Werk

Titel: Die Atemwege der höheren Pflanzen

Autor: Neger, F. W.

Ort: Berlin

Jahr: 1915

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0003|log238

Kontakt/Contact

Digizeitschriften e.V.
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

info@digizeitschriften.de

des Moleküls mit seinem (äquivalenten) magnetischen Moment ($\mathfrak{M}$) gemäß der Formel

$$\mathfrak{m} = -\frac{2\mu}{\varepsilon}\mathfrak{M} = -1{,}13 \,.\, 10^{-7}\,\mathfrak{M} \quad . \; . \; . \; (1$$

zusammenhängt. In dieser Formel bedeutet μ die Masse, ε die (elektromagnetisch gemessene) Ladung des Elektrons. Das negative Zeichen dieser Gleichung drückt aus, daß die Vektoren $\mathfrak{m}$ und $\mathfrak{M}$ entgegengesetzt gerichtet sind. Das Wichtige und Unerwartete an Formel (1) ist, daß in die Beziehung zwischen Impulsmoment und magnetischem Moment weder die Geschwindigkeit der Elektronenbewegung, noch die Gestalt und Größe der Bahnkurve eingeht, sondern nur das aus Versuchen mit Kathodenstrahlen mit erheblicher Genauigkeit bekannte Verhältnis $\frac{\varepsilon}{\mu}$ für Elektronen. Gleichung (1) bleibt auch gültig, wenn das Molekül mehrere kreisende Elektronen besitzt.

Nach *Ampères* Theorie in ihrer elektronentheoretischen Fassung besitzt also ein Molekül von bekanntem magnetischem Moment ein genau bekanntes mechanisches Impulsmoment. Es ist auch leicht einzusehen, daß Formel (1) auch für einen aus beliebig vielen Molekülen bestehenden Körper gilt; es bedeutet dann $\mathfrak{M}$ das magnetische Moment des ganzen Körpers, $\mathfrak{m}$ das Impulsmoment aller kreisenden Elektronen zusammengenommen („inneres Impulsmoment").

Nach dem bekannten Momentensatze der Dynamik bleibt die Summe der Impulsmomente eines Systems konstant, solange keine äußeren Drehmomente auf dasselbe wirken[1]). Ändert sich also die Magnetisierung eines Körpers und mit ihr nach dem obigen Satze das mit seiner Magnetisierung gegebene innere Impulsmoment, so muß ein Impulsmoment anderer Art auftreten, welches jene Änderung gerade kompensiert. Jenes Impulsmoment anderer Art wird aber kein anderes sein, als ein gewöhnliches mechanisches Impulsmoment, m. a. W. der Körper wird bei Änderung seiner Magnetisierung in Drehung versetzt werden. Am einfachsten läßt sich diese von der Theorie geforderte mechanische Wirkung der Magnetisierungsänderung so ausdrücken: Eine Magnetisierungsänderung ist mechanisch einem äußeren Drehmomente $\mathfrak{D}$ äquivalent von der Größe

$$\mathfrak{D} = -\frac{d\,\mathfrak{m}}{d\,t} = 1{,}13 \,.\, 10^{-7}\,\frac{d\,\mathfrak{M}}{d\,t} \quad . \; . \; . \; . \; (2$$

Die prinzipiell einfachste Methode zur Prüfung der Formel (2) wäre die folgende: Man hängt das Eisenstäbchen S vertikal an einem dünnen Faden koaxial in dem etwa derart stromdurchflossenen Solenoid auf, daß oben der Nordpol entsteht. Kommutiert man den Strom, so muß das Stäbchen in Drehung geraten (von oben gesehen im Sinne des Uhrzeigers); die Winkelgeschwindigkeit ω dieser Drehung ist gemäß (2) durch die Formel gegeben

$$\omega J = 2 \,.\, 1{,}13 \,.\, 10^{-7} \,.\, \mathfrak{M}\,, \quad . \; . \; . \; . \; . \; (3$$

wobei J das Trägheitsmoment des Stäbchens bezüglich seiner Drehachse, $\mathfrak{M}$ das magnetische Moment des Stäbchens vor bzw. nach der Kommutierung des Stromes bedeutet.

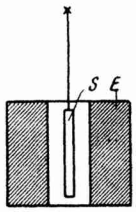

Fig. 1.

Das entstehende Impulsmoment (ωJ) der mechanischen Drehbewegung des Magnets ist nämlich nach (2) gleich der mit der Konstante $1{,}13 \times 10^{-7}$ multiplizierten *Änderung* der Magnetisierung. Der Faktor 2 in (3) rührt daher, daß bei der *Ummagnetisierung* die *Änderung* der Magnetisierung gleich ist der doppelten *Magnetisierung*.

In dieser einfachen Weise läßt sich der Versuch nicht leicht mit Erfolg durchführen, insbesondere weil infolge mangelnder Symmetrie das Stäbchen und seiner Aufhängung beim Kommutieren des Stromes in eine seitliche Zitterbewegung gerät, welche sich zum Teil in Drehbewegungen umsetzt, welche die zu untersuchende Drehbewegung verschleiert. Indem wir jedoch das Stäbchen an einem ziemlich steifen Glasfaden befestigten, der dem Stäbchen eine Eigenfrequenz seiner Drehschwingungen verlieh, welche mit der Frequenz eines in die Spule E gesandten Wechselstromes übereinstimmte, gelang es uns, der experimentellen Schwierigkeiten Herr zu werden. Mit Benutzung des angedeuteten Resonanz-Verfahrens gelang es, die Existenz des in Gleichung (2) angegebenen Drehmomentes qualitativ und quantitativ (letzteres mit etwa 10 % Unsicherheit) zu erweisen. Genauere Angaben über die Versuche findet man in einer Arbeit, welche etwa gleichzeitig mit dieser Notiz in den Berichten der Deutschen Phys. Ges. erscheint.

oder, da durch einen Punkt der Kreisbahn pro Sekunde im ganzen die Elektrizitätsmenge εn hindurchgeht und $r^2\pi$ die Stromfläche ist, durch den Ausdruck

$$\varepsilon \pi r^2 n.$$

Impulsmoment und magnetisches Moment fallen beide der Richtung nach in die Normale der Bahnebene und sind wegen des negativen Vorzeichens der Elektron-Ladung entgegengesetzt gerichtet. Mit Rücksicht hierauf folgt aus beiden angegebenen Ausdrücken die Formel (1).

[1]) Es ist dies ein bekannter Satz der Dynamik, nach welchem ein von außen nicht beeinflußtes System sich nicht selbst in Drehung versetzen bzw. eine einmal vorhandene Drehbewegung nicht verlieren kann, wohl aber können während der Bewegung Teile eines Systems (z. B. die Elektronen) ihre kreisende Bewegung auf andere Teile des Systems (z. B. das als starr gedachte System der ponderabeln Atome des Magneten) übertragen. Eine derartige Übertragung ist die Ursache der von uns studierten Erscheinung.

Die Atemwege der höheren Pflanzen.

Von Prof. Dr. F. W. Neger, Tharandt.

Unter Atmen im weitesten Sinne verstehen wir jede Art von Gasaustausch lebender Wesen.

Sowie wir aber Tier und Pflanze in Vergleich zueinander setzen, müssen wir den Begriff Atmen schärfer fassen. Der tierische Körper nimmt Sauerstoff auf und gibt — als Verbrennungsprodukt von Kohlehydraten — Kohlensäure ab, die grünen Pflanzen tun das gleiche, wenn auch quantitativ in geringerem Maße, daneben nehmen sie auch Kohlensäure auf, spalten — unter Mitwirkung des (roten) Lichtes — diese, behalten den Kohlenstoff zurück und geben den Sauerstoff wieder ab. Atmung im engeren Sinn ist nur der beiden Gruppen von Organismen — Tier und Pflanze — gemeinsame Vorgang, während die Umkehrung desselben — Kohlensäureaufnahme und Sauerstoffabgabe — bekanntlich als Assimilation bezeichnet wird. Gleichzeitig mit der Abgabe von Gasen entfernt sich auch Wasserdampf aus dem Körper der Lebewesen. Auch bezüglich der Bedeutung *dieses* Vorgangs besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen.

Während die Abgabe von Wasserdampf aus dem tierischen Organismus (auf dem Weg über das Atmungsorgan) physiologisch soviel wie bedeutungslos ist, spielt sie bei den Pflanzen eine recht wichtige Rolle, und zwar bald im positiven, bald im negativen Sinn; positiv, wenn durch die Abgabe des Wasserdampfes der aufsteigende Saftstrom im Gang erhalten werden soll, negativ, wenn die Pflanze dabei Gefahr läuft, mehr Wasser abzugeben als sie entbehren kann.

Hiermit ergibt sich die Forderung, daß die Atemwege der Pflanzen einer Reihe von Aufgaben gerecht werden müssen.

Die Atemorgane der Blätter und jungen Achsen grüner Landpflanzen sind bekanntlich die Spaltöffnungen, die der älteren Achsenteile sind die Lentizellen.

Auf die anatomische Beschreibung dieser Organe darf hier wohl verzichtet werden, in der Voraussetzung, daß ihr Bau einigermaßen bekannt ist.

Dagegen soll ausgeführt werden, was wir — namentlich auf Grund neuerer Untersuchungen — über ihre Leistungsfähigkeit wissen, sowie darüber, wie sie der Forderung kräftigen Gasaustausches bei beschränkter Wasserabgabe gerecht werden.

I. Methodisches.

Die mikroskopische Untersuchung gibt uns über das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen nur einen sehr unvollkommenen Aufschluß[1]). Wir müssen uns daher nach anderen Methoden umsehen.

Ein sinnreicher Apparat, der zeigt, ob die Spaltöffnungen einer Pflanze geschlossen oder offen sind, ist von den Engländern *F. Darwin* und *D. F. M. Pertz*[1]) erdacht und als Porometer bezeichnet worden. Derselbe (Fig. 1) besteht aus einem T-förmigen Glasrohr, das mit seinem vertikalen Ende in Wasser taucht, während die beiden horizontalen Arme mit je einem Gummischlauch in Verbindung stehen. Der eine ist an dem offenen Stiel eines glockenförmigen Trichterrohres befestigt, dessen breiter (glockenförmiger) Teil luftdicht an das mit Spaltöffnungen versehene Blatt angekittet wird. Der andere Arm steht mit einer Luftpumpe in Verbin-

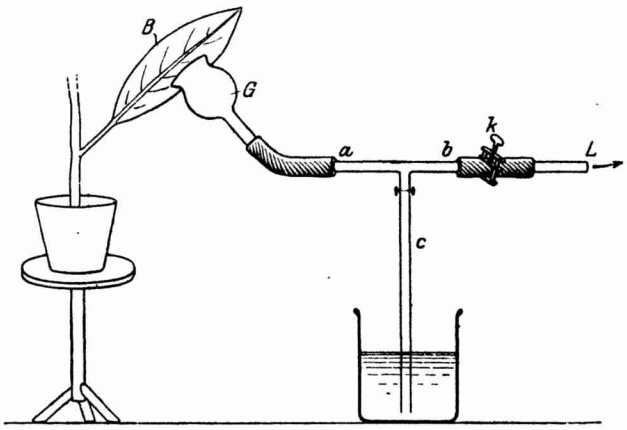

Fig. 1. Porometer (nach *F. Darwin* und *Pertz*). Erklärung im Text.

dung. Der hier befindliche Gummischlauch kann mittels eines Quetschhahnes luftdicht geschlossen werden. Der ganze Apparat wirkt folgendermaßen: Bei *b* saugt die Luftpumpe so lange, bis das Wasserniveau im Schenkel *c* bei der Marke *M* steht. Nun wird der Klemmhahn *K* geschlossen. Lassen die Spaltöffnungen des Blattes *B* Luft passieren — d. h. sind sie offen —, so fällt das Niveau im Rohr *c* schnell. Es wird um so langsamer fallen, je fester die Spaltöffnungen geschlossen sind. Die Schnelligkeit des Sinkens der Wassersäule ist also ein Kriterium für den Öffnungszustand der Spaltöffnungen.

Der große Vorzug dieser Methode ist, daß die Wegsamkeit der Stomata für Gase direkt gemessen wird, während früher angewandte Methoden, wie das *Stahl*sche Verfahren mit Kobalt-

[1]) Turgor- und Gewebespannung der Schließ- und Nebenzellen erfahren beim Abziehen der Epidermis infolge der Isolierung vom übrigen Blattgewebe eine Änderung. Nur wenn das intakte Blatt unter dem Mikroskop betrachtet wird, sind verläßliche Resultate zu erwarten. Allein wegen der Undurchsichtigkeit der meisten Blätter ist auch diese Methode wenig anwendbar. *Lloyd* hat die mikroskopische Methode insofern modifiziert, als er die abgezogene Epidermis sofort in absoluten Alkohol taucht und so die jeweilige Öffnungsweite fixiert. Endlich sei ein anderes von *Buscalioni* und *Pollacci* erdachtes Verfahren angeführt, nach welchem ein Kollodiumhäutchen mittels eines Pinsels auf das zu untersuchende Blatt aufgetragen, nach dem Erhärten abgezogen und an diesem — im Abdruck — der Öffnungszustand untersucht wird.

[1]) On a new method of estimating the aperture of stomata (Proc. Roy. Soc. Bot. Vol. 84, 1911).

papier[1]), indirekt, nämlich aus der Rötung auf den Öffnungszustand schließt. Wie wenig zuverlässig diese letztere Methode[2]) ist, geht daraus hervor, daß unter Umständen die Wassersäule des Porometers in wenig Sekunden sinkt, die Rötung des Kobaltpapieres aber erst nach zwei Minuten oder später eintritt. Dem Zustand der Spaltöffnungen nach — auf Grund der Porometerangabe — hätte die Wasserdampfabgabe sehr groß sein müssen. Sie war es aber nicht; denn bei wirklich stark transpirierenden Blättern tritt die Rötung des Kobaltpapieres in der Regel fast momentan ein.

Bei solch subtilen Fragen wie derjenigen der Erforschung der Spaltöffnungsbewegung wird man sich nicht gern auf eine einzige Methode verlassen, sondern suchen, die so gewonnenen Erfahrungen mit Hilfe einer anderen Versuchsanstellung auf ihre Richtigkeit zu prüfen.

Eine Methode, die der Porometerprobe an Genauigkeit kaum nachsteht und dabei den Vorteil leichterer Handhabung bietet, ist das von *Molisch*[3]) erdachte Infiltrationsverfahren.

Dasselbe besteht darin, daß auf ein Blatt, dessen Spaltöffnungszustand untersucht werden soll, kleine Tropfen verschiedener Flüssigkeiten gebracht und beobachtet wird, welche dieser Flüssigkeiten durch die Spaltöffnungen in das Innere des Blattes eindringt. Das Eindringen selbst wird daran kenntlich, daß an der betreffenden Stelle das Blattgewebe — infolge der Infiltration — bei auffallendem Licht dunkler, bei durchfallendem Licht heller erscheint, als nichtinfiltriertes Blattgewebe (Fig 2).

Diese Methode wurde gleichzeitig von *Stahl* erfunden und von einer seiner Schülerinnen *E. Stein*[1]) genauer ausgearbeitet. Es zeigte sich, daß hauptsächlich drei Flüssigkeiten geeignet sind, eine Vorstellung zu geben über den Grad der Öffnungsweite der Stomata.

Petroläther (niedrig siedend, ca. 55—60 °) dringt in Spaltöffnungen noch ein, welche Benzol und Xylol den Eintritt schon verwehren. Wenn daher selbst mit Petroläther keine Infiltration erfolgt, können die Spaltöffnungen als geschlossen — oder wenigstens nahezu geschlossen — angesehen werden. Paraffinum liquidum dagegen läßt im Fall sofortigen Eindringens auf sehr große Öffnungsweite schließen. Ein mittleres Verhältnis zeigt Petroleum an.

Vergleichende Beobachtungen mit der Porometermethode einerseits und dem Infiltrationsverfahren andrerseits an einem und demselben Objekt angestellt, lehrten nun, daß die Wassersäule des Porometers nicht mehr sinkt, wenn Petroläther den vollkommenen Schluß der Spaltöffnungen anzeigt, während Petroleum, Paraffinum liquidum, Benzol, Xylol und Alkohol (letztere sind die von *Molisch* verwendeten Reagentien) nicht mehr eindringen, wo sowohl die Porometermethode als auch Petroläther auf eine schwache Öffnung der Stomata schließen lassen. Im allgemeinen erweist sich die Porometermethode als die feinere Unterschiede erkennen lassende Untersuchungsform.

Namentlich gilt dies da, wo es sich um die Ermittelung der Durchlüftungskapazität eines Blattes handelt. Es wäre nämlich ein großer Irrtum, wollte man aus der Infiltrationsfähigkeit eines Blattes gleichzeitig auf seine Durchlüftungsfähigkeit schließen. Dies geht aus einem von *E. Stein* mitgeteilten Versuch mit *Nidularium striatum* und *Ficus elastica* hervor.

Bei ersterer Pflanze fiel die Wassersäule sehr schnell, von Flüssigkeiten trat aber nur Petroläther infiltrierend ein. Offenbar ist die Durchlüftung bei dieser Pflanze sehr vollkommen, so daß bei der Porometerprobe durch die wenig geöffneten Stomata viel Luft austrat. Bei *Nidularium* sank die Wassersäule viel langsamer, und dabei ist das Mesophyll dieser Pflanze zur Zeit der maximalen Öffnung der Stomata sogar für Paraffin zugänglich.

Es soll später gezeigt werden, auf welche andere Weise die Durchlüftung (Wegsamkeit) des Mesophylls anschaulich gemacht werden kann.

Ein Nachteil der Porometermethode ist, daß sie nicht auf kleine Blätter wie die Nadeln der Koniferen anwendbar ist.

Aber auch das Infiltrationsverfahren versagt hier vollständig, weil der Spalt der Stomata dieser Pflanzen überaus eng ist, und selbst unter günstigsten Umständen nur Ligroin eintreten läßt.

Für derartige Fälle hatte ich ein Verfahren ausgearbeitet, welches gewissermaßen eine Kombination von Porometer- und Infiltrationsmethode ist, es mag deshalb Evakuation-Infiltrationsverfahren genannt werden[1]).

Dasselbe gewährt gleichzeitig einen guten Einblick in die Durchlüftungsverhältnisse des Mesophylls. Abgeschnittene Nadelholzzweige, deren Spaltöffnungszustand untersucht werden soll, werden, mit der die Stomata tragenden Seite nach oben gewendet, in ein flaches Gefäß mit Wasser gelegt, dann unter den Rezipienten der Luftpumpe gebracht und dieser evakuiert. Man kann nun beobachten, wie durch die Spaltöffnungen — vorausgesetzt, daß sie geöffnet sind — kleine Luftbläschen entweichen[2]). (Es empfiehlt sich, die

[1]) Wasserfreies und daher farbloses Kobaltpapier (2% $CoCl_2$) an ein mit Spaltöffnungen besetztes Blatt angelegt, färbt sich rot, wenn die Spaltöffnungen Wasserdampf abgeben.

[2]) Auch das von *F. Darwin* angewandte *Yucca*-Hygroskop schließt aus der Feuchtigkeitsabgabe auf den Öffnungszustand der Spaltöffnungen und gibt dabei falsche Resultate; z. B. zeigt es an Blättern mit zarter, cuticulafreier Epidermis — selbst bei geschlossenen Spaltöffnungen — hohe Feuchtigkeit an.

[3]) Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen usw. (Zeitschr. f. Botanik Bd. *IV*, 1912).

[1]) *Neger*, Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung (Ber. d. D. Bot. Ges. 1912).

[2]) Allerdings ist zu beachten, daß sich auch die im Wasser enthaltene Luft in Form kleiner Bläschen an den im Wasser untertauchenden Objekten ansetzt und so das oben geschilderte Bild beeinträchtigt wird; dies

Zweige mit schweren Objektträgern zu belasten, um zu verhindern, daß sie durch die aufsteigenden Luftblasen an die Wasseroberfläche gerissen werden.) Wird nun der normale Luftdruck wieder hergestellt, so wäre zu erwarten, daß das Wasser durch die Spaltöffnungen in das Innere des Blattes eindringt; dies ist aber fast nie der Fall, weil die Spaltöffnungen der Koniferen so eng sind, daß sie selbst unter Druck stehendes Wasser nicht passieren lassen. Gleichwohl ist es möglich, mit Hilfe dieser Methode den Öffnungszustand der Stomata zu veranschaulichen. Zu diesem Zweck ist es nötig, nach der Evakuation und Wiederherstellung des äußeren Luftdruckes die Koniferennadeln mittels einer feinen Stahlnadel anzustechen. Tritt nun das Wasser durch die Stichwunde in das Innere des Blattes ein — was an der nun erfolgenden Infiltration zu erkennen ist —, so darf hieraus geschlossen werden, daß im Innern des Blattes ein Unterdruck geherrscht hatte — d. h. daß durch die Spaltöffnungen Luft entwichen war. Bleibt dagegen nach dem Anstechen die Infiltration aus, so ist dies ein Beweis dafür, daß die Spaltöffnungen so eng geschlossen waren, daß sie — während der Evakuation — keine Luft hatten entweichen lassen.

Mit Hilfe dieser Methode gelang es mir, nachzuweisen, daß die von Frau *Schwabach*[1]) behauptete Unbeweglichkeit der Koniferenstomata nicht zu Recht besteht.

Stark welkende — einjährige — Nadeln der Weißtanne — in der angegebenen Weise behandelt — zeigen keine Spur von Infiltration, woraus auf vollkommenen Spaltöffnungsschluß geschlossen werden darf, während frische — turgescente — Nadeln, nach Evakuation unter Wasser angestochen, sich sofort mit Wasser infiltrieren.

Bei älteren Nadeln scheint allerdings die Beweglichkeit der Stomata sehr abzunehmen; indessen stellt sich an solchen Nadeln eher ein Zustand andauernden[2]) Offenseins ein, nicht aber, wie Frau *Schwabach* behauptet, ein dauernder Schluß. In vorzüglicher Weise eignet sich die eben beschriebene Methode — wie schon erwähnt — dazu, die Wegsamkeit der Interzellularräume im Mesophyll (*E. Stein* nennt sie die Durchlüftungskapazität) zu beurteilen und sogar makroskopisch sichtbar zur Darstellung zu bringen.

Wird ein Blatt von *Evonymus japonica*, Efeu, Fuchsia (oder anderer immergrünen Holzgewächse) unter Wasser liegend in den Recipienten der Luftpumpe gebracht, evakuiert und sodann der gewöhnliche Luftdruck wieder hergestellt, so infiltriert sich das Blatt, indem das Wasser durch die Spaltöffnungen eintritt, sofern diese weit genug offen sind, auf jeden Fall aber, wenn es mit einer Nadel unter Wasser angestochen wird. Und zwar erfolgt die Infiltration derart, daß sofort das ganze Blatt bzw. die Interzellularräume sich mit Wasser füllen.

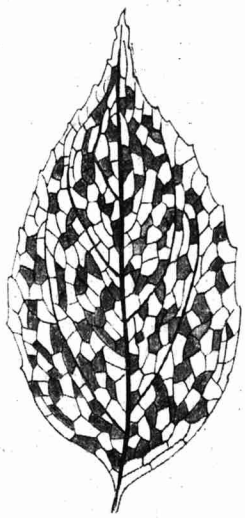

Fig. 2. Blatt von *Philadelphus* mit zahlreichen einzelnen, scharf umgrenzten Infiltrationsgebieten (heterobarischer Typus).

Ganz anders verhalten sich die Blätter unserer sommergrünen Bäume, wie Buche, Hainbuche, Ahorn, Linde. Hier erscheint das Blatt nach der Infiltration gefeldert, indem zahlreiche kleine von Nerven umrahmte Infiltrationsgebiete mit ebenso großen nicht infiltrierten Feldern abwechseln. (Fig. 2.)

Demnach können zwei Typen von Blättern unterschieden werden, nämlich solche, bei welchen sämtliche Interzellularen untereinander in Verbindung stehen — hier verteilt sich die Druckminderung bei Evakuation in gleicher Weise auf sämtliche Interzellularräume und ich nannte sie daher *„homobarische“* — und solche, deren scharf umgrenzte Interzellularräume hermetisch gegeneinander abgeschlossen sind — bei Evakuation herrscht offenbar in den einzelnen Teilen des Mesophylls sehr verschiedener Druck, weshalb Blätter dieses Typus *„heterobarisch“* genannt sein mögen.

Dem ersteren Typus gehören die meisten immergrünen Holzgewächse, namentlich die Hart-

kann dadurch z. T. vermieden werden, daß ausgekochtes und im Vakuum abgekühltes Wasser verwendet wird. Übrigens liegt der Schwerpunkt dieser Untersuchungsmethode nicht in der Beobachtung der austretenden Luftblasen, sondern in der Feststellung eines im Innern der Blätter entstandenen luftverdünnten Raumes, woraus indirekt auf Luftaustritt geschlossen werden kann (s. o.).

[1]) Zur Entwicklung der Spaltöffnungen bei Koniferen (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. *XX*, 1902).

[2]) Zu ähnlichen Vorstellungen über die Bewegungen der Koniferenstomata kommt man übrigens auf Grund quantitativer Untersuchungen über den Wasserverlust abgeschnittener Sprosse. Die spezifische Transpiration (bezogen auf Wassergehalt) nimmt mit dem zunehmenden Nadelalter zu, was beweist, daß die Stomata mit steigendem Lebensalter ihre Beweglichkeit mehr und mehr einbüßen. Vgl. hierüber die eingehend beschriebenen Versuche in: *Neger* und *Lakon*, Studien über den Einfluß von Abgasen auf die Lebensfunktionen der Bäume (Mitt. Kgl. sächs. forstl. Versuchsanstalt Tharandt Bd. *I*, Heft 3, 1914).