

17. G. Haberlandt: Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt.

Mit Tafel VIII.

Eingegangen am 19. Februar 1904.

I.

Man nimmt gegenwärtig mit A. B. FRANK wohl allgemein an, dass die günstige Lichtstellung so vieler Laubblattspreiten, senkrecht zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, auf eine besondere Art des Heliotropismus der Blätter zurückzuführen ist, den FRANK als Transversalheliotropismus, CH. DARWIN als Diaheliotropismus bezeichnet hat. Es handelt sich dabei vornehmlich um die Blätter von Schattenpflanzen, um das „euphotometrische Blatt“ im Sinne WIESNER's¹⁾, welches der eben genannte Forscher dadurch charakterisiert findet, „dass es a) eben ausgebreitet ist, b) dass es auf die fixe Lichtlage angewiesen, und dass es c) in der fixen Lichtlage stets senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes des dem Blatte zu Gebote stehenden Lichtareals orientiert ist. „In dieser Lage erfährt die Blattspreite, wie WIESNER gezeigt hat, die maximale Beleuchtung.“

Schon DUTROCHET hat die Ansicht geäußert, dass die Blattspreite bei der Erreichung der günstigen Lichtstellung auf das Bewegungsorgan, den Blattstiel, einen dirigierenden Einfluss ausübe. Doch hat er experimentelle Beweise dafür nicht beigebracht. Auch HANSTEIN, der die gleiche Ansicht vertritt, hat dies unterlassen. Der erste, der die Frage einer experimentellen Prüfung unterworfen hat, dürfte CH. DARWIN²⁾ gewesen sein; doch hat er nur wenige Versuche angestellt und ihr Ergebnis bloss in Kürze mitgeteilt. An den Blattspreiten von *Tropaeolum majus* und *Ranunculus Ficaria* wurden schwarze Papierstücke mit Gummi befestigt und die Pflanzen in einem Kasten einseitiger Beleuchtung ausgesetzt; „die Stiele der gegen das Licht geschützten Blätter wurden nach dem Lichte hin ebenso bedeutend gekrümmt, wie diejenigen der nicht beschützten Blätter.“ DARWIN bezweifelt demnach, „ob bei vollständig entwickelten Pflanzen die Beleuchtung eines Teils jemals die Krümmung eines anderen Teils beeinflusst.“

1) J. WIESNER, Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biolog. Centralblatt, Bd. XIX, 1899.

2) CH. und FR. DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von V. CARUS, S. 414.

Als nächster hat sich dann VÖCHTING¹⁾ in einer bekannten Arbeit mit dieser Frage beschäftigt. Er experimentierte mit *Malva verticillata* und gelangte auf Grund einer ingeniösen Versuchsanstellung zu dem interessanten Ergebnis, dass der Blattstiel „gewisse Bewegungen nur dann auszuführen vermag, wenn er seine Fläche besitzt. Diese ist es demnach, welche das Verhalten des Stieles bedingt.“ Wenn nun auch der Blattstiel, so lange er beweglich ist, die zweckmässigen Bewegungen auch ohne die Spreite auszuführen vermag, so zieht doch VÖCHTING aus seinen Versuchsergebnissen den allgemeinen Schluss, „dass auch bei den unter normalen Bedingungen zur Erreichung der günstigen Lichtlage ausgeführten Bewegungen des Stieles die Fläche beteiligt ist.“

Zu einem anderen Resultat ist bald darauf KRABBE²⁾ bei seinen Versuchen mit Blättern von *Phaseolus* und *Fuchsia* gekommen. Nach entsprechender Verdunkelung der oberen Blattstielpolster von *Phaseolus* konnte die Lamina die fixe Lichtlage nicht erreichen. Andererseits nehmen Blätter mit durch schwarze Papierflächen verdunkelter Lamina die fixe Lichtlage ebenso schnell und in ebenso vollkommener Weise an, wie die Blätter mit freier Lamina. Es werden also, so schliesst KRABBE, bei *Phaseolus* (und ebenso bei *Fuchsia*) die Bewegungen zur Erreichung der Lichtlage vom Blattstiele resp. dem Gelenkpolster ohne Beeinflussung von Seite der Spreite ausgeführt.

Später hat ROTHERT³⁾ DARWIN'S Versuchsergebnisse für *Tropaeolum minus* bestätigt. Blätter, deren Lamina mit einer Stanniol-lamelle bedeckt war, erreichten die Lichtlage gleich schnell und mit gleicher Vollkommenheit wie die nicht verdunkelten Vergleichsblätter. ROTHERT folgert daraus, „dass die Beleuchtung der Lamina ohne Einfluss auf die Krümmung des Stieles ist.“ Dieser ist selbst heliotropisch. —

Wenn auch im allgemeinen die Annahme einer Beeinflussung des Blattstieles oder Gelenkpolsters seitens der lichtperzipierenden Lamina heutzutage einem günstigen Vorurteil begegnet, so steht doch fest, dass die experimentelle Beweisführung noch viel zu wünschen übrig lässt. Die Mehrzahl der Forscher, die sich mit der Frage beschäftigten, hat sich sogar gegen jene Annahme ausgesprochen oder steht ihr zum mindesten skeptisch gegenüber.

In dieser vorläufigen Mitteilung berichte ich zunächst in Kürze über meine eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand und werde daran eine Erörterung der Frage knüpfen, ob die Licht-

1) H. VÖCHTING, Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Ztg. 1888.

2) G. KRABBE, Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XX, 1889.

3) WL. ROTHERT, Über Heliotropismus. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. COHN, Bd. VII, 1894, S. 120 ff.

empfindlichkeit im euphotometrischen Laubblatte diffus verteilt oder auf ein bestimmtes Gewebe, eventuell auf bestimmte Organe, lokalisiert ist.

II.

Ich benutzte zu meinen Versuchen zunächst junge Pflanzen von *Tropaeolum*-Arten (*Tropaeolum majus*, *minor* und *Lobbianum*) bzw. deren Primärblätter. Die Ergebnisse waren bei allen drei Arten dieselben; am empfindlichsten erwies sich *Tropaeolum minus*, mit dem ich deshalb die meisten Versuche anstellte. Eine Anzahl derselben wurde mit an ihrer Basis abgeschnittenen Blättern ausgeführt, da sich herausgestellt hatte, dass auch solche Blätter, ohne irgendwie die Erscheinung des Wundshocks zu zeigen, ebenso rasch und ebenso vollkommen die fixe Lichtlage erreichen, wie nicht abgeschnittene Blätter. Die unteren Enden der Blattstiele wurden mittels durchlöcherter Korke in kleinen, mit Wasser gefüllten Glaszylindern befestigt, die man in Schalen mit feuchtem Sand steckte. So konnte der Blattfläche mit Leichtigkeit jede beliebige Orientierung erteilt werden. Die Objekte kamen dann in kubische Zinkkästen von 28 cm Seitenlänge, die innen geschwärzt waren und deren Boden von einer Wasserschicht bedeckt war. Die Kästen wurden vor einem gegen Nordnordwest gekehrten Fenster des botanischen Instituts aufgestellt. Die dem Fenster zugekehrte Wand des Kastens wies in ihrer Mitte ein kreisrundes Loch von 5—10 cm Durchmesser auf; gewöhnlich wurde aber diese Wand (die als Schubwand konstruiert war) ganz entfernt. Die Versuche wurden im April und Mai vorigen Jahres bei gewöhnlicher Zimmertemperatur ausgeführt.

Zunächst wiederholte ich die Versuche DARWIN's und ROTHERT's. Die Lamina wurde durch ein entsprechend zugeschnittenes Stück mattschwarzen, ganz undurchsichtigen Papiere verdunkelt, dessen vorstehende, eingeschnittene Ränder vorsichtig umgebogen wurden, so dass die Blattoberseite gänzlich dem Licht entzogen war. In einigen Fällen wurde auch die Blattunterseite verdunkelt und die beiden Papierflächen an ihren Rändern miteinander verklebt, so dass die Lamina in eine flache Papierkapsel eingeschlossen war. Die Blätter wurden derart im Kasten aufgestellt, dass ihre Spreiten mehr minder horizontal orientiert waren, so dass das Licht unter sehr spitzem Winkel auf sie einfiel.

In Übereinstimmung mit DARWIN und ROTHERT konnte auch ich feststellen, dass Blätter mit verdunkelter Lamina ihre Spreiten in die Lichtlage bringen, dass demnach der Blattstiel selbst heliotropisch ist. Allein bei diesen Krümmungen des Blattstieles fiel mir auf, dass durch sie die fixe Lichtlage nicht so vollkommen erreicht wurde, wie bei Blättern mit nicht

verdunkelter Spreite. Die Stiele krümmten sich manchmal etwas seitlich, oder die Krümmung war nicht so stark, um die Spreite vollständig in die günstigste Lichtlage zu bringen, oder es fanden endlich, wenn auch selten, Überkrümmungen statt, so dass die Lamina aus der bereits erreichten Lichtlage wieder hinausgerückt wurde. Der Blattstiel vermittelte durch seine heliotropische Krümmung gewissermassen bloss die grobe Einstellung in die Lichtlage, die feine Einstellung dagegen liess sehr zu wünschen übrig. Dass dieses Ergebnis durch die erhöhte Belastung der Lamina bedingt wurde, ist um so weniger anzunehmen, als nach VÖCHTING und KRABBE selbst eine Steigerung des Spreitengewichtes auf mehr als das Doppelte auf die Blattstielbewegungen ohne Einfluss ist.

Der selbständige positive Heliotropismus der Blattstiele von *Tropaeolum* wurde auch durch den Nachweis festgestellt, dass ihrer Spreiten beraubte Blattstiele sich ungefähr ebenso rasch wie intakte Blätter gegen die Lichtquelle zu krümmen, und zwar gleichgültig, ob ihre morphologische Oberseite oder Unterseite oder eine Flanke beleuchtet wird.

Ich gehe nun zu einer anderen Reihe von Versuchen über, die von DARWIN und ROTHERT nicht angestellt wurden, die aber unentbehrlich sind, wenn man über das Verhältnis zwischen Spreite und Blattstiel ins Reine kommen will. Wie verhalten sich die Blätter, wenn die Spreiten beleuchtet, die Blattstiele aber verdunkelt werden? Die Verdunkelung der Blattstiele habe ich zuerst durch Bepinseln mit dickflüssiger chinesischer Tusche vorgenommen; da aber, wie schon KRABBE bemerkt hat, dieses Verfahren nicht einwandfrei ist und der für grosse, kräftige Blätter sehr zweckmässige Stanniolverband bei den schwachen Primärblättern von *Tropaeolum* nicht angewendet werden kann, so benutzte ich zur Verdunkelung enge Röhren oder „Strümpfe“ aus dünnem, sehr weichem Leder, das vollkommen undurchsichtig war. Diese Strümpfe wurden durch sorgfältiges Zusammennähen der Längsränder eines entsprechend breiten Lederstreifens hergestellt. Zu Beginn des Versuches wurde der Lederstrumpf über den Blattstiel gezogen und sein oberer Rand dicht an die Lamina angeschoben. Der untere freie Teil des Stieles steckte im Korkpfropfen und tauchte in das Wasser des Glaszylinders. Dieser Teil wurde dann durch einen breiten Schirm aus schwarzem Papier dem Lichteinfluss entzogen. Der Lederstrumpf sass so am Blattstiel, dass letzterer mit seiner dem Lichte zugekehrten Seite das Leder fast oder ganz berührte, während die Naht des Strumpfes von der Lichtquelle abgekehrt war. Die vollständige Verdunkelung des Blattstieles konnte so keinem Zweifel unterliegen. Die Blätter wurden in den Kästen wieder so aufgestellt, dass ihre freie Lamina nahezu horizontal stand und vom Lichte unter einem spitzen Winkel getroffen wurde.

Das Ergebnis war ausnahmslos folgendes: Auch bei vollständiger Verdunkelung der Blattstiele gelangten die Spreiten in eine günstigere Lichtstellung; zuweilen nahmen sie sogar vollkommen die fixe Lichtlage an, die Bewegung war aber meist beträchtlich verzögert. Während die unverdunkelten Vergleichsblätter bereits nach zwei bis drei Stunden in die fixe Lichtlage eingerückt waren, zeigten die mit verdunkelten Blattstielen versehenen Blattspreiten nach dieser Zeit gewöhnlich erst eine schwache, wenn auch schon sehr deutliche Neigung gegen das Licht zu. Das Maximum der erreichbaren Neigung wurde erst nach fünf bis sechs Stunden, oft auch noch später erzielt.

Bei *Tropaeolum majus* und *Lobbianum* habe ich eine vollständige Erreichung der fixen Lichtlage nicht beobachtet; die Spreiten neigten sich zwar recht genau gegen die Lichtquelle zu, allein die Abweichung von der ursprünglich horizontalen Stellung erreichte nur 20–30°. Bei *Tropaeolum minus* dagegen gelangte die Lamina einigemal vollkommen in die günstigste Lichtlage. Die Krümmung des Blattstieles beschränkte sich bei diesen Versuchen gewöhnlich nur auf die oberste Zone des Blattstieles von ungefähr 1 cm Länge. Die anatomische Untersuchung dieser Zone ergab, dass die im Kreis gelagerten Gefäßbündel mehr gegen das Zentrum des Stielquerschnittes gerückt sind, als in den übrigen Teilen des Stieles. Es ist also eine Annäherung an einen gelenkartigen Bau vorhanden, wie eine solche in noch höherem Masse von VÖCHTING für das obere Blattstielende von *Malva verticillata* festgestellt wurde.

Aus den mitgeteilten Versuchen ergibt sich also, dass auch die Lamina des *Tropaeolum*-Blattes imstande ist, den Lichtreiz zu perzipieren und dass sie wenigstens das obere Ende des verdunkelten Blattstieles veranlasst, eine Krümmung gegen das Licht zu auszuführen.

Beim Zustandekommen der fixen Lichtlage sind also sowohl der Blattstiel, wie die Lamina als lichtperzipierende Organe beteiligt, der positiv heliotropische Blattstiel bewirkt gewissermaßen die grobe Einstellung in die Lichtlage, die Lamina reguliert die feinere Einstellung. Ihr Einfluss erstreckt sich in der Regel aber bloss auf das obere Ende des Blattstieles. Das ist im wesentlichen auch das Ergebnis der von VÖCHTING mit *Malva verticillata* angestellten Versuche.

Weitaus energischer ist der Einfluss, den die Lamina von *Begonia discolor* auf den zugehörigen Blattstiel ausübt. Die Versuche wurden mit ganzen Pflanzen im Hintergrunde des Gewächshauses ausgeführt. Nach vollständiger Umwicklung des Blattstieles vom oberen bis zum unteren Ende mit Stanniol wurde der gegen das Licht geneigte Stengel stark zurückgebogen und an einen Holzstab fest angebunden.

Dadurch gelangte die Lamina in eine mehr oder minder horizontale Lage, das seitlich einfallende Licht traf sie unter einem spitzen Winkel. Schon nach fünf bis sechs Stunden hatte das Blatt mit verdunkeltem Blattstiel die fixe Lichtlage wieder eingenommen, und zwar ebenso rasch und ebenso vollständig wie die nicht verdunkelten Blätter desselben Stengels. Der früher gerade Blattstiel war nun seiner ganzen Länge nach gegen das Licht gekrümmt. Bei *Begonia discolor* genügt also die Belichtung der Lamina vollkommen, um den Blattstiel zu jenen Bewegungen zu veranlassen, die zur Erreichung der fixen Lichtlage notwendig sind. Der Blattstiel selbst ist nicht oder doch nur in sehr geringem Grade heliotropisch empfindlich. Versuche mit verdunkelten Blattspreiten konnten wegen des zu grossen Gewichtes der aufzulegenden Papier- oder Stanniolfäche nicht ausgeführt werden. Blattstiele, von denen die Spreiten weggeschnitten waren, zeigten bei verändertem Lichteinfall keine ausgesprochen heliotropischen Krümmungen; wohl aber stellten sich kräftige epinastische Wachstumskrümmungen ein.

Betreffs der mit den Primärblättern von *Phaseolus multiflorus* angestellten Versuche kann ich mich kurz fassen, da sie dasselbe Ergebnis hatten wie jene KRABBE's. Bei Verdunkelung des oberen Blattstielpolsters mit Stanniol trat alsbald die Schlafbewegung ein. Bei Verdunkelung der Lamina mit einem entsprechend zugeschnittenen Blatt schwarzen Papiere rückte das Blatt bei verändertem Lichteinfall ebenso rasch und vollständig in die fixe Lichtlage ein, wie das opponierte unverdunkelte Blatt derselben Pflanze. Daraus geht also hervor, dass das obere Blattstielpolster nicht nur die Helligkeitsschwankungen, sondern auch die Richtung des einfallenden Lichtes zu perzipieren vermag, und so ganz allein imstande ist, die Blattspreite in die fixe Lichtlage zu bringen.

Ein ganz anderes Ergebnis lieferten die mit den Blättern von *Monstera deliciosa* im Gewächshause angestellten Versuche. Wurde das am oberen Ende des Blattstieles befindliche, mehrere Zentimeter lange Gelenk mit einem Stanniolband versehen, sodann der Blattstiel behufs Erzielung eines veränderten Lichteinfalls zurückgebogen und fixiert, so gelangte die Lamina durch entsprechende Krümmungen oder auch Drehungen des verdunkelten Gelenkes stets mit grosser Sicherheit in die günstige fixe Lichtlage zurück. Dieser Versuch wurde mit verschiedenen alten Blättern oft wiederholt; zuweilen wurde auch der ganze Blattstiel und der an das Gelenk angrenzende Teil der Mittelrippe der Blattspreite verdunkelt: das Ergebnis war immer dasselbe. Bei jüngeren Blättern befand sich die Lamina schon nach ein bis zwei Tagen in günstigerer Lage zum einfallenden Lichte, als zu Beginn des Versuches; nach sechs bis acht Tagen war die fixe Lichtlage vollständig

erreicht. Ältere Blätter reagierten langsamer; es dauerte 14 Tage oder noch länger, bis die neue fixe Lichtlage erreicht war.

Die vorstehend mitgeteilten Versuche genügen, um die Mannigfaltigkeit der Beziehungen zwischen Blattstiel und Lamina, die Erreichung der fixen Lichtlage betreffend, überblicken zu lassen. Ich konnte in dieser Hinsicht drei Typen feststellen:

1. Nur die Lamina perzipiert die Richtung des einfallenden Lichtes und ihre Änderungen; sie veranlasst den Blattstiel, der nicht oder nur in geringem Masse heliotropisch empfindlich ist, die entsprechenden Krümmungen zur Erreichung der günstigen Lichtlage auszuführen: *Begonia discolor*. Hierher gehören wahrscheinlich noch andere typische Schattenpflanzen.

2. Sowohl die Lamina, wie auch der Blattstiel sind lichtempfindlich; der positiv heliotropische Blattstiel bewirkt für sich allein die gröbere Einstellung in die günstige Lichtlage. Die feinere Einstellung führt er unter dem dirigierenden Einfluss der Lamina aus: *Tropaeolum*-Arten (*Malva verticillata* nach VÖCHTING). Nach einigen orientierenden Vorversuchen dürfte dieser Typus namentlich bei Schling- und Kletterpflanzen häufig sein.

3. Der Blattstiel, resp. sein Bewegungsorgan, das Gelenkpolster, ist auch das die Richtung des einfallenden Lichtes perzipierende Organ und vermag so ganz allein die Lamina in die günstige fixe Lichtlage zu bringen: *Phaseolus* nach KRABBE's und meinen Versuchen. Ob dieser Typus bei den Leguminosen allgemein verbreitet ist oder wenigstens häufig vorkommt, werden künftige Versuche zu entscheiden haben. Dass nicht alle mit typischen Blattstielgelenken versehenen Pflanzen hierher gehören, lehrt in eklatanter Weise *Monstera deliciosa*.

III.

Nach dem Vorausgegangenen ist es eine berechtigte Annahme, dass bei vielen, wenn auch nicht allen Pflanzen mit transversalheliotropischen Blättern die Lamina für den Lichtreiz empfindlich ist und Änderungen in der Richtung des einfallenden Lichtes wahrzunehmen vermag. Es fragt sich jetzt, ob dieses Perzeptionsvermögen diffus in den Geweben der Blattspreite verbreitet ist, oder ob eine Lokalisierung desselben auf bestimmte Zellen, Zellkomplexe oder Gewebearten stattgefunden hat¹⁾.

Die Spreite des euphotometrischen Blattes ist schon für geringe Abweichungen vom normalen Lichteinfall und dadurch bedingte

1) Wie die Perzeption des Lichtes in den positiv heliotropischen Stengelteilen und in den negativ heliotropischen Wurzeln vor sich geht, lasse ich in dieser Mitteilung unerörtert.

Intensitätsunterschiede der Beleuchtung empfindlich. Es ist nun bereits von vornherein sehr unwahrscheinlich, dass diese Änderungen der Beleuchtungsverhältnisse von den unter der Epidermis der Blattoberseite befindlichen Geweben des Blattes so sicher und unbeeinträchtigt perzipiert werden können, als zur Auslösung einer prompten, die günstige Lichtlage sicher gewährleistenden heliotropischen Bewegung notwendig ist. Nehmen wir selbst an, dass die die Blattoberfläche unter einem bestimmten Winkel treffenden Lichtstrahlen alle gleich stark und in gleicher Richtung gebrochen die obere Epidermis passieren — eine Annahme, die aber in den meisten Fällen nicht zutrifft — so tritt doch in allen subepidermalen Geweben, vor allem im Assimilationssystem, infolge der unausbleiblichen Reflexionen, Brechungen und Absorptionen eine so starke Zerstreuung und Schwächung der Lichtstrahlen ein, dass diese Gewebe zur Perzeption der Richtung des in der Regel ohnehin schon wenig intensiven Lichtes gewiss nur in sehr geringem Masse geeignet sind.

Wenn es sonach schon von vornherein sehr wahrscheinlich ist, dass die obere Epidermis den Lichtreiz perzipiert, so fragt es sich jetzt, ob sich im anatomischen Bau der Epidermis Einrichtungen nachweisen lassen, die mit dieser hypothetischen Funktion im Zusammenhange stehen. Ich glaube diese Frage bejahen zu können.

Die grosse Mehrzahl der euphotometrischen Laubblätter besitzt eine mehr oder minder papillöse Epidermis. Die Aussenwände sind konvex vorgewölbt, die Innenwände sind annähernd parallel zur Blattfläche gelagert. Schon vor 22 Jahren habe ich darauf hingewiesen¹⁾, dass zufolge dieser Gestalt und ihres durchsichtigen, hellen Zellinhaltes jede Epidermiszelle eine Sammellinse darstellt; ich habe damals die Funktion dieser Sammellinsen darin erblickt, dass sie bei senkrechtem Lichteinfall die Lichtstrahlen so brechen, dass eine intensivere Beleuchtung eines Teiles der mit Chlorophyllkörnern bedeckten Längswände der Palisadenzellen bewerkstelligt wird. Später haben VUILLEMIN und namentlich NOLL²⁾ die „Linsenzellen“ des Protonemas von *Schistostega osmundacea* und die epidermalen, trichterförmigen Assimilationszellen der Selaginellenblätter mit ihren vorgewölbten Aussenwänden gleichfalls von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet und die fraglichen Zellen als Lichtkondensoren im Dienste der Assimilation bezeichnet. Endlich hat auch STAHL³⁾ auf

1) G. HABERLANDT, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe, SCHENK's Handbuch der Botanik, II. Bd., 1882, S. 579.

2) Fr. NOLL, Über das Leuchten der *Schistostega osmundacea* Schimp., Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, III. Bd., 1888.

3) E. STAHL, Über bunte Laubblätter, Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg, V. XIII, 1896.

die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen, der sog. „Sammetblätter“ hingewiesen; er erblickt aber die Bedeutung dieses optischen Apparates nicht so sehr in der Konzentration des Lichtes auf die Chlorophyllkörner, denn wie er mit Recht hervorhebt, kommt diese Konzentration nur einer verhältnismässig geringen Anzahl von assimilierenden Zellen resp. Chlorophyllkörnern zugute¹⁾. Unter jeder Epidermiszelle liegt ja gewöhnlich nicht nur eine, sondern sehr oft eine grössere Anzahl von grünen Zellen. Auch darf hinzugefügt werden, dass, was die einen Chlorophyllkörner an Intensität der Durchleuchtung gewinnen, die anderen verlieren müssen; denn die Gesamtintensität der Durchleuchtung kann durch die epidermalen Lichtkondensoren nicht vermehrt werden, nur ihre Verteilung im Blatte wird eine andere. STAHL macht ferner darauf aufmerksam, dass bei manchen Pflanzen, z. B. bei *Piper porphyraceum*, und noch mehr bei *Peperomia velutina* das Licht durch die papillösen Epidermiszellen auf die Zellen des mächtig entwickelten Wassergewebes konzentriert wird. „Schon diese Tatsache genügt, um zu zeigen, dass es bei dieser Konstruktion nicht auf die Konzentration des Lichtes auf die Chlorophyllkörner, sondern auf etwas anderes ankommt.“ STAHL erblickt nun die optische Bedeutung der kegelförmigen Epidermispapillen darin, dass sie als Lichtfänge oder besser gesagt als Strahlenfänge fungieren, „durch die das Blatt befähigt wird, auch solche Strahlen aufzunehmen, die unter sehr grossem Einfallswinkel auf seine Fläche eintreffen, und für Blätter von dem gewöhnlichen Bau, mit flacher Aussenwand der Oberhautzellen, verloren sind“²⁾. Den Vorteil, der für die Pflanze daraus erwächst, erblickt STAHL in der Begünstigung der Kohlenstoffassimilation, besonders aber der Transpiration.

Ohne die Bedeutung der Epidermispapillen als Strahlenfänge und als Sammellinsen behufs besserer Beleuchtung der Chlorophyllkörner durchaus bestreiten zu wollen, bringe ich gegenwärtig die optischen Einrichtungen der papillösen Epidermiszellen vor allem mit der Lichtperzeption seitens der Epidermis in Zusammenhang. Fällt auf eine solche Epidermiszelle senkrecht zur Blattoberfläche ein Strahlenbündel, so werden an ihren Aussen- und Innenwänden, beziehungsweise in den an sie angrenzenden Plasmahäuten ganz bestimmte, gesetzmässige Beleuchtungsverhältnisse geschaffen. Die vorgewölbte Aussenwand wird in ihrer Mitte vom Lichte senkrecht und nahezu senkrecht, an ihren Randpartien aber unter spitzen Winkeln getroffen. Die Plasmahaut ist also in der Mitte am stärksten, gegen den Rand zu weniger stark beleuchtet. Noch stärker ist aber dieser Intensitätsunterschied auf der Innen-

1) l. c. p. 202.

2) STAHL, l. c. p. 203.

wand. Die Epidermiszelle stellt eine plankonvexe Sammellinse dar, und die auf die konvexe Aussenseite parallel zur optischen Achse auffallenden Lichtstrahlen werden so gebrochen, dass die konvergierenden Lichtstrahlen die Mitte der Innenwand am stärksten beleuchten, während eine mehr oder minder breite Randzone überhaupt nicht direkt beleuchtet wird, sondern nur spärliches reflektiertes Licht vom Mesophyll her empfängt. Fig. 1 stellt den Strahlengang in einer solchen Epidermiszelle (etwa einer *Begonia*-Art) vor, wobei die Aussenwand als Teil einer Kugelfläche angenommen und der Konstruktion der Brechungsexponent des Wassers (1,33) zugrunde gelegt wurde. In diesem Falle liegt der Brennpunkt der Sammellinse ziemlich tief unter der Innenwand der Zelle, im Mesophyll. In Epidermiszellen mit hohen, kegelförmigen Papillen, bei denen die abgerundete Kuppe der Papille als Sammellinse fungiert, liegt der Brennpunkt vor der Innenwand, im Zelllumen. Für den Beleuchtungseffekt ist dieser Unterschied ohne Belang. Nur darauf ist Gewicht zu legen, dass der Brennpunkt nicht genau in die lichtperzipierende Plasmahaut der Innenwand hineinfällt.

Das hellbeleuchtete Mittelfeld und die dunkle Randzone der Innenwände solcher papillöser Epidermiszellen lässt sich leicht unter dem Mikroskop beobachten. Man bringt die durch einen scharfen Oberflächenschnitt ohne Verzerrung der Zellen abgetragene Epidermis mit der Schnittfläche auf ein schwach benetztes Deckgläschen und legt dieses mit der Epidermis nach abwärts auf einen zur Herstellung einer feuchten Kammer dienenden Kartonrahmen, der dem Objektträger aufliegt; mittelst des Planspiegels des Statives lässt man von unten her ein Lichtbündel senkrecht zur Epidermis einfallen. Stellt man nun auf die nach oben gekehrten Innenwände der Epidermis ein, so sieht man sehr schön die vorhin erwähnte Verteilung der Intensität der Beleuchtung.

Auch auf andere Weise lässt sich dieselbe anschaulich machen. Man braucht nur eine auf obige Weise abgetragene Epidermis auf ein mit Wasser benetztes Stück photographischen Papiers (Kopierpapier) zu legen und senkrecht darauf zu beleuchten. Dann kann man nach Fixierung des photographischen Bildes schon bei Betrachtung mit einer starken Lupe oder bei schwacher Vergrößerung im auffallenden Lichte auch mit dem Mikroskope die vollkommen geschwärzten Mittelfelder der Innenwände und die ganz licht gebliebenen Randzonen in oft auffallend scharfer Differenzierung wahrnehmen (*Begonia*-Arten, *Tradescantia viridis*, *Centradenia floribunda* u. a.).

Die vorstehend geschilderte Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Aussen- und namentlich den Innenwänden der Epidermiszellen entspricht der heliotropischen Gleichgewichtslage der euphotometrischen Blattspreite. Die Plasmahäute, die jenen Zellwänden

anliegen, sind so auf hohe und niedrige Lichtintensität abgestimmt, dass Gleichgewicht herrscht, wenn die Mittelfelder stark, die Randpartien schwach beleuchtet sind.

Wenn nun das Licht nicht senkrecht, sondern schräg zur Blattoberfläche einfällt, so tritt in der eben besprochenen Intensitätsverteilung des Lichtes natürlich eine Verschiebung ein. Die vorgewölbten Aussenwände werden jetzt auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite stärker beleuchtet als am Scheitel und gar auf der entgegengesetzten Seite. Und ebenso findet auf den Innenwänden eine Verschiebung des hellen Fleckes von der Mitte gegen die von der Lichtquelle abgekehrte Seite statt. Man kann sich davon leicht durch die Konstruktion des Strahlenganges (Fig. 1) sowie auch durch die unmittelbare Beobachtung überzeugen, indem man bei dem oben beschriebenen Versuche mit der abgetragenen Epidermis durch Verschiebung des Spiegels eine schräge Beleuchtung erzielt. Auf diese Weise werden also gewisse Partien der Plasmahäute stärker oder schwächer beleuchtet, als ihrer normalen Lichtstimmung entspricht, und diese veränderte Intensitätsverteilung wird als Reiz empfunden, der die entsprechende heliotropische Bewegung im Blattstiel oder Gelenkpolster auslöst. Die veränderte Lichtrichtung wird also nach dieser Auffassung nicht als solche, sie wird nicht direkt empfunden, wie dies SACHS u. a. angenommen haben, sondern dadurch, dass sie zufolge des Baues der Epidermiszellen eine veränderte Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Aussen- und namentlich auf den Innenwänden der Epidermiszellen zur Folge hat.

Die Mehrzahl der Pflanzen mit transversal-heliotropischen Laubblättern gehört diesem Typus an, so z. B. die meisten Begonien, *Tradescantia discolor*, *Centradenia*, *Tropaeolum*, *Bertolonia* u. v. a. Keimblätter, die als erste Assimilationsorgane dienen, sind meist in sehr ausgesprochener Weise euphotometrisch, ihre oberen Epidermiszellen sind dementsprechend oft auffallend papillös. —

Der zweite Typus im Bau der oberen Epidermis des euphotometrischen Laubblattes kennzeichnet sich dadurch, dass die Aussenwände nicht oder fast gar nicht papillös vorgewölbt, sondern mehr oder minder eben sind. Die ihnen anliegenden Plasmahäute sind also bei senkrechtem wie bei schrägem Lichteinfall in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmässig beleuchtet, in ersterem Falle stärker, in letzterem Falle schwächer. Als Sammellinsen können derartige Epidermiszellen natürlich auch nicht fungieren; nichtsdestoweniger wird durch eine andere Einrichtung eine verschiedene Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden erzielt: dieselben sind nämlich bei diesem Typus nicht eben, sondern gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt und zwar entweder so, dass sie auf

dem Querschnitt bogig erscheinen, oder so, dass die Wand zweimal gebrochen erscheint. Der untere Teil der Epidermiszelle hat also die Gestalt einer abgerundeten Kuppe oder einer abgestutzten Pyramide (Fig. 2). Bei senkrechtem Lichteinfall ist also wieder das Mittelfeld der Innenwand am stärksten, die Randzone (beziehungsweise die Seitenwände der abgestutzten Pyramide) am schwächsten beleuchtet. Denn jenes wird von den Lichtstrahlen mehr minder senkrecht, diese aber schräg getroffen. Fällt nun das Licht schräg auf die Blattfläche ein, so wird wieder die Intensitätsverteilung des Lichtes entsprechend verschoben und so das heliotropische Gleichgewicht gestört. — Diesem Typus gehören z. B. die Blätter von *Monstera deliciosa* u. a. Aroideen, *Aralia*-Arten u. a. an. Wenn unter der glatten Epidermis ein Wassergewebe vorhanden ist, dann sind, so viel ich beobachtet habe, die innersten Wassergewebszellen, die an das Assimilationssystem grenzen, mit vorgewölbten Innenwänden versehen und ermöglichen so eine ungleiche Intensitätsverteilung des Lichtes (*Ficus elastica* u. a.)

Endlich kommen auch nicht selten Kombinationen beider Typen vor; die Epidermiszellen gleichen dann sehr dicken, bikonvexen Linsen. —

Nach den vorstehenden Auseinandersetzungen fasse ich also die obere Epidermis des euphotometriscen Laubblattes als ein lichtperzipierendes Sinnesepithel auf. Dass die Übertragung dieser Vorstellung auf die transversal-heliotropischen Farnprothallien, auf das Protonema von *Schizostega osmundacea* und auf die trichterförmigen epidermalen Assimilationszellen der Selaginellen und mancher Farnblätter keinen Schwierigkeiten begegnet, liegt auf der Hand.

Bei den meisten hier in Betracht kommenden Pflanzen sind alle Zellen der oberen Epidermis gleichmässig an der Lichtperzeption beteiligt. In manchen Fällen aber hat eine Arbeitsteilung stattgefunden: die Aufgabe der Lichtperzeption ist ganz bestimmten, von den gewöhnlichen Epidermiszellen abweichend gebauten Zellen übertragen. Ich will an dieser Stelle bloss ein Beispiel in Kürze besprechen.

Bei der euphotometriscen Acanthacee *Fittonia Verschaffelti* bilden die kleinen, nicht papillösen Epidermiszellen der Blattoberseite ein Maschenwerk (Fig. 4). Jede Masche wird von einer grossen, in der Oberflächenansicht kreisrunden, stark papillösen Epidermiszelle ausgefüllt, welcher am Scheitel noch eine zweite sehr kleine Zelle aufsitzt, die die Gestalt einer bikonvexen Linse hat (Fig. 3). Die Aussenwand dieser „Linse“ ist von gleicher Dicke, wie die Aussenwände der grossen Zelle und der gewöhnlichen Epidermiszellen; zum Unterschiede von diesen ist sie vollständig kutinisiert. Der vollkommen

klare Inhalt der Linse ist stärker lichtbrechend als der der grossen Zelle, was den Reaktionen zufolge auf grösserem Gerbstoffgehalt beruht. Der kleine, runde, fast ganz homogen erscheinende Zellkern liegt der zarten Innenwand an. Die grosse Zelle besitzt stark vorgewölbte Aussenwände, schräg nach einwärts gerichtete Seitenwände und eine ebene Innenwand. Ihr Inhalt ist wasserhell, vollkommen durchsichtig, der kleine Zellkern liegt der Innenwand an. Beide Zellen besitzen einen sehr dünnen plasmatischen Wandbeleg. — Der Durchmesser der Linsenzelle beträgt 17—21 μ , ihre grösste Dicke 12—15 μ . Die grosse Zelle ist 45—50 μ breit und 40—45 μ hoch. Die Höhe der gewöhnlichen Epidermiszellen beträgt bloss ca. 30 μ .

Diese zweizelligen Organe in der oberen Epidermis des Laubblattes von *Fittonia Verschaffelti* sind nun sehr vollkommen gebaute optische Apparate zur Herstellung einer verschiedenen Intensität der Beleuchtung auf der Innenwand der grossen Zelle. Wenn man in der oben angegebenen Weise die Innenwand mikroskopisch betrachtet, so sieht man wieder das helle Mittelfeld und die dunkle Randzone; der Kontrast ist sehr augenfällig. Stellt man tiefer ein, gegen die Mitte des Lumens der grossen Zelle zu, so verringert sich der Durchmesser des hellen Mittelfeldes, das nun scharf umschrieben und helleuchtend sich von der breiten dunklen Randzone abhebt. Der Brennpunkt der kleinen Linsenzelle liegt nämlich ungefähr in der Mitte der grossen Zelle. Dass aber auch diese letztere als Sammellinse fungiert, ist nicht zu bezweifeln. Die Verschiebungen des Mittelfeldes bei schräger Beleuchtung sind gleichfalls sehr schön zu beobachten.

Ich betrachte demnach die in Rede stehenden zweizelligen Organe als die Sinnesorgane des *Fittonia*-Blattes für den Lichtreiz, beziehungsweise für die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen. Die Analogien, welche ihr Bau mit jenem einfacher Augen bei niederen Tieren aufweist, sind nicht zu verkennen. Doch soll darauf an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden¹⁾. — Gegenüber einer gewöhnlichen, lichtperzipierenden papillösen Epidermiszelle bedeutet dieses zweizellige Organ insofern einen Fortschritt, als die erstere zugleich als Sammellinse wie als Sinneszelle fungiert, während bei letzterem diese beiden Funktionen wenigstens teilweise auf zwei Zellen verteilt sind; die kleine obere Zelle fungiert als Sammellinse, die grosse untere Zelle vornehmlich als Sinneszelle.

1) Auf die Ähnlichkeit der Protonemazellen von *Schistostega osmundacea* mit tierischen Augen hat bereits VUILLEMIN (Journal de l'Anatomie et de la Physiologie normales et pathologiques, Paris, 1887) hingewiesen. Doch sind seine Angaben, weil er offenbar auch falsche Analogien aufstellte, bisher unbeachtet geblieben.

Einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit meiner vorstehenden Auffassung kann ich vorläufig allerdings nicht beibringen. Wenn man aber erwägt, dass im ganzen *Fittonia*-Blatte gar kein Gewebe und überhaupt keine andere anatomische Einrichtung vorhanden ist, welches zur Wahrnehmung von Unterschieden in der Richtung des einfallenden Lichtes auch nur halbwegs geeignet wäre, und wenn man sich andererseits vor Augen hält, in welcher vollkommener Weise die beschriebenen Organe für diese Aufgabe sich qualifizieren, so wird man meine Schlussfolgerung nicht für unberechtigt halten.

Die geschilderten Lichtperzeptionsorgane kommen bloss auf der Oberseite des Blattes vor. Sie sind in morphologischer Hinsicht zweifellos als umgewandelte Haargebilde aufzufassen. Nicht selten ist nämlich die kleine Linsenzelle noch mit einer kegelförmigen Spitze versehen.

Zum Schlusse sei jetzt noch mit einigen Worten auf die bemerkenswerten Analogien hingewiesen, welche nach der hier vorgetragenen Auffassung zwischen der Perzeption des Lichtreizes durch das euphotometrische Laubblatt, und der Perzeption des Schwerkraftreizes durch die positiv geotropischen Wurzeln und die negativ geotropischen Stengelteile herrschen. Hier wie dort handelt es sich um eine verschiedene „Reizstimmung“ von Plasmahäuten, die den verschiedenen Wandungsteilen der Sinneszellen anliegen. Beim Geotropismus sind nach der Statolithentheorie¹⁾ die in der normalen Gleichgewichtslage unteren Zellwände resp. deren Plasmahäute für den Druck der auf ihnen lastenden Stärkeköerner unempfindlich, oder sie sind ihn wenigstens derart „gewohnt“, dass durch ihn keine Reizreaktion ausgelöst wird; dagegen sind gewisse Seitenwände für den Druck der Stärkeköerner, wenn diese bei veränderter Lage des Organs auf sie hinübersinken, empfindlich, die geotropische Krümmung wird ausgelöst. Eine Verschiebung der normalen Druckverteilung ist es also, die die Reizreaktion zur Folge hat. Ganz ähnlich verhält es sich beim Heliotropismus des euphotometrischen Laubblattes. Wieder sind es die Plasmahäute gewisser Wandungsteile der Sinneszellen, die auf eine bestimmte Verteilung der Lichtintensität abgestimmt sind. Eine Verschiebung der normalen Intensitätsverteilung bei schrägem Lichteinfall, das ist, wenn die Blattspreite aus ihrer heliotropischen Gleichgewichtslage herausgebracht wird, hat die Reizreaktion zur Folge.

Noch grösser wäre die Analogie zwischen geotropischer und

1) Vergl. G. HABERLANDT, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. für wiss. Bot., 38. Bd, 1903, S. 461 ff.

heliotropischer Reizperzeption, wenn das Licht als Reizursache durch den Druck wirken sollte, den es in seiner Fortpflanzungsrichtung ausübt¹⁾. Nach MAXWELL beträgt dieser Druck ungefähr 0,5 mg pro Quadratmeter; LEBEDEW hat ihn in neuerer Zeit experimentell nachgewiesen. Beim Geotropismus wie beim Heliotropismus würde es sich dann um die Perzeption von Druckwirkungen handeln, die in einem Falle durch die Schwerkraft, im andern Falle durch das Licht hervorgerufen werden.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Schematische Darstellung des Ganges der Lichtstrahlen in der papillösen Epidermiszelle *a b c d*; Konstruktion nach der Methode der zwei Kreise; Brechungsexponent = 1,33. Das senkrecht zur Blattfläche einfallende parallele Lichtbündel (ganz ausgezogene Linien) wird so gebrochen, dass auf der Innenwand *c d* das helle Mittelfeld *e f* und die dunkle Randzone *c e* und *f d* zustande kommt. Bei schrägem Lichteinfall (gestrichelte Linien) wird das helle Mittelfeld *e' f'* gegen den Rand verschoben; die dunkle Randzone ist auf der einen Seite breiter (*c e'*), auf der andern Seite schmaler (*f' d*). In *o* der Mittelpunkt der Kugel, deren Kalotte *a b* die vorgewölbte Aussenwand der Epidermiszelle repräsentiert.
- „ 2. Teil eines Querschnittes durch die Laubblattspreite von *Monstera deliciosa*. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind eben, die Innenwände gegen das Palisadengewebe vorgewölbt und zweimal gebrochen. Vergr. 450.
- „ 3. Lichtperzipierendes Organ in der Epidermis der Blattoberseite von *Fittonia Verschaffelti*. Vergr. 370.
- „ 4. Oberflächenansicht der oberen Epidermis von *Fittonia Verschaffelti* mit den lichtperzipierenden Organen. Vergr. 260.

18. R. Sadebeck: Einige kritische Bemerkungen über Exoasceen.

Mit Tafel IX.

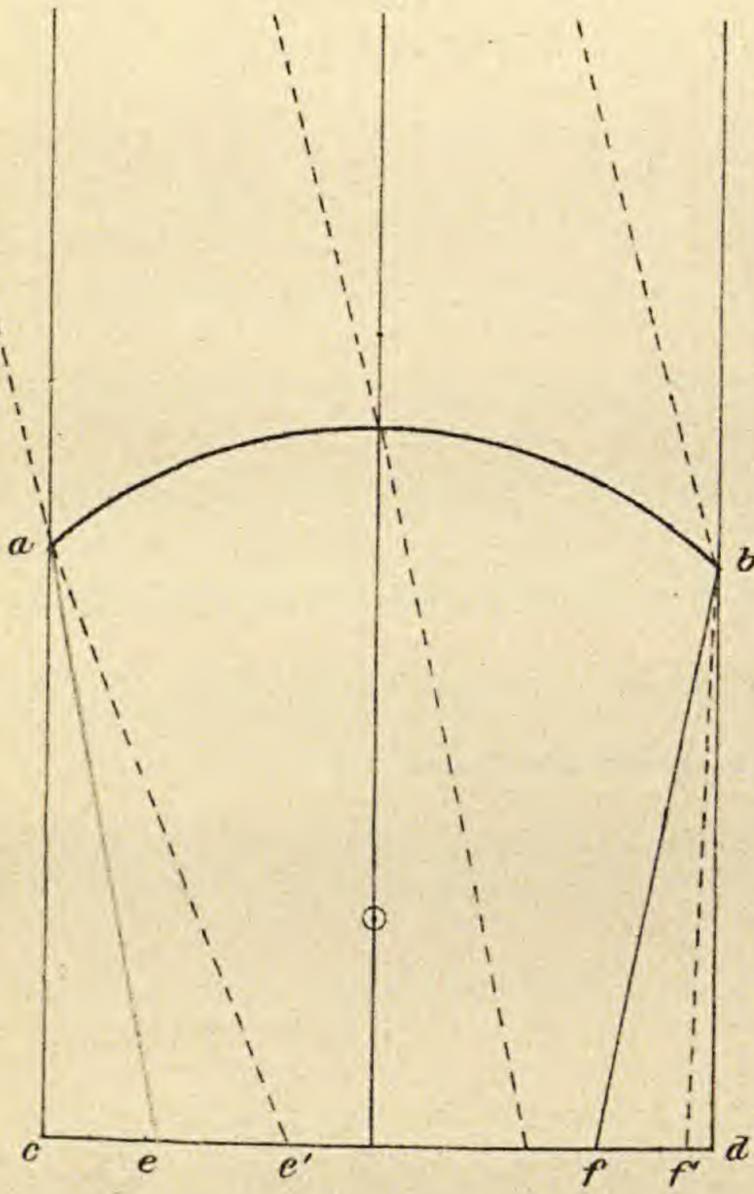
Eingegangen am 19. Februar 1904.

II. Über *Exoascus Sebastianae* nov. spec.

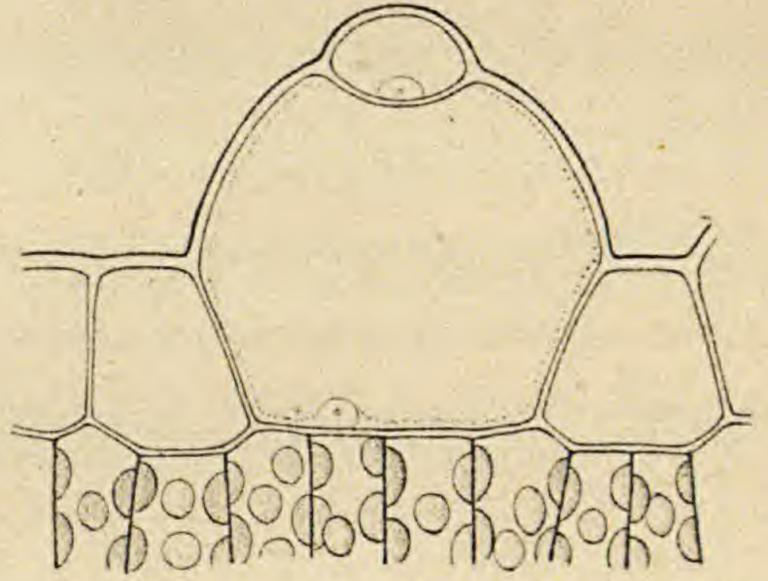
Schon vor längerer Zeit (im Januar 1899) hatte ich von Herrn Geheimen Medizinalrat Dr. REHM einige Zweigstücke von *Sebastiania brasiliensis* Müll. Arg. erhalten, welche im November 1889 von Herrn E. ULE bei Tubarão in Brasilien gesammelt worden waren und

1) Vergl. L. JOST, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904, S. 586.

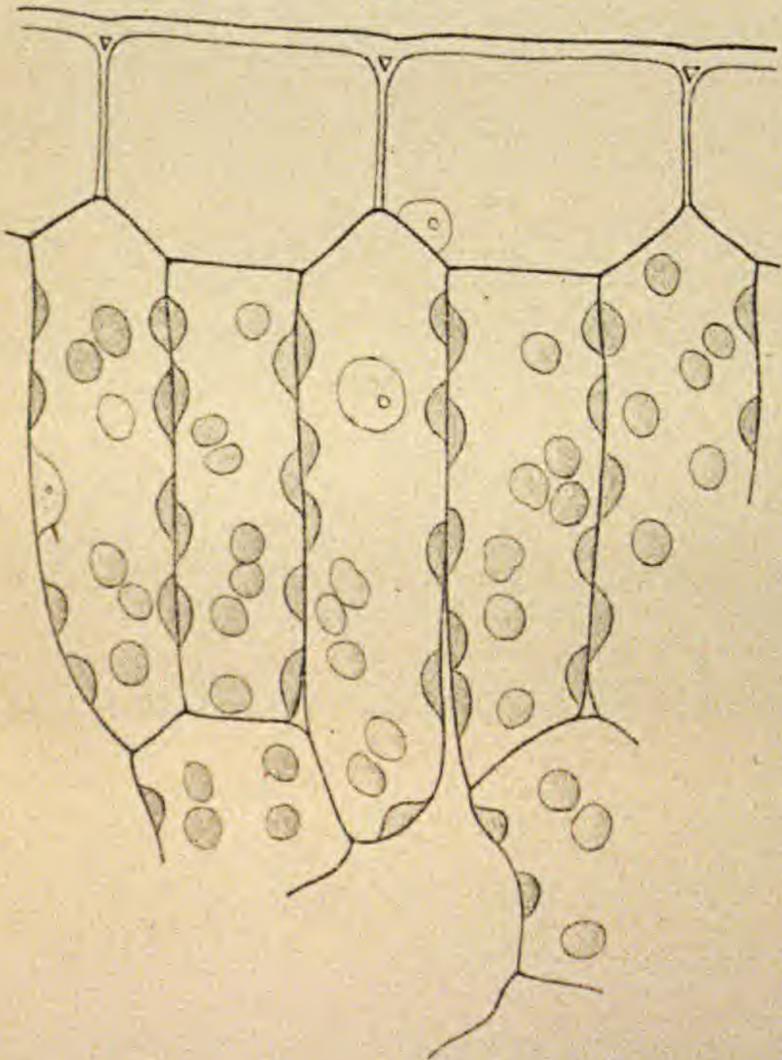
1.



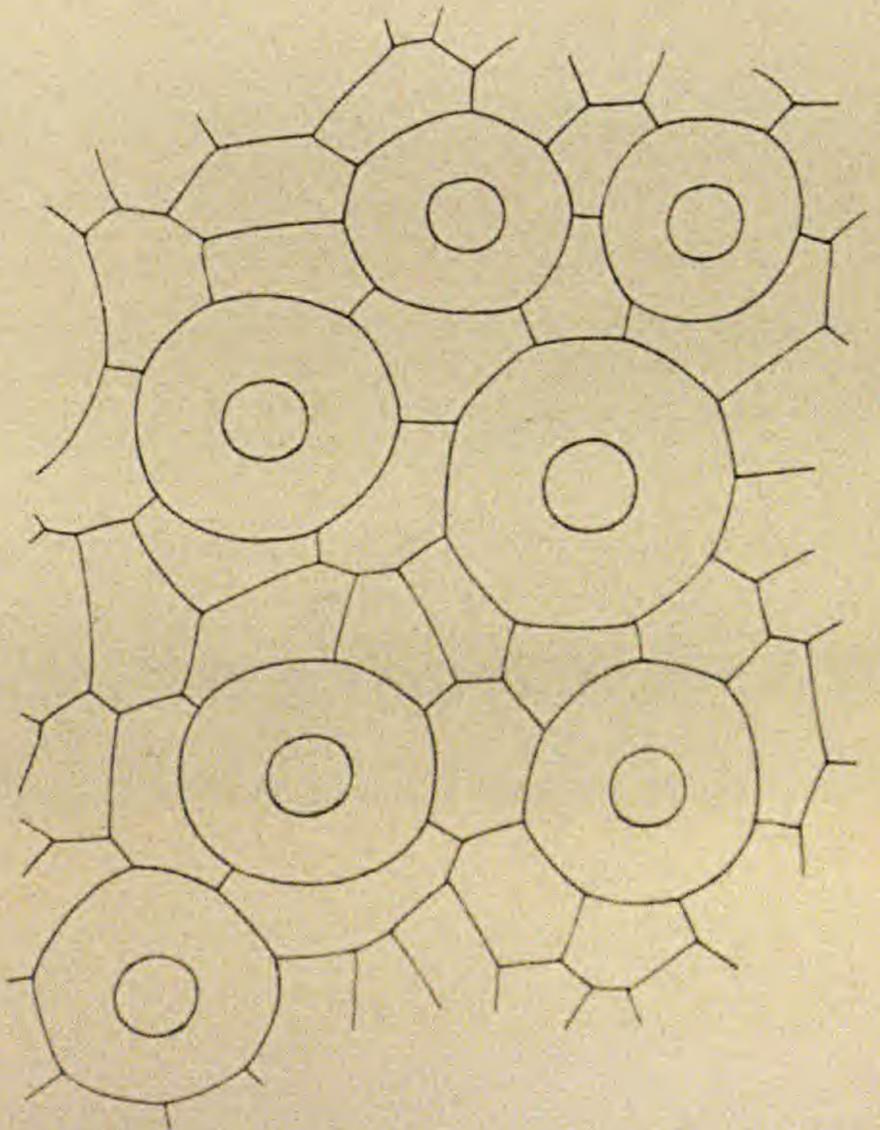
3.



2.



4.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. 105-119](#)