ist doch eine Lagebeziehung zum diffusen Lichte vorhanden (insbesondere zum Oberlicht), welche aber gar nicht durch die Richtkraft des Lichtes hervorgerufen wurde, dennoch ein für das Blatt günstiges Lageverhältnis darstellt. Solche aphotometrische Blätter habe ich als pseudophotometrische[4]) bezeichnet. Ich führe diesbezüglich ein charakteristisches Beispiel an. Alle von mir untersuchten

---

1) Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Engelmann, Leipzig 1907. Daselbst auch die einschlägige Literatur.

2) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen, 1880, Bd. II.

3) Wiesner, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911, Bd. XXIX.

4) Wiesner, Über aphotometrische, photometrische und pseudophotometrische Blätter. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1911, Bd. XXIX.

Arten von Sedum hatten aphotometrische Blätter. Aber die Arten mit kurzen, eiförmigen oder stielrunden Blättern (S. album, acre, boloniense, reflexum usw.) sind spezifisch aphotometrisch, während die Arten, welche wie S. Telephium, S. Fabaria große flache Blätter besitzen, pseudophotometrisch ausgebildet sind. Dem Oberlichte ausgesetzt erscheinen sie euphotometrisch; aber ihre zum Oberlicht senkrechte Lage wird nicht durch das Licht hervorgebracht, sondern kommt durch Epinastie oder durch das Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus zustande.

Wie die der ganzen Pflanze zugute kommende Gesamtstrahlung mit der Lichtlage der Blätter, mit anderen Worten: wie der Lichtgenuß der Pflanzen mit der Photometrie der Blätter zusammenhängt, habe ich bereits in einer früheren Arbeit dargelegt[1]). Es scheint mir aber zum Verständnis des nachfolgenden zweckmäßig, eines der dort mitgeteilten Hauptresultate hier in Kürze wiederzugeben. Das gesamte Tageslicht hat selbstverständlich in jedem Augenblicke eine ganz bestimmte Intensität; aber die Lichtstärke, welche dem einzelnen Blatte zukommt, hängt von der Lage derselben zum Lichteinfall ab. Dies gilt für beide Komponenten des Tageslichtes, sowohl für das nach unendlich vielen Richtungen strahlende diffuse Tageslicht, als für das direkte Sonnenlicht. Selbst beim Konstantbleiben des gesamten Tageslichtes hängt die jeweilige Stärke des auf das Blatt fallenden Lichtes von der Lage des Blattes zum Horizont ab. Ebenso einleuchtend wie dies ist die Tatsache, daß die Intensität des auf das Blatt fallenden Sonnenlichtes abhängig sein muß von der Lage des Blattes zur Richtung der Sonnenstrahlen, und daß die Intensität des auf das Blatt fallenden Sonnenlichtes schwanken wird vom Maximum, welches bei senkrechtem Lichteinfall eintreten wird, bis zum Werte = 0, welcher sich bei parallelem Strahleneinfall ergeben wird. Hieraus ergibt sich die Bedeutnng der Blattlage für die Nutzbarmachung des Lichtes.

2.

Der Grundbegriff des Lichtgenusses in der oben mitgeteilten und jetzt, wie ich glaube, allgemein akzeptierten Fassung würde es zulassen, nicht nur den Lichtgenuß der ganzen Pflanze, sondern auch den eines einzelnen Blattes oder eines Laubsprosses zu bestimmen. Bis jetzt hat sich aber nur die Bestimmung des Lichtgenusses der ganzen

1) Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleich zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1912, Bd. CXXI, Abt. I.

Pflanze bewährt, weil sie uns ein brauchbares Mittel an die Hand gibt, den Lichtbedarf einer bestimmten Pflanze festzustellen, wobei aber, zur Auffindung der Kardinalpunkte: Maximum und Minimum — die Bestimmung des Optimums wurde wegen Komplikation des sicheren Nachweises bisher nur tastend vorgenommen — die Ermittlung des Lichtgenusses bestimmter Blätter erforderlich ist. Aber an sich hat man dem Lichtgenuß des einzelnen Blattes bisher fast keine Aufmerksamkeit zugewendet, und es bietet auch dieses Problem, vornehmlich im Vergleiche zum Lichtgenuß der ganzen Pflanze wenig Interesse dar. Noch weniger Interesse hat es, den Lichtgenuß eines Laubsprosses eines Gewächses zu bestimmen, obgleich auch diese Aufgabe lösbar ist.

Hingegen ist es nach meinem Dafürhalten keine unnütze Sache, an die Frage heranzutreten, wie sich die photometrischen Verhältnisse von Laubsprossen und Laubsproßsystemen gestalten.

Einige naheliegende Tatsachen fordern förmlich zu solchen Studien auf. Betrachtet man einen plagiotropen Sproß der Tanne (Abies pectinata), so sieht man, daß alle Blätter desselben die Tendenz haben, in einer und derselben Ebene zu liegen. Jedes einzelne Blatt eines solchen gewöhnlich genau horizontal gerichteten Sprosses liegt horizontal und steht senkrecht zum stärksten diffusen Lichte, welches bei horizontaler Lage des Blattes das Zenitlicht ist. In diesem Falle befinden sich alle Blätter des Sprosses in horizontaler Lage und man kann hier vom ganzen Sproß sagen, er sei photometrisch, ja sogar er sei euphotometrisch. Wie ich weiter unten genauer auseinandersetzen werde, kommen solche euphotometrische Sprosse mit ganz einheitlichem Charakter häufig bei Laubbäumen vor, und in allen diesen Fällen handelte es sich um jenen stationären Zustand, den ich mit dem heute wohl schon allgemein eingebürgerten Namen „fixe Lichtlage“ bezeichnet habe.

Was die Frage der variablen Lichtlage betrifft, so handelt es sich da um ein wichtiges biologisches Verhältnis des Laubblattes, welches oben kurz charakterisiert wurde. Von einer variablen Lichtlage von Sprossen kann aber nicht gut die Rede sein, da die Sprosse in der Zeit, in welcher sie die zur variablen Lichtlage schon geeigneten Blätter tragen, keine Wachstumsbewegungen mehr durchzumachen imstande sind.

So wird es sich also in den nachfolgenden Mitteilungen bloß um die fixe Lichtlage von Laubsprossen und Laubsproßsystemen und um die hierbei stattfindenden photometrischen Verhältnisse handeln.

3.

Indem man an unsere Frage herantritt, muß man sich wohl sofort jener Sprosse erinnern, welche als Flachsprosse (Phyllocladien, Cladodien) ausgebildet, chlorophyllreich sind und die Funktionen der an den betreffenden Pflanzen nicht oder nur sehr mangelhaft ausgebildeten Blättern übernehmen.

Ich habe die Gattungen Colletia, Mühlenbeckia, Phyllanthus und Ruscus in den Kreis meiner Untersuchung einbezogen.

Von der Rhamnacee Colletia untersuchte ich die Spezies cruciata Gill. et Hook. (südamerikanischer Xerophyt). Die Phyllocladien dieser Pflanze sind grün, aber dornig, gekreuzt-gegenständig. Die Pflanze bringt wohl Blätter hervor, dieselben sind aber sehr reduziert, klein und entschieden aphotometrisch, desgleichen die Phyllocladien.

Colletia spinosa Lam., gleichfalls ein tropischer Xerophyt, bringt im Jugendzustande neben den Phyllocladien Laubblätter hervor. Ältere, zumal blütentragende Pflanzen sind gänzlich blattlos. Die Blätter der Jugendformen stehen in den Achseln der Dornsprosse. Im Oberlichte kultiviert stellten sich die Blätter horizontal, was auf die Vermutung führt, daß sie euphotometrisch sind. Da aber unter dem direkten Einfluß der Tropenzone nach bisherigen Beobachtungen niemals euphotometrische Blätter ausgebildet werden, so ist es wahrscheinlicher, daß diese Blätter pseudophotometrisch sind. Dies müßte erst durch spätere Untersuchungen geklärt werden. Für unsere Betrachtung hat der photometrische bzw. pseudophotometrische Charakter dieser Blätter aber doch nur ein ganz untergeordnetes Interesse. Für uns ist rücksichtlich Colletia nur wichtig zu wissen, daß die Phyllocladien der untersuchten Spezies aphotometrisch sind.

Weiteres untersuchte ich in bezug auf den etwaigen photometrischen Charakter die Phyllocladien von Mühlenbeckia platyclada Meissn. (Polygonacee der Salomonsinseln). Die chlorophyllreichen Flachsprosse dieser Pflanze sind stark aufgerichtet und erweisen sich gleichfalls als aphotometrisch. Die spärlich auftretenden Blätter von der im Oberlicht kultivierten Pflanze machen den Eindruck euphotometrischer Organe, aber es bleibt auch hier zu untersuchen übrig, ob dieselben nicht pseudophotometrisch sind.

Auch die von mir untersuchten Phyllocladien von Phyllanthus speciosus Jacq. (subtropischer Xerophyt) erwiesen sich als aphotometrisch.

Eingehende Untersuchungen stellte ich an den Phyllocladien von Ruscus aculeatus an, welche Pflanze ich in den Lorbeerwäldern der

adriatischen Küste (Abbazia, Brioni) in tausenden von Exemplaren vor mir hatte und dieselben auf ihre Lichtverhältnisse in ausgedehntem Maße prüfen konnte.

Daß die grünen Assimilationsorgane von Ruscus Phyllocladien sind, wird wohl fast allgemein zugegeben. Doch ist in neuerer Zeit Velenovský[1]) wieder für die Blattnatur dieser Organe eingetreten. Ich teile deshalb einige Beobachtungen mit, welche für die herrschende Auffassung sprechen, die hauptsächlich dadurch gestützt wird, daß die fraglichen Organe Blüten hervorbringen. Ich ließ Ruscus aculeatus im Dunkeln treiben und fand, daß die etiolierten Phyllocladien sich nicht wie etiolierte Blätter, sondern wie etiolierte Sprosse verhielten. Die Blätter verkümmern im Etiolement gewöhnlich, während die Stengelglieder, welche die Blätter tragen, überverlängert sind. Ich fand nun, daß nicht nur die unangezweifelten Stengel von Ruscus eine Überverlängerung zeigen, sondern auch die Phyllocladien: sie waren im Vergleich zu den normal erwachsenen im Durchschnitt um ein Drittel verlängert und hatten nur etwa ein Viertel der Breite der normalen Phyllocladien. Die zweite Beobachtung, welche ich machte, und die ebenfalls für die Phyllocladiennatur der fraglichen Gebilde spricht, war das Auftreten von je einem kleinen Phyllocladium, an dem den Sproß abschließenden Phyllocladium. Es entsprang etwa in der Mitte des Endphyllocladiums und hatte beiläufig die halbe Länge des letzteren. Diese Sprossung habe ich aber nur sehr selten beobachtet.

Während Colletia, Mühlenbeckia und Phyllanthus Sonnenpflanzen der warmen Erdgebiete sind, ist Ruscus aculeatus eine Schattenpflanze, die also das Licht viel haushälterischer benutzen muß. Und deshalb läßt sich vermuten, daß die die Laubblätter substituierenden Phyllocladien dieser Pflanze photometrisch sind. Die Pflanze gehört dem wärmeren Europa, insbesondere dem Mediterrangebiete an, wo sie im Schutze von südeuropäischen Eichen und anderen mediterranen Laubbäumen vorkommt. In Abbazia, wo ich die Pflanze eingehend im Frühherbst zweier aufeinanderfolgender Jahre untersuchte, tritt sie hauptsächlich im Lorbeerwald auf; ich sah sie dort aber auch noch unter Eichen, Fraxinus Ornus, Ostrya carpinifolia, Cornus sanguinea und Sorbus torminalis.

Gemein hat Ruscus aculeatus mit den früher genannten Phyllocladien tragenden Gewächsen den xerophytischen Charakter, der so-

---

1) Velenovský, Zur Deutung der Phyllocladien der Asparageen. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV und Morphologie, 1907, Bd. II.

wohl in der Lebensweise als im anatomischen Bau zum Ausdruck kommt. Wenn die Pflanze in südlichen Lagen den tiefen Schatten aufsucht, so ist sie doch auch auf ihren mehr nach Norden vorgeschobenen Standorten (am Genfersee, wo sie hauptsächlich im Schatten von Acer monspessulanum auftritt), oder in einigen Gegenden Krains immer noch ein schattenliebendes Gewächs.

Was den Lichtgenuß von Ruscus aculeatus anlangt, so habe ich in der Beobachtungszeit (anfangs September bis anfangs Oktober) zahlreiche Messungen vorgenommen, welche lehrten, daß der relative Lichtgenuß dieser Pflanze zwischen $^1/_3$ und $^1/_{53}$ schwankt. Auf Brioni, wo ich Gelegenheit hatte, die Pflanze reichlich mit Efeu zu vergleichen, konnte ich konstatieren, daß letzterer tiefer in den Waldesschatten eindringt als Ruscus, daß also das Minimum des Lichtgenusses des letzteren höher gelegen sein muß als das des ersteren.

Schon bei mittlerem Lichtgenuß und einseitiger Beleuchtung sind die Sprosse von Ruscus aculeatus heliotropisch und suchen sich eine größere Lichtstärke zu sichern. Aber gegen die untere Grenze des Lichtgenusses treten zwei merkwürdige Erscheinungen auf: nicht nur jedes einzelne seitliche Phyllocladium, mit Ausnahme des den Sproß abschließenden, welches zumeist in vertikaler Stellung verharrt, wird euphotometrisch, sondern der ganze Sproß, welcher dann zweizeilig beblättert erscheint. Jedes dieser seitlichen Phyllocladien steht senkrecht auf dem stärkeren diffusen Lichte des ihm zugewiesenen Lichtareals, es liegen auch — abgesehen von dem terminal gestellten — alle Phyllocladien desselben Sprosses in einer Ebene, so daß wir hier den Fall vor uns haben, daß nicht nur jedes einzelne Phyllocladium, sondern ein ganzes Sproßsystem euphotometrisch geworden ist. Die zweizeilige Anordnung der Phyllocladien, die immer mit Euphotometrie im Zusammenhange steht, ist früher schon beobachtet worden. In seiner noch im Erscheinen begriffenen vortrefflichen „Illustrierten Flora von Mitteleuropa“ beschreibt der Verfasser, G. Hegi, im zweiten Bande, pag. 265, ausführlich Ruscus aculeatus und gibt bezüglich der Phyllocladien an, daß sie zweizeilig angeordnet sind. Dies ist nun nicht allgemein richtig, die Regel ist wohl die schraubige Anordnung dieser Gebilde; nur die im verhältnismäßig schwachen Lichte euphotometrisch gewordenen Sprosse zeigen die zweizeilige Anordnung. Durch die euphotometrische Anordnung seines Laubes im relativ schwachem Lichte macht die Pflanze, wenn ich so sagen darf, die letzte Anstrengung, um sich möglichst viel Licht zu verschaffen. Es scheint aber zur normalen Entwicklung der Pflanze nicht mehr auszureichen,

indem die Blütenbildung unter diesen Verhältnissen schon sehr stark reduziert ist.

Auch unterhalb des Minimums des Lichtgenusses hält sich die Pflanze noch einige Zeit. Durch starke Belaubung der den Mäusedorn überdachenden Bäume kann es geschehen, daß diese Pflanze in Lichtverhältnisse gerät, welche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses gelegen sind. Die Pflanze erhält sich dann nur kümmerlich, erzeugt keine Blüten, reift keine Früchte und zeigt die Erscheinung beginnenden Etiolements. In diesem Zustande habe ich die Pflanze bis zu einer Lichtstärke von $^1/_{100}$—$^1/_{120}$ zu sehen Gelegenheit gehabt: im dichtbelaubten Walde, angelehnt an dicke Stämme, welche der Pflanze einen großen Teil des Lichtes raubten. Solche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses befindliche Individuen sind, wie ich auch rücksichtlich anderer Pflanzen schon früher festgestellt habe, dem Untergange geweiht.

Aber auch über dem Maximum des Lichtgenusses (bei $L = {}^1/_3$—1) habe ich die Pflanze gesehen. Es waren die Individuen, welche unter normalen Lichtverhältnissen aufwuchsen, denen aber durch späteres Abholzen der Waldstelle, auf welcher sie erwuchsen, oder auf eine andere Art mehr Licht zugeführt wurde, als sie vertragen. Solche Pflanzen gehen noch rascher als die zu schwach beleuchteten zugrunde; denn diese haben die Fähigkeit, etwa wie die bekannte Aspidistra elatior in voller Finsternis eine Zeit, ohne normal zu funktionieren, auszuhalten. Aber die zu stark besonnten Ruscus-Pflanzen gehen durch die direkte Wirkung der Sonne nach einiger Zeit zugrunde. Ich habe solche Pflanzen mehrmals gesehen: sie behielten nach dem Absterben ihre Form, waren aber schneeweiß geworden infolge einer vollständigen Ausbleichung der grünen Vegetationsorgane.

4.

Ich komme nun zur Betrachtung der euphotometrischen Laubsprosse. Hierunter verstehe ich jene Sprosse von Laub- und Nadelbäumen, welche sich rücksichtlich ihrer fixen Lichtlage so verhalten wie ein gefiedertes euphotometrisches Blatt. Wie an diesem die einzelnen Fiederblättchen genau den gleichen euphotometrischen Charakter haben, nämlich alle senkrecht auf das stärkste ihnen zufallende diffuse Licht gestellt sind, so treten an einem euphotometrischen Sproß längs der Achse die Laubblätter auf, alle in gleicher fixer Lichtlage. Hier stimmt also die fixe Lichtlage der ganzen Sprosse mit der fixen Lichtlage der einzelnen Blätter überein. In diesem Paragraphen fasse ich nur die Laubbäume ins Auge.

Euphotometrische Sprosse finden sich bei der Linde, Buche und überhaupt bei allen jenen Laubbäumen, bei welchen die Laubblätter lateral nach $^1/_2$ gestellt sind und die infolgedessen eine amphitrophe Verzweigung [1]) aufweisen, bei welchen die Seitenzweige an beiden Flanken der Muttersprosse stehen und die Tendenz haben, in einer Ebene zu liegen, wenn auch eine mehrfache Verzweigung eintritt, nämlich Nebenachsen der zweiten, dritten . . . Ordnung gebildet werden.

Diese euphotometrischen Sprosse und euphotometrischen Sproßsysteme treten sehr häufig in Verbindung mit horizontalem Wuchse auf, indem die tragenden Achsen im Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus die horizontale Lage einnehmen [2]).

Man begreift den Vorteil, den die horizontale Ausbreitung der Achsen den Pflanzen bietet: die euphotometrischen Blätter der ganzen Sprosse kommen gleichfalls in die horizontale Lage, denn das ganze — theoretisch genommen — in einer einzigen horizontalen Fläche gelegene Laub steht ja senkrecht auf dem stärksten diffusen Lichte des ganzen Himmels, auf dem Zenithlicht, und damit ist die größtmöglichste Ausnutzung des diffusen Tageslichtes seitens der Pflanze erreicht.

Es kann ein Sproß bei jeder beliebigen Lage zum Horizont, eine entsprechende Beleuchtung und genügende photometrische Empfindlichkeit vorausgesetzt, sich euphotometrisch ausbilden, wie dies an vielen Sträuchern (Philadelphus coronarius, Symphoricarpus racemosa, Diervilla (Weigelia) rosea, Deutzia scabra usw.) zu beobachten ist. Aber einer aufmerksamen Beobachtung kann es nicht entgehen, daß bei all diesen Sträuchern die Sprosse, namentlich bei einseitiger Beleuchtung durch Vorderlicht, sich möglichst genau horizontal zu stellen suchen, wodurch wieder die möglichste Ausnutzung des diffusen Lichtes bewirkt wird. Bei allen diesen Sträuchern kommt die horizontale Lage der euphotometrischen Sprosse durch das Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus zustande. Es ist nur die Frage, warum an demselben Strauch sich einzelne Sprosse vertikal oder in verschiedenem Grade geneigt gegen den Horizont stellen. Diese Erscheinung erklärt sich durch die von mir schon früher beschriebene „variable Epinastie“ [3]), nämlich durch den Wechsel des Grades der Epinastie je nach der Wachstumsstärke. Bei mittlerer Wachstumsstärke stellt sich

---

1) Wiesner, Anisomorphie. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1892, Bd. CI.

2) Wiesner, Ebenda 1902, Bd. CXI.

3) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892, Bd. X, pag. 321 ff.

ein Gleichgewichtszustand von Epinastie und negativem Geotropismus ein, welcher zur horizontalen Lage der Sprosse führt. Mit zunehmender Wachstumsstärke richten sich die Zweige wegen abnehmender Epinastie auf. Und auch mit abnehmender Wachstumsstärke ändert sich der Grad der Epinastie; eine Sache, die bei diesen Sträuchern im Einzelnen noch genauer zu studieren wäre. Die Tendenz dieser Sträucher, ihre Sprosse euphotometrisch auszubilden und sich durch Horizontalstellung die größte Stärke des Himmelslichtes zu sichern, ist überhaupt ein höchst interessanter Gegenstand, der eine weitere eingehende Untersuchung wert wäre. Ich will nur noch eine Bemerkung über diese Phänomen hier anführen. Die bei einseitiger Beleuchtung im Vorderlichte sich horizontal weiter entwickelnden euphotometrischen Sprosse der gesamten Sträucher werden offenbar heliotropisch nach vorn dirigiert, und zwar durch das Vorderlicht, welches viel schwächer ist als das Oberlicht, welches die Blätter dirigiert. Die horizontal gerichteten euphotometrischen Sprosse werden also gleichzeitig durch Vorder- und Oberlicht beeinflußt, ein merkwürdiger Fall funktioneller Korrelation, den ich schon vor vielen Jahren an Keimlingen der Tanne zu konstatieren Gelegenheit hatte, wo die Blätter in der Ausbreitungsebene (sog. Kantenheliotropismus nach K. Linsbauer zeigend) nach dem Vorderlichte, die Blattflächen nach dem Oberlichte sich richten[1]). So wie die Kotylen der Tanne unter dem Einfluß des Zenithlichtes sich horizontal stellen und in diese Horizontalebene die heliotropische Sichelkrümmung der Kotyledonen erfolgt; so bewegt sich ein horizontal wachsender euphotometrischer Sproß in einer Horizontalebene dem Vorderlichte, bzw. dem stärksten Vorderlichte zu.

Der horizontalen Lage der Sprosse kommt wegen stärkster Ausnutzung des Tageslichtes eine hohe biologische Bedeutung zu, welche, wie wir gesehen haben, sowohl für Sträucher als für Bäume gilt.

Mit bezug auf die Vorteile, welche die horizontale Sproßentfaltung dem Baume bietet, möchte ich noch folgende Bemerkung hier einschalten. Das Blatt kann unter dem Einflusse des Oberlichtes auch an vertikalen Sprossen die horizontale Lage einnehmen und wird daraus denselben Vorteil ziehen, wie wenn es an einem horizontalen Stengel stehen würde. Aber die Ausbreitung der Baumkrone wäre bei vertikalem Wuchs der Sprosse sehr eingeschränkt. Gerade die horizontale Ausbreitung der Äste bewirkt die möglichste Ausbreitung der Krone

1) Heliotropische Erscheinungen, 1880, Bd. II, pag. 48. Daselbst auch eine Abbildung der gleichzeitig auf Ober- und Vorderlicht reagierenden Kotyledonen der Tannenkeimlinge.

und die zweckmäßigste „Lichtraumnutzung“[1]). Wie gering ist beispielsweise die Lichtraumnutzung bei der Pyramidenpappel, deren Äste die Tendenz zum vertikalen Aufstreben haben und die zudem mehr auf das relativ schwache Vorderlicht als auf das Oberlicht angewiesen sind.

5.

Nicht nur Laubbäume, sondern auch Nadelhölzer haben die Fähigkeit zur Ausbildung horizontal liegender euphotometrischer Sprosse und Sproßsysteme, insbesondere die tannenwüchsigen Koniferen und in vollendetster Weise die Tanne (Abies pectinata). Es entsteht aber die Frage, ob die uns so auffallend als euphotometrische Sprosse entgegentretenden Zweige der Tanne nicht den pseudophotometrischen Charakter besitzen, d. h. daß die behufs Ausnützung des Lichtes so zweckmäßige Anordnung der Nadeln an solchen Zweigen gar nicht durch die Richtkraft des Lichtes bedingt werde. Zu dieser Vermutung wird man durch die Tatsache geleitet, daß die „Scheitelung“ der Tannennadeln sich auch einstellt, wenn man die Sprosse von der Knospe an in voller Finsternis sich entwickeln läßt. Wie ich mich durch Versuche überzeugte, tritt unter diesen Verhältnissen, insbesondere an der Unterseite, die Scheitelung der Nadeln immer ein, wenn auch nicht so vollständig wie dies an Lichtsprossen zu bemerken ist. Schon Frank[2]) hat die bei Lichtausschluß sich einstellende Scheitelung der Nadeln an den Tannensprossen gesehen und hat diese Erscheinung auf die Wirkung der Schwerkraft zurückgeführt. Diese Auffassung kann aber nicht



Fig. 1. Im Dunkeln erzogene, noch ganz junge Sprosse der Tanne, welche bereits die beginnende Scheitelung der Nadeln zeigen. Der im Bilde sichtbare Topfrand erklärt die Richtung der photographischen Aufnahme: Man sieht die Pflanze so, wie sie von oben betrachtet erscheint.

1) Wiesner, Lichtgenuß, 1907, pag. 7 und 89 ff.

2) Die natürliche Richtung der Pflanzenteile, Leipzig 1870, Lehrbuch 1892, pag. 916. Leipzig 1870.

richtig sein, weil sie bei jeder Zweigrichtung immer in gleicher Weise vor sich geht, nämlich die Richtung der Nadeln keine Beziehung zur Vertikalen hat, sondern stets nur zur Lage der Sproßachse, wobei die einzelnen Blätter die verschiedensten Lagen zum Horizont annehmen können. Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß man es hier, der Hauptsache nach, mit einer spontanen

Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 2. Im Dunkeln erzogene junge Sprosse von Abies Nordmanniana. Die Scheitelung erfolgt an der oberen und unteren Sproßseite. Im Bilde, welches die Pflanze in horizontaler Projektion wiedergibt, ist nur die Oberseite der jungen Sprosse zu sehen. Die Scheitelung erfolgte durch Plagionastie der Nadeln. Ansicht von oben (s. die Texterklärung bei Fig. 1).

Fig. 3. Horizontal erwachsener Sproß von der Buche. Schon die aus der Knospe tretenden, noch aphotometrischen Blätter sind infolge von Plagionastie nach oben gewendet. Ihrer Anlage und ersten Entwicklung entsprechend müßten sie ohne plagionastische Bewegung im Profil zu sehen sein.

Nutationsform zu tun hat, welche sich von der gewöhnlichen Epinastie der Blätter bloß durch die Richtung der Bewegung unterscheidet. Nach meinen Untersuchungen, die ich hier nur berühren kann, über

welche ich später ausführlich berichten werde, hat man es hier mit einer dem plagiotropen Sprosse eigentümlichen Nastie (Autonastie) der Blätter zu tun, welche ich als Plagionastie bezeichne. Bisher kannte man nur Formen von Orthonastien, das sind (autonome) Nastien mit einer, gewöhnlich vertikalen aber immer stationären Symmetrieebene (Epinastie und Hyponastie der Blätter), während aber die Plagionastie dadurch ausgezeichnet ist, daß sich während des Wachstums die Symmetrieebene der sich bewegenden Blätter fortwährend ändert[1]).

Die Scheitelung der Koniferennadeln beruht also nicht, wie Frank meinte, auf Geotropismus, sondern auf Plagionastie, welche allerdings mit Geotropismus kombiniert sein kann.

Die Plagionastie, welche bei den Tannennadeln so klar ausgesprochen ist, beherrscht auch die Blätter plagiotroper Laubsprosse. An horizontalen Buchensprossen sind die Spreiten der eben aus der Knospe kommenden Blätter schon nach oben gewendet, wenn auch noch nicht wie das im Oberlicht herangewachsene Blatt horizontal gestellt (Fig. 3). Man sieht hier deutlich, daß die spätere photometrische Lage durch Plagionastie vorbereitet wird. Ich habe schon in einer früher veröffentlichten Arbeit[2]) den Nachweis geführt, daß die fixe Lichtlage des Blattes sich erst spät, aber selbstverständlich noch vor Beendigung des Wachstums des Blattes einstellt und durch Epinastie vorbereitet wird, indem das anfänglich hyponastische Blatt sich durch Epinastie so wendet, daß seine Oberseite dem Lichte zugekehrt ist.

Die fixe Lichtlage der Blätter tritt also spät ein und wird stets durch eine Autonastie (Epinastie oder durch Plagionastie) vorbereitet.

Dies gilt auch für die Tanne, welche durch die im Dunkeln sich vollziehende Scheitelung der Nadeln gar keine Ausnahmestellung einnimmt, sondern so wie die Buche und alle anderen mit photometrischen Blättern versehenen Pflanzen sich verhält. Auch bei der Tanne erfolgt die fixe Lichtlage spät und wird an allen plagiotropen Sprossen durch Plagionastie vorbereitet.

---

1) Die Kürze, mit welcher ich oben die Plagionastie charakterisierte, könnte zu der Meinung führen, daß an plagiotropen Sprossen keine Orthonastien auftreten können. Diese Auffassung wäre nicht richtig, denn es können die in der Symmetrieebene des Sprosses gelegenen oberen und unteren Blätter auch orthonastisch sein.

2) Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1911, Bd. CXX.

Man muß deshalb auch die Tanne in jene Kategorie von Gewächsen stellen, welche euphotometrische Sprosse und Sproßsysteme bilden. Ja die Tanne stellt den vollendetsten Typus solcher Gewächse dar, der höchst augenfällig ist, weshalb ich in obiger Darstellung (2) von diesem Falle ausging.

6.

Man wird wohl jeden Sproß, welcher photometrische Blätter trägt, als photometrischen und jeden Sproß der nur aphotometrische Blätter trägt, als aphotometrischen Sproß bezeichnen dürfen.

Der euphotometrische Sproß wurde oben bereits genau charakterisiert und ausführlich erörtert. Was den panphotometrischen Sproß anlangt, so wird man denselben sehr häufig ausgebildet finden, z. B. bei der Eibe (Taxus baccata), wo die der starken Wirkung der Sonne ausgesetzten Sprosse durchwegs panphotometrisch sind, während die Schattensprosse sich durchwegs als euphotometrisch zu erkennen geben[1]).

Damit ist schon gesagt, daß an einem und demselben Holzgewächse sowohl euphotometrische als panphotometrische Sprosse auftreten können; dies ist sogar häufig der Fall, indem an sehr vielen Holzgewächsen die peripheren Sprosse panphotometrische, die inneren euphotometrische Blätter tragen[2]). Die Tanne ist ein Beispiel für einen unter normalen Verhältnissen aus euphotometrischen Sprossen zusammengesetzten Baum. Wenigstens gilt dies für die plagiotropen Sprosse, welche, abgesehen von dem orthotropen Hauptsproß, den Baum aufbauen. Die Blätter des Hauptsprosses sind nicht euphotometrisch, sondern neigen mehr oder weniger stark zu panphotometrischer Ausbildung.

Gewächse von durchaus panphotometrischem Charakter der Sprosse kommen gewiß vor, sind aber bisher nicht ermittelt worden, da sie wohl eine Seltenheit bilden. In meiner oben genannten Schrift („Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter . . .“) habe ich nur einen einzigen, aber auch nur mit einer gewissen Einschränkung hierher gehörigen Fall angeführt, nämlich Olea europaea, bezüglich welcher ich zeigte,

---

1) Panphotometrische und euphotometrische Sprosse der Eibe sind abgebildet in meiner Schrift: Bemerkungen über den Zusammenhang von Blattgestalt und Lichtgenuß. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1908, Bd. CXVII, pag. 1270.

2) S. hierüber Wiesner, Weitere Studien usw., wo für einzelne Gewächse der Lichtgenuß in Zahlen ausgedrückt ist, bei welchem das panphotometrische Blatt in das euphotometrische übergeht.

daß der sog. kritische Punkt des Lichtgenusses (nämlich jener Wert, bei welchem der Umschlag des panphotometrischen Blattes in das euphotometrische eintritt) in der Nähe des Minimums des Lichtgenusses gelegen ist, „oder faktisch gar nicht erreicht wird[1]). In diesem letzteren Falle besteht der Baum faktisch nur aus panphotometrischen Sprossen.

7.

Es scheint schon von vornherein einleuchtend, daß anisophylle Laubsprosse, die fast durchweg photometrisch sind, den euphotometrischen Zustand nicht erreichen können. Denn an jedem anisophyllen Sproß kann man obere und untere (bzw. äußere und innere), endlich seitliche Blätter unterscheiden, welche in der dekussierten Insertion verharren, mithin nicht in Eine Schicht gelegt erscheinen, während es zum Charakter des euphotometrischen Sprosses gehört, daß alle seine Blätter, wie die Fiederblättchen eines gefiederten Blattes in einer Schicht gelegen sind.

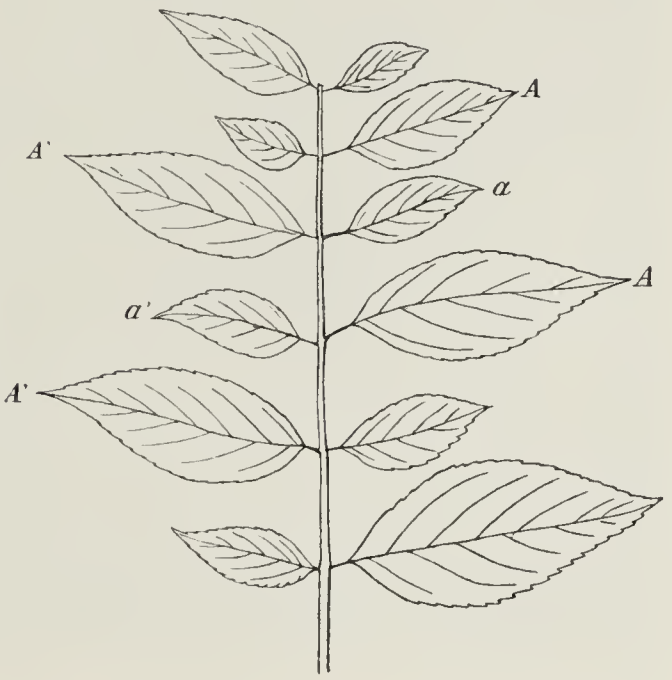


Fig. 4. Schema der (lateralen) Anisophyllie von Strobilanthes scaber nach Erreichung der fixen Lichtlage des Sprosses; also Umbildung eines anfänglich die dekussierte Blattanordnung zeigenden Sprosses in einen eben ausgebreiteten euphotometrischen Sproß. *a* kleines Blatt zwischen zwei großen Blättern *A*, *A*. *a'* kleines Blatt zwischen zwei großen Blättern *A'*, *A'*.

Es trifft dies auch faktisch in der Regel zu, wie man namentlich an großblätterigen anisophyllen Bäumen (Negundo fraxinellifolium, Aesculus hippocastanum, Paulownia imperialis usw. leicht erkennen kann. Aber bei manchen Acer-Arten mit kleinen oder mittelgroßen Blättern und kurzen Internodien, selbst bei unseren gewöhnlichen Ahornen, sieht man nicht selten eine gewisse Annäherung an die euphotometrische Sproßbildung, welche sogar einen geringen Grad von Schichtkronigkeit zur Folge hat.

Die ungemeine Mannigfaltigkeit der Natur zeigt sich auch hier. Ich kann einen Fall von Anisophyllie anführen, welcher mit der Ausbildung von auf das vollkommenste ausgeprägten euphotometrischen Sprossen verknüpft ist. Ich habe diesen Fall vor Jahren schon beschrieben, aber verstand ihn damals noch nicht in jenen Zusammenhang zu bringen, welcher hier

1) l. c. pag. 166.

betont wird. Es handelt sich um Strobilanthes scaber Nees, welche Pflanze ich in Buitenzorg auf Java zu beobachten Gelegenheit hatte[1]). Die Blätter sind dekussiert angeordnet, die einzelnen Blattpaare ausgesprochen anisophyll. Später erfolgt eine Drehung der Stengelglieder und der Blätter in der Art, daß das ganze Laub in einer Fläche sich ausbreitet. Infolge der Anisophyllie bildet nunmehr das Laub des Sprosses jenes „Mosaik", welches A. v. Kerner zuerst an Efeu und anderen Pflanzen beschrieb, dessen Zustandekommen bei Strobilanthes scaber nunmehr klar geworden ist: durch Drehung der Internodien und der Blätter des anisophyllen Sprosses kommt zwischen je zwei großen Blättern, den Raum nahezu erfüllend, stets ein kleines Blatt zu liegen (s. Fig. 4). Soweit hatte ich damals die Sache erfaßt, nunmehr ist es mir klar geworden, daß hier ein Fall vorliegt, in welchem ein anisophyller Sproß auf der Höhe seiner Entwicklung den Charakter eines euphotometrischen Sprosses annimmt. Unter anderem ein Beweis, daß der euphotometrische Charakter eines Blattes erst in späten Entwicklungsstadien sich ausbildet, worauf bereits oben die Aufmerksamkeit gelenkt wurde. Denn daß der im Lichte in eine Ebene sich ausbreitende Laubsproß damit die fixe Lichtlage erreicht, kann wohl keinem Zweifel unterliegen; ich habe diese Tatsache bereits in der zuletzt genannten Abhandlung festgestellt. Ich habe durch Anisophyllie bedingte euphotometrische Sprosse auch noch an Cytharexylon quadrangulata Jacq. (Verbenacee) und in schwacher Ausbildung auch beim Cornus sanguinea beobachtet. Figdor fand sie später auch bei Rhamnus anisophyllus Oliv. und bildete den Fall auch ab[2]).

8.

Zuletzt habe ich noch eines merkwürdigen Falles zu gedenken, den ich an Tsuga canadensis Carr. beobachtete. Er besteht darin, daß bestimmte Blätter eines euphotometrischen Sprosses aphotometrisch ausgebildet sind. An den Sprossen dieser Konifere tritt Anisophyllie auf[3]). Die in der Nähe der obersten Kante der plagiotropen Sprosse entspringenden Nadeln sind auffallend kleiner als alle

---

1) Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg. V. Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 1894, Bd. CIII, pag. 639 ff. Dazu Tafel IV.

2) Figdor, Die Erscheinung der Anisophyllie, pag. 27 ff., Tafel VII, Fig. 3. Leipzig und Wien 1909.

3) S. hierüber Figdor, l. c. pag. 43 und 117. Daselbst auch der Hinweis, daß bereits Frank die Anisophyllie von Tsuga canadensis im Jahre 1868 beobachtet hat, die Pflanze aber als Pinus canadensis anführt. Auch Kny (1882) kannte die Anisophyllie dieser Konifere.

übrigen. Es ist nun sehr merkwürdig, daß diese kleinen Blättchen der Achse angedrückt bleiben, ihre ursprüngliche Richtung nicht verlassen haben, mithin keiner nachträglichen Epinastie unterlegen sind. Sie sehen mit ihrer weißlichen Unterseite nach oben, sind also zweifellos aphotometrisch, während die übrigen bei gleicher Lage des Sprosses normalen, also grün aussehenden Blätter euphotometrisch sind. Diese am ausgebildeten Sprosse umgekehrt orientierten Blätter sind nicht nur aphotometrisch, sondern auch, wenigstens in Rücksicht auf Assimilation, so gut wie funktionslos. Ich habe bemerkt, daß diese Blätter im Durchschnitte früher als die normalen Blätter abgeworfen werden, was mit ihrem Charakter als funktionslose Organe im ursächlichen Zusammenhange steht. Manchmal erhalten sie sich aber doch noch, und stehen, allerdings schon abgestorben, noch im nächsten Jahr am Sprosse.



Fig. 5. Horizontal ausgebreitetes Sproßsystem von Tsuga canadensis. Jeder einzelne Sproß ist im wesentlichen euphotometrisch ausgebildet. Nur die an der obersten Kante desselben stehenden Blätter (sie sehen mit ihren weißen Unterseiten nach oben) sind aphotometrisch.

Es scheint mir bemerkenswert, daß auch die aphotometrischen Blätter von Tsuga canadensis nicht der Epinastie unterliegen, was ich an allen typisch aphotometrischen Blättern (nämlich solchen, welche sich nicht pseudophotometrisch ausgebildet haben) beobachtet habe, z. B. an Sedum album, Pinus sp., Thuya sp., Grasblätter usw. Da, wie wir gesehen haben, die Epinastie (bzw. die Plagionastie) die Photometrie und damit die fixe Lichtlage der Blätter vorbereitet, so wird das Fehlen der Epinastie bei typisch aphotometrischen Blättern verständlich.

Herr Privatdozent Dr. O. Richter, Adjunkt am k. k. pflanzenphysiologischen Institut der Wiener Universität, hatte die Güte, die photographischen Aufnahmen zu den Textfig. 1—3 und 5 dieser Abhandlung auszuführen, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche.

Ende August 1912.

Fig. VII. P. Cembra. Bündelvermehrung im Innenkreis auf Kosten der Zahl der Bündel im Außenkreis bei Kurztrieben mit Nadelverwachsungen.

Fig. VIII, *1*. P. Cembra. 3 Bündelkreise; der mittlere Kreis und zwei Bündel des inneren Kreises verkümmern. — Fig. VIII, *2*. Innenkreis dieses Kurztriebes: Vergrößerung zweier Leitbündel. — Fig. VIII, *3*. Teilung (hier unvollständig) derselben. — Fig. VIII, *4*. Doppelnadel dieses Kurztriebes in der Mitte. — Fig. VIII, *5*. Doppelnadel dieses Kurztriebes an der Spitze.

Fig. IX. P. Cembra. Lockere Verwachsung dreier Nadeln eines Kurztriebes.

Fig. X. P. Cembra. Kombination zwischen lockerer und innigerer Verwachsung bei einer dreiwertigen Nadel.

Fig. XI. P. silvestris. Fünfnadeliger Kurztrieb. *s* Stammkreis; *a* abgeleiteter (Innen-)Kreis.

Fig. XII. P. silvestris. Bündelbildung bei mehrnadeligen Kurztrieben.

Fig. XIII, *1* u. *2*. P. Laricio. Viernadeliger Kurztrieb (zwei Stammkreise).

Fig. XIV. P. edulis. Einnadeliger Kurztrieb mit zwei Nadelrudimenten.

Fig. XV. Junger Pinuskurztrieb (Ls.).

Fig. XVI. P. Cembra. Fünfnadeliger Kurztrieb. Nadeln und Niederblätter in ihrer gegenseitigen Lage. Niederblätter in $^2/_5$-Stellung.

Fig. XVII. P. Cembra. Junger zehnnadeliger Kurztrieb, die Alternanz von Nadeln und Niederblattorthostichen bei sekundärer Nadelvermehrung zeigend.

Fig. XVIII, *1—4*. P. Cembra. Metamorphose des Niederblattes der Niederblattscheide des Kurztriebes zur Nadel.

Fig. XIX, *1—5*. P. Strobus. Metamorphose der Knospenschuppe der Scheidenknospe des Kurztriebes.

Fig. XX. P. Strobus. Ergrüntes Niederblatt der Niederblattscheide.

Fig. XXI. P. Strobus. Ein solches, das einer normalen Nadel sehr ähnlich geworden ist.

Fig. XXII. P. Strobus. Zwei verwachsene ergrünte Niederblätter.

Druckfehlerberichtigung.

In der Abhandlung von J. v. Wiesner muß es auf pag. 131, Zeile 21 von unten, heißen: Tropensonne, nicht Tropenzone.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 105

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

Artikel/Article: Über die Photometrie von Laubsprossen und Laubsproßsystemen 127-143