Werk

Titel: Der Lichtgenuß der Pflanzen

Untertitel: (Vortrag, gehalten in der zweiten allgemeinen Sitzung der Versammlung Deutscher N...

Autor: Wiesner, J.

Ort: Braunschweig

Jahr: 1909

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?385489110_0024|LOG_0391

Kontakt/Contact

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

info@digizeitschriften.de

peratur zerfällt jedes Molekül immer mehr, um bei unendlich hoher Temperatur in Atome des Urstoffs verwandelt zu sein. Die Annahme der Einheitlichkeit der Materie ist ja nicht neu und hat viel für sich; neu war bei Lockyer nur die Annahme, daß wir den Zerfall schon bei den uns zugänglichen Temperaturen beobachten können, und daß durch den Zerfall bekannter Elemente andere uns bekannte Elemente entstehen könnten. Lockyer hat durch nahezu 40 Jahre mit unermüdlichem Eifer Erscheinungen gesammelt, welche diese Annahme stützen sollten; es sind ihm manche falsche Deutungen unterlaufen, manche seiner vermeintlichen Beweise sind zusammengebrochen. Allein seiner andauernden Arbeit ist es gelungen, viele wichtige neue Tatsachen zu finden, vielfache Anregungen zu geben. Wenn auch die Dissoziationstheorie in dem von Lockyer gedachten Umfange gewiß nicht haltbar ist, so wird doch heute niemand mehr, wie das früher vielfach geschah, mit Achselzucken an ihr vorbeigehen können, nachdem die Umwandlung der radioaktiven Körper bekannt geworden ist, z. B. He aus Ra gewonnen wurde.

An das Ende der 70er Jahre fallen die ersten erfolgreichen Versuche, auch die unsichtbaren Teile der Spektra, das Ultrarot und Ultraviolett, der Untersuchung zugänglich zu machen. Für ersteres führte Langley das Bolometer ein, für letzteres wurde die Photographie herangezogen. Es seien nur Draper, Mascart, Cornu, Liveing und Dewar, Hartley als die Pioniere auf diesem Gebiete genannt. Dazu kam die gleichzeitig von H. W. Vogel entdeckte optische Sensibilisation der Platten, die es ermöglichte, photographische Platten herzustellen, die nicht nur für Blau und Violett, sondern für alle Farben empfindlich sind. Heute können wir das ganze ultraviolette und sichtbare Spektrum photographieren und sogar ins Ultrarot vordringen.

(Schluß folgt.)

Der Lichtgenuß der Pflanzen.

Von Prof. **J. Wiesner** (Wien).

(Vortrag, gehalten in der zweiten allgemeinen Sitzung der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Salzburg am 24. September 1909.)

(Schluß.)

Das Blatt der Akazie (*Robinia pseudoacacia*) ist einfach gefiedert. Dem bloßen diffusen oder mit schwachem Sonnenlicht gemischten Tageslicht ausgesetzt, sind alle Blättchen eines Fiederblattes ausgebreitet und trachten durch ihre Lage die größte Menge des ihnen dargebotenen diffusen Lichtes zu erhalten. Ist einem solchen Blatte das ganze Tageslicht zugänglich, so befindet es sich geradezu in horizontaler Lage, und da sieht man ohne jede Messung, daß es das stärkste diffuse Tageslicht aufnimmt, denn dieses fällt ja vom Zenit ein. Wie aber die Sonne sich erhebt, richten sich die Fiederblättchen immer mehr und mehr auf, bis sie bei einer bestimmten Sonnenhöhe, also bei einer bestimmten Stärke des direkten Sonnenlichtes in die Richtung der einfallenden Strahlen zu liegen kommen. Trotz der großen Stärke des direkten Sonnenlichtes haben sich die Blättchen dem Einfluß desselben geradezu entzogen; es geht an ihnen vorüber, dringt demnach nicht in sie ein. Aber dabei sind diese Blättchen dem diffusen Vorderlichte zugewendet und nehmen dasselbe so reichlich als möglich auf. Hier sieht man also ohne jedes Experiment, wie die Blätter des genannten Baumes das diffuse Licht möglichst reichlich aufnehmen und das direkte von dem Momente an, wo seine Intensität eine stark steigende Tendenz gewinnt, geradezu abwehren.

Ein nicht minder einfaches und anschauliches Beispiel bilden die Zypresse und jeder andere Pyramidenbaum. Was bedeutet denn diese Pyramidengestalt anderes, als den Baum so zu gestalten, daß alles starke Sonnenlicht, das bei hohem Sonnenstande auf ihn niederstrahlt, abgewehrt wird und nur das bei niederer Sonnenhöhe zufließende Licht auf ihn verhältnismäßig kräftig einwirkt? Von allen Seiten dem Vorderlicht sich darbietend, kommt dieses ihm reichlich zugute, und auch das diffuse Tageslicht des Zenites dringt in die Tiefe seiner Krone ein. Der Vorteil, den die Zypresse erringt, indem sie, schmal gebaut, pyramidenförmig in die Höhe strebt, ist einleuchtend: die starke Strahlung der hochstehenden Sonne kann sie nicht schädigen und das bei tiefen Sonnenständen ausstrahlende Licht wird ihr ebenso nützlich wie das diffuse Tageslicht. Aber auch die nordischen Pyramidenbäume ziehen aus ihrer Form Nutzen: sie stehen in gutem diffusen Lichte und empfangen nützliches Licht von der tiefstehenden Sonne. Das Licht hochstehender Sonne haben sie nicht abzuwehren, da ein solches Licht auf sie gar nicht einwirkt.

Geradezu packend wirkt das Beispiel, den Pyramidenbaum als eine Anpassungsform an die Beleuchtungsverhältnisse anzusehen, wenn wir die in großen Seehöhen lebenden Pyramidenbäume ins Auge fassen. Bei meinen Studien über den Lichtgenuß der Pflanzen, welche ich beim Aufstieg in die Höhen des Yellowstonegebietes unternahm, konstatierte ich, wie sehr die Intensität der direkten Sonnenstrahlung im Vergleich zu jener der diffusen mit der Seehöhe zunimmt. Während in unseren Gegenden unter den günstigsten Verhältnissen (bei hohem Sonnenstand und völlig unbedeckter Sonne) die (chemische) Intensität des direkten Sonnenlichtes gewöhnlich nur doppelt so groß ist wie die des diffusen Lichtes, fand ich dieselbe auf großen Seehöhen im Yellowstonegebiete 4 bis 4,5, ja in einzelnen Fällen 5 bis 7 mal größer als die des diffusen Lichtes. Diese enorme Steigerung der Intensität der direkten Sonnenstrahlung in großen Seehöhen erfordert selbstverständlich einen sehr ausgiebigen Wärmeschutz. Beim Aufstieg in die Höhen des Yellowstonegebietes habe ich die Wahrnehmung gemacht, daß die Gestalt mancher Bäume mit der Seehöhe sich ändert. Je höher man hinaufsteigt, desto schlanker werden die Bäume, desto mehr nehmen sie die Pyramidengestalt an. Ich nenne als Beispiel die wegen ihrer schönen, blaugrauen Benadelung in unseren Gärten so häufig kultivierte *Picea pungens*. In einer Seehöhe von 8000 Fuß nimmt sie

bereits einen stark ausgesprochenen zypressenartigen Habitus an. Der Vorteil dieser Gestaltänderung ist angesichts der enormen Steigerung der direkten Strahlung einleuchtend.

Geht nun das die Pyramidenbäume bestreichende, direkt von hohem Sonnenstande kommende direkte Licht für diese Gewächse gänzlich verloren? Ich komme bei Beantwortung der Frage auf einen biologisch sehr interessanten Gegenstand.

Hebt man im vollen Sonnenschein einen Ast der Zypresse etwas ab und schiebt man einen weißen Karton so in die gemachte Öffnung hinein, daß die Sonnenstrahlen senkrecht auf die weiße Fläche fallen, so erblickt man eine Unmasse kleiner Sonnenbilder, welche durch die kleinen im Nadelwerk der Äste befindlichen Lücken zustande kommen. Über den Lücken herrscht das direkte Sonnenlicht in seiner vollen, für die Pflanze häufig so verderblichen Stärke, aber unterhalb der Lücke nimmt im Bereiche der Strahlen, welche die Sonnenbilder erzeugen, die Lichtintensität im umgekehrt quadratischen Verhältnisse zur Entfernung ab. Wie die Messung lehrt, entsteht innerhalb der Baumkrone ein Licht von jener mäßigen Stärke, welche der Pflanze besonders zuträglich ist.

Aber noch ein anderes ist mit Rücksicht auf die im ganzen doch schädliche starke Sonnenbeleuchtung hervorzuheben. Ein Teil dieses starken Sonnenlichtes wird innerhalb der Krone zerstreut, nimmt also jene Form an, welche der Pflanze, wie wir gesehen haben, so zusagt[1]).

Diese im Sonnenschein sich vollziehende Verstärkung des zerstreuten und des durch die Lücken des Blattwerks wie durch das Loch einer Kamera gegangenen Sonnenlichtes vermehrt die innerhalb der Baumkrone herrschende Stärke des indirekten Lichtes. Diese Tatsache führt uns auf eine höchst merkwürdige Anpassungserscheinung, auf die Konstanz des relativen Lichtgenusses der Bäume. In großer Annäherung sind für einen bestimmten Erdpunkt die Maxima und Minima des relativen Lichtgenusses bei einer und derselben Baumart (oder Varietät) konstant. Diese Konstanz wird durch die Entwickelung des Laubes selbst reguliert und stellt sich ein, wenn die Belaubung vollendet ist. Wie stark das Licht sein mag, zu den verschiedenen Tagesstunden, in den verschiedenen Zeiten der Vegetationsepoche: es bleibt der relative Lichtgenuß einer Baumart in mehr oder minder großer, durch das Bedürfnis geregelter Annäherung immer der gleiche. Dieses Rätsel ist noch lange nicht völlig gelöst[2]). Aber die eben vorgeführte, im Baume selbst sich vollziehende Zerstreuung des Sonnenlichtes gibt uns schon einen Anhaltspunkt zum Verständnis dieses merkwürdigen Verhaltens. Wäre die Innenbeleuchtung des Baumes nur von dem ihm von außen zufließenden diffusen Lichte abhängig, so müßte zur Zeit des Sonnenscheins der relative Lichtgenuß erheblich sinken. Nun aber vermehrt sich innerhalb der Krone die Menge des indirekten Sonnenlichtes durch Entstehung von Sonnenbildern und durch Zerstreuung, wie man annehmen muß, in dem Verhältnis, in welchem die Stärke des gesamten Tageslichtes zunimmt, und so bleibt die Höhe des relativen Lichtgenusses in der Regel angenähert erhalten.

Diese rätselhafte Erscheinung weiter zu entschleiern, muß ich mir leider versagen; ich kann hier die schwierige Frage einer physiologischen Analyse des Lichtgenusses nicht aufrollen, die übrigens, wie ich schon andeutete, auch noch nicht völlig gelöst ist. Doch möchte ich Ihnen eine weitverbreitete, höchst interessante, bis auf die neueste Zeit ganz übersehene Erscheinung vorführen, welche geeignet ist, wieder ein Stück des Rätselhaften von dem Phänomen der Konstanz des relativen Lichtgenusses zu beseitigen.

Jedermann kennt den herbstlichen Laubfall der sommergrünen Holzgewächse. Diesem geht eine minder auffällige, aber doch scharf ausgesprochene Form des Laubfalles voran, welche man sehr richtig als Sommerlaubfall bezeichnet hat, denn sie fällt in den astronomischen Sommer. Sobald die Mittagssonnenhöhe abzunehmen beginnt, tritt der Sommerlaubfall ein; anfangs sehr schwach, später kräftiger einsetzend, entzieht er den Laubbäumen bis 30 Proz. ihres Laubes und geht schließlich nicht etwa allmählich, sondern sprunghaft in den Herbstlaubfall über, welcher in der Regel das ganze Laub der Holzgewächse beseitigt. Auf welchen Ursachen beruht der Sommerlaubfall? Mit Sommerbeginn nimmt die Tageshelligkeit ab, weil die Sonne ihren höchsten Stand unterschritten hat, und damit sinkt für die am meisten beschatteten Blätter der Laubkrone die Lichtstärke so weit, daß ihr absolutes Lichtgenußminimum unterschritten wird, mit anderen Worten, daß sie ihre Funktionen einstellen, absterben und abfallen. Durch diese Reduktion des Laubes wird aber die Innenbeleuchtung der Baumkrone in dem Sinne reguliert, daß die Höhe des mittleren relativen Lichtgenusses angenähert erhalten bleibt.

Auch der herbstliche Laubfall steht mit dem Lichtgenuß im Zusammenhange. Zur Entwickelung der Laubknospen ist ein stärkeres Licht als zur Erhaltung und zur Funktion des Laubes erforderlich. Die immergrünen Holzgewächse, z. B. die Nadelbäume, bilden ihre Knospen in der Peripherie der Krone aus, wo sie vom starken (gemischten) Lichte getroffen werden und unter der Wirkung dieser Beleuchtung zur Entwickelung gelangen. Aber der Laubbaum, welcher seine Knospen auch in tieferen Regionen seiner Krone hervorbringt, muß sein ganzes Laub abwerfen, damit insbesondere für die tiefersituierten Knospen das nötige Licht zutreten könne. So steigt infolge der Entlaubung das Minimum des relativen Lichtgenusses beim Ahorn (*Acer platanoides*) von $^1/_{55}$ auf $^1/_3$ oder $^1/_4$, um mit fortschreitender Belaubung wieder auf den stationären Wert $^1/_{55}$ zu sinken.

---

[1]) Näheres hierüber siehe in meiner kürzlich (Mai 1909) in den Sitzungsberichten der Wiener Akademie der Wissenschaften veröffentlichten Abhandlung: Über die Veränderung des direkten Sonnenlichtes beim Eindringen in das Laub der Gewächse.

[2]) Siehe hierüber mein eingangs genanntes Buch, S. 168 ff.

Es gibt noch eine andere, ziemlich auffällige Form des Laubfalles, welche bei starker Hitze und großer Bodentrockenheit sich einstellt. Auch diese Form der Entlaubung, welche man Hitzelaubfall genannt hat, spielt in den Studien über den Lichtgenuß eine gewisse Rolle, sofern sie uns die hohen Maxima des Lichtgenusses, insbesondere der Baumarten verständlich macht. Unter den genannten, im Hochsommer nicht selten sich einstellenden Verhältnissen fällt mit einem Male ein nicht unbeträchtlicher Teil des Laubes ab; die Blätter lösen sich los, vergilbt und vertrocknet. Es ist aber nicht das in der äußersten Baumkrone gelegene, sondern das in großen nach außen offenen Lücken der Krone von breiten Zügen der Sonnenstrahlung getroffene Laub, welches, wie man sich ausdrückt, „verbrennt". Die Sonne strahlt nun allerdings auf die Flächeneinheit mit gleicher Stärke, ob ihre Strahlen die im äußersten Umfang der Krone liegenden Blätter oder das in den Lücken liegende Laub treffen. Aber die dem Umfang der Krone angehörigen Blätter stehen einem großen Himmelsstück und, wenn der Baum frei exponiert ist, im Gipfel wenigstens, dem ganzen Himmel gegenüber, so daß sie reichlich Wärme ausstrahlen und sich nicht so stark erhitzen wie die in den Lücken der Krone liegenden Blätter, welche, an ihre Höhle gebunden, wenn auch direkt von der Sonne beschienen, nur wenig Wärme ausstrahlen können, sich deshalb stark erhitzen und schließlich „verbrennen". Da nun ein frei exponierter Baum in seiner Peripherie dem höchst möglichen Lichtgenuß ($L = 1$) ausgesetzt ist, aber gerade seine peripher gelegenen Blätter einen großen Teil der im Sonnenlichte gewonnenen Wärme nach dem freien Himmel wieder ausstrahlen, so kann ein solcher Baum die volle Sonnenstrahlung ertragen, und dies ist wohl der Hauptgrund, weshalb die Mehrzahl der Baumarten — in der gemäßigten und kalten Zone geradezu alle — des höchstmöglichen Lichtgenusses teilhaftig werden können.

Doch kehren wir nochmals zum relativen Lichtgenuß zurück. Die Grenzen desselben sind für jede Pflanzenart bestimmt, bei krautartigen ebenso wie bei baumartigen; aber diese Grenzen werden bei Kräutern durch andere Momente beherrscht als bei Bäumen. Die krautartige Pflanze kann, wie fast jede andere, an den dunkelsten Stellen keimen, auch in völliger Finsternis; aber zur normalen Entwickelung wird sie erst innerhalb bestimmter Beleuchtungsgrenzen kommen, und je nach den Beleuchtungsverhältnissen gestaltet sich ihr Lichtgenuß, der natürlich je nach der Pflanzenart ein sehr verschiedener sein wird. Immer ist aber bei krautartigen Pflanzen das Maximum und Minimum des Lichtgenusses durch die Helligkeit des Standortes bestimmt. Anders bei Bäumen. Hier bilden sich an einem und demselben Baumindividuum durch den Fortgang der Belaubung und der Verzweigung Maximum und Minimum aus. An jedem Baume muß ein stationäres Minimum zustande kommen. Es muß aber nicht jeder Baum das seiner Ausbildung entsprechende mögliche Maximum erreichen; dies kann ja nur bei völlig freier Exposition zustande kommen. Es gibt in der gemäßigten und kalten Zone keine Baumart, die nicht völlig frei exponiert fortkommen könnte. Im Waldesschluß werden begreiflicherweise Verzweigung und Belaubung der Bäume bis zur Erreichung des Minimums fortschreiten; hier wird aber das Maximum nicht oder nur im Gipfel der Krone erreicht.

Minimum und Maximum des Lichtgenusses sind innerhalb bestimmter Grenzen für einen und denselben Erdpunkt bei allen Holzgewächsen konstant. Aber bei kraut- und staudenartigen Pflanzen, welche im Frühling, Sommer und Herbst wachsen, blühen und fruchten, fällt das Minimum vom Frühling zum Sommer und steigt vom Sommer zum Herbst (bei *Bellis perennis* sinkt es vom April zum Juni von $^1/_2$ auf $^1/_{5\cdot2}$, um dann wieder zu steigen). Man erkennt hier deutlich, daß mit Zunahme der Lufttemperatur das Lichtgenußminimum fällt und mit der Abnahme wieder steigt.

Ziehen wir aber der Einfachheit halber nur jene Gewächse in Betracht, welche an einem bestimmten Erdpunkt ein konstantes Lichtgenußminimum besitzen, so gelangen wir, indem wir deren Lichtverhältnisse mit ihrer Verbreitung vergleichen, zu folgendem in pflanzengeographischer Beziehung wichtigen Gesetze: Mit der Zunahme der geographischen Breite steigt das Minimum des Lichtgenusses. Als Beispiel führe ich den Spitzahorn (*Acer platanoides*) an, dessen Minimum bei uns $^1/_{55}$ beträgt. Aber in Hamar (Norwegen) fand ich dasselbe $^1/_{28}$ und in Tromsoe $^1/_5$.

Mit Rücksicht auf die Veränderung des Lichtgenußminimums je nach Jahreszeit und geographischer Breite kann man den Satz aufstellen: Je kälter die Medien sind, in welchen die Pflanzen ihre Organe ausbreiten, desto höher ist ihr Lichtgenuß; desto höher ist nämlich ihr Lichtgenußminimum gelegen.

Dieser Satz hat auch bis zu einer bestimmten Grenze seine Gültigkeit für Gewächse, welche in höhere Regionen aufsteigen. Auch bei diesen Gewächsen nimmt mit der Seehöhe der Lichtgenuß zu, was sich sehr klar bei Kräutern und Stauden zu erkennen gibt, welche in der Tiefe im Schatten, in der Höhe in freier Exposition am besten gedeihen, z. B. *Scilla bifolia, Corydalis cava.* Auch das Buschwindröschen (*Anemone nemorosa*) ist in dieser Hinsicht sehr interessant. Der Speziesname bezieht sich auf das Vorkommen in tieferen Lagen. In höheren Regionen kommt dieses Blümchen fast ganz frei exponiert vor; sein Maximum ist von $\frac{1}{2{,}5}$ auf $\frac{1}{1{,}3}$ gestiegen. Auch im Norden verstärkt sich bei dieser Pflanze der Lichtgenuß; so habe ich in der weiteren Umgebung von Stockholm *Anemone nemorosa* stellenweise völlig freistehend, selbst auf flachem Boden gesehen, so daß das Maximum ihres Lichtgenusses in der Breite von Stockholm bis auf 1 ansteigen kann.

Aber die Zunahme des Lichtgenusses mit der Seehöhe des Standortes hat eine Grenze, die ich bei

meinen Studien in Mitteleuropa nicht bemerkte, die mir erst auf den Hochbergen des Yellowstonegebietes erkennbar wurde. Auf großen Seehöhen erfährt der Lichtgenuß eine Retardation, die sich recht deutlich in der schon hervorgehobenen Abwehr des direkten Sonnenlichtes bei den Pyramidenbäumen ausspricht. Indem die Baumarten mit zunehmender Seehöhe zu schlanken Pyramidenbäumen werden, zeigt es sich, daß es eben das Sonnenlicht ist, welches abgewehrt werden muß, genauer gesagt, die direkte Sonnenstrahlung, welche, wie wir gesehen haben, mit der Seehöhe wächst, indes die Stärke des diffusen Tageslichtes abnimmt. Diese in hohen Regionen sich einstellenden völlig geänderten Lichtverhältnisse bedingen Erscheinungen, die man wohl feststellen und teleologisch begreifen kann, deren kausale Erklärung aber erst zu erhoffen ist, wenn in noch größeren Seehöhen als bis jetzt, die erforderlichen Untersuchungen zur Durchführung gekommen sein werden, wobei man namentlich die höchstgelegenen tropischen Vegetationsgebiete ins Auge zu fassen haben wird.

Bei meinem Studium über den Zusammenhang von Höhenlage und Lichtgenuß handelte es sich um die Auffindung eines Profils, welches vom Meere oder von geringer Seehöhe bei möglichst schwacher Steigung in zum mindesten 2000 bis 3000 m hohe, baumbewachsene Regionen aufsteigt und wegen der schon erörterten Änderung des Lichtgenusses mit der geographischen Breite möglichst genau die Richtung von Ost nach West oder umgekehrt einhalten muß. In Europa war ein derartiges Profil nicht ausfindig zu machen. Nach eingehenden geographischen Studien fand ich das Gewünschte in Nordamerika realisiert. Vom Missouri (etwa 200 m über dem Meere) zum Unterlauf und von hier zum Oberlauf des Yellowstone River aufsteigend gelangt man allmählich in beiläufig ostwestlicher Richtung bis zu baumbedeckten Höhen von etwa 3000 m. Meine dort angestellten Beobachtungen haben gelehrt, daß in großer Seehöhe das Minimum des relativen Lichtgenusses zunimmt, um an der Höhengrenze oder noch vor Erreichung derselben einen konstanten Wert anzunehmen. Das Konstantwerden des relativen Lichtgenußminimums wird begreiflich, wenn man beachtet, daß hiermit doch noch eine Steigerung des absoluten Lichtgenußminimums verbunden ist, sich also die Pflanze mit höherem Aufstieg dort eine größere Menge von Licht zur Befriedigung ihres Wärmebedürfnisses sichert. Ganz in Dunkel gehüllt ist die Anpassung der Pflanzen an die Lichtstärke auf Höhen, welche über 3000 m hinausgehen. Einer meiner Begleiter auf der amerikanischen Reise, Herr L. v. Portheim, hat auf meine Veranlassung auf dem Pike's Peak (Colorado) Lichtgenußbestimmungen gemacht: auf einer Seehöhe von etwa 4000 m bemerkte er, daß Gräser, welche in tieferen Lagen frei exponiert auftraten, auf so enormen Höhen an Felswänden oder in weit geöffneten Felsspalten auftraten, woraus man ableiten könnte, daß daselbst wieder eine Einschränkung des Lichtgenusses sich einstellt. Doch es ist dies eine vereinzelte Angabe, die übrigens noch andere Erklärungen zuläßt: es könnte z. B. das gedachte Vorkommen der Gräser auf großen Höhen auch darauf beruhen, daß diese Pflanzen nur auf windgeschützten Stellen ihr Fortkommen finden. Erst weiter fortgesetzte Studien können über das Verhalten der Pflanzen gegenüber der Lichtstärke an den Höhengrenzen der Vegetation aufklären.

Aber schon die bis jetzt angestellten Untersuchungen lehren uns von einer neuen Seite her den Unterschied im Verhalten der arktischen und der Höhenvegetation in bezug auf die natürliche Beleuchtung: Die Pflanzen der ersteren suchen, zur Befriedigung ihres Wärmebedürfnisses, desto mehr von dem vorhandenen Lichte sich anzueignen, je weiter sie gegen den Pol vordringen; die Pflanzen der letzteren tun dies aus demselben Grunde nur bis zu einer bestimmten Grenze; von da an, offenbar infolge der Verstärkung des direkten Sonnenlichtes, schränken sie zunächst die Steigerung des Lichtgenusses mit dem Fortschreiten in immer größere Seehöhen ein, und sicherlich ist es die Baumvegetation, welche auf großer Seehöhe das starke Licht abwehrt.

Während sich bisher eine Gesetzmäßigkeit des Lichtgenusses an den oberen Grenzen der Höhenvegetation mehr ahnen als mit Sicherheit nachweisen ließ, führten meine in Norwegen und auf Spitzbergen angestellten Beobachtungen doch zu einem greifbaren Resultate in bezug auf die durch die natürlichen Beleuchtungsverhältnisse gegebene Grenze der gegen den Pol vordringenden Pflanze.

Ich fand nämlich, hauptsächlich bei den Studien des Lichtgenusses von *Betula nana*, welche ich von Christiania bis in die Adventbai hinauf sorgsam durchführte, daß gegen die nördliche Verbreitungsgrenze der Holzgewächse zu die Minima des Lichtgenusses, d. i. die zur Existenz der Holzart erforderliche nicht weiter unterschreitbaren Lichtstärken rapid steigen, woraus zu ersehen ist, welchen Kampf die Pflanze an ihren nördlichsten Verbreitungsgrenzen zu führen hat. Selbst eine kleine Einschränkung ihres Lichtgenusses wird für sie eine Gefahr, während ihr in südlicherer Lage ein viel weiterer Spielraum des Lichtgenusses gegönnt ist. Das hochnordische Holzgewächs ist an der äußersten Grenze seines Verbreitungsbezirkes einem Lichtgenusse ausgesetzt, welcher keine Unterschreitung zuläßt. Maximum und Minimum des relativen und absoluten Lichtgenusses fallen zusammen und wo die Verschmelzung dieser beiden Kardinalpunkte eintritt, ist die Grenze gegeben, über welche die Pflanze nicht weiter nach dem Norden vordringen kann.

So haben die Lichtgenußstudien manche Gesetzlichkeit in der Verbreitung der Gewächse auf der Erde geklärt und damit der Pflanzengeographie schon bis jetzt manchen guten Dienst erwiesen. Aber auch andere biologische Probleme erfuhren auf demselben Wege eine Förderung. Ich kann in der mir nur

kurz zugemessenen Zeit bloß auf einige wenige einschlägige Erscheinungen eingehen und werde nur diejenigen berühren, welche ein allgemeineres Interesse gewähren.

Ich habe schon erwähnt, daß die Entlaubung der Gewächse, zumal der Sommerlaubfall in innigem Verhältnis zum Lichtgenuß steht. Der hier obwaltende Sachverhalt und die Verknüpfung der in Frage kommenden Tatsachen sind wahrlich sehr naheliegend, und es gehört kein großer Scharfsinn dazu, die tatsächlichen Beziehungen aufzuklären. Ein gleiches gilt auch rücksichtlich der ebenfalls bereits dargelegten Vorteile, welche die Lianen gegenüber ihren Stützbäumen dadurch erringen, daß sie sich ein relativ sehr tief gelegenes Minimum des Lichtgenusses angeeignet haben.

Aber es gibt Beziehungen des Lichtgenusses zu biologischen Prozessen, deren Feststellung sich kaum erwarten ließ, und nur eine durch Kritik in Schranken gehaltene Phantasie konnte den Weg zu einer Aufstellung weisen, welche sich als ebenso unerwartet als wohl begründet darstellt. Ich meine die Beziehung des Lichtgenusses zur Wurzelsymbiose der Pflanze. Die Wurzelsymbiose, zumal der Buchen, Kastanien und verwandter Bäume (Kupuliferen) ist heute allgemein bekannt. Man weiß, daß diese Gewächse nur gedeihen, wenn ihre Wurzeln mit bestimmten Pilzen ein Genossenschaftsverhältnis eingehen, eine sogenannte Mikorhiza bilden. Es ist durch umfassende Untersuchungen von E. Stahl, dem die Wissenschaft viele gründliche und zugleich gedankenreiche Arbeiten verdankt, gezeigt worden, daß mit der Abnahme des Lichtgenusses die Pflanze immer mehr und mehr in ihrer Ernährung von den an der Wurzelspitze angesiedelten Pilzen abhängig wird, daß sie, wie man sich ausdrückt, immer mehr und mehr mykotroph wird. Die Sache tritt deshalb mit so großer Klarheit in Erscheinung, weil die Wurzelsymbiose bei einem bestimmten Minimum des Lichtgenusses abbricht. Bäume mit sehr hohem Lichtgenußminimum (Eiche, Birke, Pappel, Götterbaum usw.) sind streng autotroph, ihre Wurzeln sind pilzfrei; alle Holzgewächse mit niederem Lichtgenußminimum (Buche, Birke, Spitzahorn usw.) unterliegen nach Stahl der Wurzelsymbiose, sind also in mehr oder minder hohem Grade mykotroph, d. i. in ihrer Ernährung von Wurzelpilzen abhängig.

Aber auch noch in einer ganz anderen Weise greift die Wurzelsymbiose in die Lebensweise der Pflanzen ein. Annuelle Pflanzen weisen in der Regel einen hohen Lichtgenuß auf. Sind dieselben unter ihrem Minimum durch das Tageslicht beleuchtet, so siedeln sich Pilze an den Wurzeln der betreffenden Pflanzen an und führen sie einem baldigen Tode entgegen. In diesem Falle hilft die Wurzelsymbiose mit, um den Lichtgennß zu regulieren. Ich habe schon früher Gelegenheit gehabt, einige Momente hervorzuheben, welche bei der Regulierung des Lichtgenusses mitwirken. Es sind, wie man nunmehr erkennt, die verschiedensten Mittel, deren sich die Natur bedient, um das für das Leben so notwendige Konstantbleiben des relativen Lichtgenusses möglichst zu befördern.

Wenn ich über die Beziehung der Laubfarbe zum Lichtgenuß einige Bemerkungen vorbringe, so geschieht dies, um einer allverbreiteten, aber bisher fast unberücksichtigt gebliebenen Erscheinung Erwähnung zu tun, deren Existenz erst durch das Studium des Lichtgenusses zutage gefördert worden ist.

Ich habe die Tatsache vor Augen, daß jede grüne Pflanze eine ganz spezifische Laubfarbe besitzt, welche sich zur Zeit normalen Lebens innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses konstant erhält.

Es ist ja bekannt, daß manche Holzgewächse uns in einer höchst auffälligen Laubfarbe entgegentreten, z. B. die Erlenarten. Der Volksmund hat eine Erlenart Schwarzerle, eine andere Grünerle, eine dritte Grauerle genannt. Die Namen sind sehr bezeichnend. Aber es sind dies höchst prägnante Ausbildungen spezifischer Laubfarben und keine bloßen Ausnahmen. Man kann heute schon sagen: so wie jede Pflanzenart eine bestimmte Blattform ausbildet, so ist sie auch durch eine bestimmte Laubfarbe charakterisiert. Der bloße Augenschein kann dies allerdings nicht bekräftigen, dazu bedarf es genauer vergleichender Messungen. Es hat sich in der Raddeschen Farbenskala ein brauchbares Mittel gefunden, das spezifische Grün der Bäume zu ermitteln. Diese insbesondere von Mineralogen oft benutzte Farbentafel enthält 280 grüne Töne, und da man zum mindesten einen Mittelton zwischen zwei nebeneinander liegenden Skalentönen mit Leichtigkeit erkennen kann, so lassen sich mit dieser Tafel 560 grüne Farbentöne unterscheiden. Aber jeder, der die Laubfarben mit der Raddeschen Tafel geprüft hat, ist wohl zu der Überzeugung gekommen, daß die Natur weitaus mehr als 560 grüne Töne im Laub der verschiedenen Gewächse ausgebildet hat.

Wie die Beobachtung lehrt, erfolgt das Ergrünen allmählich. Endlich wird ein stationärer Zustand erreicht. Der Eintritt dieses Zustandes hängt auf das innigste mit Organisationszuständen der Pflanze zusammen. Am einfachsten liegt die Sache bei unseren sommergrünen Holzgewächsen, wo der stationäre Zustand der Laubfarbe in dem Moment erreicht ist, in welchem das Blatt vollkommen ausgebildet ist. Chlorophyllbildung und Wachstum fallen zusammen. Anders ist es bei den Holzgewächsen mit immergrünem Laub, z. B. bei den gewöhnlichen Nadelbäumen oder beim Buchsbaum, wo der Zustand stärksten Ergrünens erst im zweiten oder gar erst im dritten Jahre eintritt, wenn das Wachstum des Blattes lange schon beendigt ist. Aber im Innern des Blattes gehen noch Organisationsveränderungen vor sich, die Chlorophyllkörner teilen sich noch, und solange dieser Zustand währt, kann noch eine Verstärkung der grünen Blattfarbe eintreten.

Der in jedem Falle sich einstellende stationäre Zustand der grünen Laubfarbe ist für jede Pflanzenart innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses konstant,

d. h. die Farbe des Blattes hat — innerhalb der genannten Grenzen — im Laufe ihrer Entwickelung einen für jede Pflanzenart bestimmten Ton angenommen.

Jede Charaktereigenschaft des Organismus läßt selbst innerhalb eines und desselben Individuums eine kleine Variation zu. Man denke z. B. an die Form des Blattes. So zeigen sich auch im Farbenton des Blattes kleine Schwankungen. Die Erfahrung hat gelehrt, daß dieselben desto geringer sind, je enger die Grenzen des Lichtgenusses sich gestalten. Bei weiten Grenzen zeigt sich — aber nicht immer — ein schwaches Erblassen des Tones sowohl an der oberen als an der unteren Grenze. Doch gibt es Gewächse, deren Blätter ihr stationäres Grün selbst an der oberen Grenze des Lichtgenusses trotz Einwirkung des grellsten Sonnenscheines vollkommen bewahren, wofür die rote Roßkastanie (*Pavia rubra*) ein ausgezeichnetes Beispiel bildet, während die Blätter der naheverwandten *Aesculus flava* im grellsten Sonnenschein sichtlich verblassen.

Immerhin bleibt die Tatsache, daß das Laub einer bestimmten Pflanze einen bestimmten Farbenton annimmt, wunderbar und ist ein neuerlicher Beweis für die den Organismus beherrschende Enharmonie [1]), d. i. für die qualitativ und quantitativ ausgeprägte innere Ordnung und Harmonie aller und jeder normalen Organisation, welche dahin führt, daß selbst die innerhalb der lebenden Organismen sich ausscheidenden toten Körper in erblich festgehalten erscheinenden Formen auftreten [2]). Diese Enharmonie bewirkt, daß nicht nur die Chlorophyllmenge jedes lebenden Blattes, sondern daß auch das Verhältnis des Chlorophyllfarbstoffs zu anderen Blattpigmenten, vor allem zu den Begleitfarbstoffen des Chlorophylls (Xanthophyll usw.), ja selbst zu den farblosen Bestandteilen des Blattes quantitativ genau geregelt ist, denn nur durch dieses Zusammenwirken ist es möglich, daß das vollkommen ausgebildete Blatt einer bestimmten Pflanze einen ganz bestimmten, gewissermaßen erblich fixierten Farbenton annimmt.

Meine Untersuchungen lehrten auch, daß innerhalb der Grenzen des Lichtgenusses die Geschwindigkeit der Chlorophyllbildung eine große und nahezu konstante ist, während außerhalb dieser Grenzen ein rascher Abfall dieser Geschwindigkeit sich einstellt.

In jüngster Zeit sind mehrfache Beziehungen der Blattgestalt zum Lichtgenuß [3]) aufgedeckt worden. Je weiter die Blattzerteilung (Kleinblätterigkeit, Fiederung usw.) geht, desto mehr verringert sich das Volumen der Blätter, welche hierbei gewöhnlich die Nadel- oder Fadenform annehmen, desto mehr steigert sich der Lichtgenuß.

Diese Kleinvolumigkeit bietet den stark beleuchteten Pflanzen mehrere Vorteile, vor allem einen überraschenden Wärmeschutz, dessen sie auch besonders bedürftig sind. Kleinvolumige Blätter werden erstlich so stark durchstrahlt, daß nur wenig von dem durchgehenden Licht absorbiert wird; ihre Oberfläche ist sehr groß im Verhältnis zum körperlichen Inhalt, infolgedessen leiten sie ihre Wärme leicht ab und strahlen sie reichlich aus.

Ich habe gefunden, daß eine Sammellinse, welche bei einer bestimmten Sonnenhöhe einen Korkpfropfen augenblicklich anbrennt, die zarten Blättchen (richtiger Phyllocladien) von *Asparagus plumosus* nach minutenlanger Einwirkung ganz unberührt läßt. In der Brennfläche einer solchen Linse liegend, erscheinen diese zarten Blättchen wie weißglühend, aber sie entzünden sich nicht, erstlich wegen der starken Durchstrahlung und sodann wegen der raschen Ausstrahlung und Ableitung der Wärme.

Nach dieser Auseinandersetzung wird man es verständlich finden, daß die gewöhnlichen Koniferen, die man ja wegen der Gestalt ihrer Blätter Nadelbäume nennt, durch relativ hohe Lichtgenußminima ausgezeichnet sind.

Seit alter Zeit weiß der Forstmann, daß die gewöhnlichen Nadelbäume starkes Licht benötigen und keine Einschränkung der Beleuchtung ertragen, insbesondere die Lärche und alle Föhrenarten, aber auch viele fichtenartige Nadelbäume. Die Ausnahmen von dieser Regel sind ganz verständlich und sind eigentlich ein neuerlicher Beweis für den Satz, daß die Kleinvolumigkeit der Blätter mit hohem Lichtgenußminimum einhergeht. Ich nenne als eine solche Ausnahme den aus Japan stammenden, in unseren Gärten so häufig gezogenen Gingko (*Gingko biloba*), welcher in seinen Lichtgenußverhältnissen fast der Buche gleichkommt. Aber diese Konifere ist kein Nadelbaum; die Blätter des Gingko sind nämlich nicht nadelförmig, sondern groß, breit, wie bei den meisten Laubbäumen.

Ich muß es mir aus Mangel an Zeit versagen, die bis jetzt schon geklärten Beziehungen des Lichtgenusses zu den Vorgängen des Pflanzenlebens noch weiter zu verfolgen. Ich mußte mich darauf beschränken, das Lichtgenußproblem, soweit dies im Rahmen eines kurzen Vortrages möglich ist, zu charakterisieren und in einigen Beispielen die Fruchtbarkeit der dieser Frage zugewendeten Arbeit anzudeuten.

Doch sei es mir noch erlaubt, auf den Nutzen hinzuweisen, welchen die in den Lichtgenußstudien zum Ausdruck kommende „Lichtvermessung“ der Pflanzenkultur gewährt.

Was die Stärke des Lichtes für die Forstkultur, für den Land- und Gartenbau und überhaupt für die Pflanzenkultur bedeutet, liegt klar vorm Auge. Man hat sich aber bis vor kurzem in der Beurteilung der Lichtstärke im Walde, auf Gartenplätzen, in Gewächshäusern usw. nur durch den doch so trügenden Augenschein leiten lassen. Nun aber haben die modernen Lichtgenußstudien einige hervorragende Praktiker bewogen, die hierbei zur Anwendung kom-

[1]) Wiesner, Biologie der Pflanze. 2. Aufl. S. 5. Wien 1902.

[2]) Wiesner, Über organoide Bildungen. Lieben-Festschrift (1906).

[3]) Wiesner, Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss. (1909).