

DIE NATÜRLICHEN EINRICHTUNGEN

ZUM SCHUTZE DES CHLOROPHYLLS

DER

LEBENDEN PFLANZE.

VON

DR. JULIUS WIESNER

O. Ö. PROF. DER ANATOMIE UND PHYSIOLOGIE DER PFLANZEN AN DER WIENER UNIVERSITÄT,
D. Z. VICEPRÄSIDENT DER K. K. ZOOL.-BOT. GESELLSCHAFT.

Seit der berühmten Entdeckung der Sauerstoffausscheidung durch grüne Pflanzen im Sonnenlichte wird das Chlorophyll als eine Substanz aufgefasst, auf deren Bestand das Leben der Pflanzen- und Thierwelt beruht. Mit der weiteren wichtigen Auffindung, dass die grüne Pflanze, während sie Sauerstoff ausscheidet, aus den Quellen dieses Elementes, aus Kohlensäure und Wasser, vielleicht unter Intervention noch anderer unorganischer Stoffe organische Substanz producirt, hat die Meinung: das Chlorophyll ist für die Existenz der belebten Welt unentbehrlich, das Ansehen eines Dogmas gewonnen.

Allerdings spricht der Umstand, dass ausschliesslich unorganische Stoffe bloss in grünen Pflanzen in organische umgesetzt werden können, und dass nur diese Pflanzen im Sonnenlichte Sauerstoff ausscheiden, für die hohe Wichtigkeit des Chlorophylls im Leben der Organismen; es ist dies aber noch kein zwingender Grund für die Annahme, dass es eben die grüne Substanz, das Chlorophyll, sei, ohne welche kein Sauerstoff von der Pflanze in Freiheit gesetzt, keine organische Substanz aus unorganischen Nährstoffen gebildet werden könne.

Die von vorneherein berechtigt erscheinende Annahme, dass das Chlorophyll eine Folge der Assimilation unorganischer Substanzen sei, also bei der Kohlensäurezersetzung unter Sauerstoffausscheidung entsteht, ist zurückzuweisen. Denn die Assimilation der Kohlensäure erfordert viel stärkere Lichtintensitäten als diejenigen sind, bei welchen das Chlorophyll gebildet werden kann. Etiolirte Keimlinge ergrünen schon in sehr schwachem Lichte, bei einer Helligkeit, welche zur Zerlegung der Kohlensäure nicht ausreicht. Ein Verbrauch von Kohlensäure ist bei der Entstehung des Chlorophylls der Keimlinge nicht zu constatiren. Woher kommt der Kohlenstoff des entstandenen Chlorophylls, wenn nicht aus schon vorgebildeter organischer Substanz? Die Formulirung der oben genannten zum Dogma erhobenen Meinung in dem Sinne, dass die Production organischer Substanz in der Natur nothwendig an das Chlorophyll gebunden sei, stellt sich somit als irrthümlich heraus, indem zur Hervorbringung des Chlorophylls in der Pflanze bereits organische Verbindungen erforderlich sind.

Ueber die Rolle des Chlorophylls in der assimilirenden Pflanze sind zahlreiche Ansichten ausgesprochen worden, die alle nur den Werth mehr oder minder plausibler Hypothesen haben; einzelne derselben, wie die von Baeyer¹⁾ aufgestellte sind der grössten Beachtung werth, die meisten zerfielen alsbald in Nichts.

¹⁾ Ber. der deutschen chem. Gesellschaft. III.

So lange wir die Betheiligung des Chlorophylls an den chemischen Processen der Assimilation nicht kennen, so lange überhaupt der Nachweis fehlt, dass dieser Körper in die genannten Prozesse activ eingreift; insolange muss es uns immer noch fraglich erscheinen, ob dem Chlorophyll auch jene wichtige Rolle zufällt, die ihm zugeschrieben wird.

Die Geschichte der inductiven Wissenschaften lehrt uns, welche grosse Vorsicht erforderlich ist, um zu Anschauungen zu gelangen, welche durch die Erfahrung nicht wieder alsbald widerlegt werden sollen; und desshalb scheint es zweckmässig, im Bereiche der riesig anschwellenden Chlorophyll-Literatur, insolange die Beziehung des Chlorophylls zur Production organischer Substanz nicht klar geworden, wenigstens von Zeit zu Zeit daran zu erinnern, dass die hier kurz angedeuteten Anschauungen über die physiologische Function des Chlorophylls und über dessen Bedeutung für die belebte Welt einer schärferen Kritik nicht Stand zu halten vermögen.

Ich bin indess weit davon entfernt, durch diese einleitenden Bemerkungen die Resultate der Studien über das Chlorophyll insolange als unnützen Ballast anzusehen, ehe nicht die Beziehung dieser merkwürdigen Substanz zur Sauerstoffausscheidung und überhaupt zur Assimilation gefunden wurde. Man wird auch diesmal den Stier nicht bei den Hörnern fassen können. Auf Nebenwegen, vom Zufall begünstigt, kommen wir der Lösung der meisten Fragen, welche im Gebiete der auf directe Beobachtungen beruhenden Forschung auftauchen, näher; und nicht viel anders können wir es in der Ergründung der Beziehungen des Chlorophylls zum Leben der Pflanze erwarten. Desshalb ist ein möglichst allseitiges Studium dieser Substanz dringend geboten.

In den nachfolgenden Zeilen will ich meine Wahrnehmungen über die Zerstörbarkeit und über die wirklich stattfindende Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze mittheilen, und versuchen, die natürlichen Einrichtungen klarzulegen, welche ausschliesslich, oder gleichzeitig anderen Zwecken dienlich, zur Erhaltung dieser Substanz bestimmt sind. So viel mir bekannt, ist aus diesem Gesichtspunkte die grüne Pflanze noch nicht betrachtet worden, wenngleich einige bekannte Erscheinungen über die leichte Zerstörbarkeit des Chlorophylls besondere Schutzmittel zur Erhaltung dieser Substanz schon von vornherein erwarten lassen.

Es sei mir gestattet, bevor ich zur Behandlung meines Themas selbst übergehe, etwas genauer zu präcisiren, was ich im Nachfolgenden unter Chlorophyll verstehe. Selbstverständlich bezeichne ich mit diesem Worte ein chemisches Individuum, und nicht jene organisirten Zellinhaltsstoffe, an welche gebunden das grüne Pigment stets in der lebenden Zelle erscheint. Diese organisirten Gebilde werde ich im Nachfolgenden, ihrer Natur entsprechend, als Chlorophyll-Körner, Chlorophyll-Körper etc. bezeichnen. Wenn ich unter Chlorophyll hier ein chemisches Individuum verstehe, so bin ich mir dessen wohl bewusst, dass dasselbe, so zweifellos es existirt, bis jetzt in chemisch reiner Form noch nicht dargestellt wurde. Es ist bekanntlich durch Versuche, die von Kraus¹⁾, Sorby²⁾ u. A. angestellt wurden, gelungen, aus den alkoholischen Chlorophyll-Extracten durch

1) Zur Kenntniss der Chlorophyll-Farbstoffe. Stuttgart 1872.

2) Proceedings of the Royal Society. Vol. XXI. Nr. 146. Einen sehr vollständigen Auszug aus Sorby's Arbeit gab A. Burgerstein in der österr. bot. Zeitung 1875. Nr. 2. Ueber die Trennung der Chlorophyll-Farbstoffe, siehe auch Wiesner, Flora 1874. Nr. 18.

Ausschütteln mit Benzol, Toluol, Schwefelkohlenstoff, fetten und ätherischen Oelen etc. den gelbgefärbten Begleiter des Chlorophylls — das Xanthophyll — von letztem mechanisch abzutrennen. Kraus hat die bei diesen Ausschüttlungsversuchen erhaltene, in einigen Lösungsmitteln bei starker Concentration etwas blaugrüne Substanz mit dem Namen Kyanophyll bezeichnet. Dieses Kyanophyll (damit ist wohl das Blue Chlorophyll Sorby's identisch) nun ist dasjenige, was ich in diesen Blättern Chlorophyll nenne, während ich das Gemenge von Kyanophyll und Xanthophyll als Roh-Chlorophyll ansprechen werde. Ich habe schon an einem anderen Orte die Gründe angegeben, welche dafür sprechen, dass das Kraus'sche Kyanophyll nichts anderes als ein gereinigteres Chlorophyll ist. Cohn¹⁾ hat kurze Zeit vor mir, in einer Arbeit, welche ich leider erst nach Abschluss meiner auf den genannten Gegenstand bezüglichen Publication kennen lernte, das Kyanophyll in gleicher Weise gedeutet. Unabhängig von uns beiden hat Karl Kraus (in Triesdorf)²⁾ sich in gleichem Sinne über das Kyanophyll ausgesprochen.

Nach Veröffentlichung meiner Untersuchungen über Trennung der Chlorophyll-Farbstoffe fand ich in Link's Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen³⁾ eine Stelle, aus welcher hervorgeht, dass dieser Forscher das Ausschütteln von Chlorophyll aus weingeistigen Roh-Chlorophyll-Extracten bereits kannte. Er verwendete, wie l. c. p. 36 zu lesen ist, zur Ausschüttlung Terpentinöl oder Mandelöl und deutete die aus dem Weingeist in die Ausschüttungsflüssigkeit diffundirende Substanz als Chlorophyll. Ob Link an der genannten Stelle originell ist, oder ob er den von ihm geschilderten Versuch bloss nacherzählt, ist mir nicht bekannt. Jedenfalls geht aus dieser, wie ich glaube in historischer Beziehung interessanten Mittheilung hervor, dass Versuche, in welchen die Trennung der sogenannten Chlorophyll-Farbstoffe vollzogen wird, mehr als sechzig Jahre länger bekannt sind, als man bis jetzt, wie es scheint, allgemein angenommen hat.

I. Die Zerstörbarkeit des Chlorophylls.

Wie jede organische Substanz, so wird auch das Chlorophyll bei höherer Temperatur zerstört. Der Temperatursgrad, bei welchem diese Zerlegung erfolgt, liegt aber so hoch, dass diese Form der Zerstörung des Chlorophylls physiologisch ohne Interesse ist. In Weingeist oder Aether gelöst, verändert sich das Chlorophyll auch nicht, wenn die Lösung auf den Siedepunkt erhitzt wird; auch in fettem Oel aufgelöst und auf 100° C. erhitzt, erleidet es sichtlich keine Veränderung.

Auch Temperaturen unter Null üben auf das Chlorophyll keinen Einfluss aus, wie mir Versuche mit Lösungen des Chlorophylls in Aether, Alkohol, fetten und ätherischen Oelen gelehrt haben. Lässt man beispielsweise eine Lösung von Chlorophyll in Olivenöl gefrieren und kühlt man die so erhaltene feste grüne Substanz auf — 30° C. durch Anwendung einer Kältemischung ab, so erscheint nach dem Aufthauen die

1) Bericht über die Thätigkeit der bot. Sect. der schlesischen Gesellschaft i. J. 1873.

2) Flora 1875. p. 158.

3) Göttingen 1807.

Chlorophyll-Lösung unverändert; denn weder in der Farbe, noch in der Fluorescenz, noch im Absorptions-Spectrum zeigt sich ein Unterschied zwischen einer gefrorenen gewordenen und einer unveränderten Chlorophyll-Lösung.

Empfindlicher scheint gegen hohe und niedere Temperatur das Chlorophyll in der grünen Pflanze zu sein, wie folgende zwei von mir oftmals mit dem gleichen Erfolge durchgeführte Versuche lehren. Werden frische, lebhaft grüne Blätter von *Oxalis acetosella* in siedendes Wasser getaucht, so verschwindet fast augenblicklich die frische Farbe; die nun schlaff gewordene Blattmasse hat eine schmutzig blass-bräunliche Farbe angenommen. Ein Weingeist-Extract der so veränderten Blätter zeigt nicht mehr das normale Chlorophyll-Spectrum. — Lässt man normale Blätter derselben Pflanze, in einem von einer Kältemischung umgebenen Gefässe erstarren, so bieten sie nach dem Aufthauen genau dasselbe Bild, wie die der Siedhitze ausgesetzten Blätter, dar. In beiden Fällen ist eine Zerstörung des Chlorophylls eingetreten. Dieselbe ist aber, wie die oben dargelegte Resistenz des Chlorophylls gegenüber hohen und niederen Temperaturen lehrt, keine unmittelbare Folge der Temperatur, sondern wurde durch Prozesse herbeigeführt, welche in den durch die Hitze oder Kälte getödteten Zellen sich abspielten, und die ich unten völlig aufzuklären in der Lage sein werde.

Es existiren zahlreiche chemische Individuen, welche in unmittelbarem Contact mit dem Chlorophyll dasselbe zerstören. In unserer Betrachtung interessiren uns unter diesen nur solche, welche als Begleiter des Chlorophylls in der lebenden Pflanze auftreten.

Hierher sind zunächst zu zählen: organische Säuren und organisch-saure Salze, Gerbstoffe und gewisse ätherische Oele.

Was die organischen Säuren und die in gleicher Weise wirkenden sauren organisch-sauren Salze anlangt, so ist es hinlänglich bekannt¹⁾, dass dieselben, selbst in kleinen Mengen, Veränderungen in Chlorophyll-Lösungen hervorrufen, die sich in der Regel sofort in der Färbung der letzteren kundgeben, stets aber durch spectroscopische Untersuchungen aufgedeckt werden können.

Es könnte für die Zwecke der später folgenden Betrachtungen, in welchen die Schutzmittel gegen die durch Säuren mögliche Zerstörung des Chlorophylls dargelegt werden sollen, genügend erscheinen, auf die Zerstörbarkeit des Chlorophylls durch saure, reagirende Substanzen bloss hinzuweisen. Ich muss indess doch bei diesem Gegenstande einige Augenblicke verweilen, da die tief eingreifende Wirkung der Säuren auf das Chlorophyll noch nicht allgemein gekannt ist, und selbst Forscher, welche an der Frage über die Zerstörung des Chlorophylls in der Pflanze betheiligt sind, die Existenz dieser Wirkung nicht zugestehen. So hat z. B. jüngsthin Askenasy²⁾ behauptet, dass Säuren, ja selbst so starke Säuren wie Salzsäure gar nicht zerstörend, sondern bloss modificirend auf das Chlorophyll einwirken und hat zur Erläuterung dieser Behauptung auf die Thatsache aufmerksam gemacht, dass es viele Pflanzen gibt, „die in ihren Blättern ganz bedeutende Mengen organischer Säuren enthalten, ohne dass ihr Chlorophyll davon Schaden leidet“.

Die zuletzt angeführte Thatsache ist allerdings richtig, ist aber in der genommenen Richtung nicht beweiskräftig. Die weiter unten folgenden Auseinandersetzungen werden lehren, dass bei diesen an organischen Säuren so reichen Pflanzen der sauer reagirende

¹⁾ Siehe Kraus l. c. p. 68, 70 und ff.

²⁾ Bot. Zeitung. 1875. p. 480.

Zellsaft in das die Chlorophyll-Körner umschliessende Protoplasma gar nicht einzudringen vermag. — Auch die zuerst mitgetheilte Behauptung Askenasy's beruht auf einem Irrthume. Bringt man zu einer Chlorophyll-Lösung nur eine Spur Salzsäure, so verfärbt sich die erstere in der gleichen Weise, als hätte man ein kleines Quantum einer organischen Säure hinzugefügt, eine Beobachtung, auf welche, wie ich glaube, zuerst von Micheli¹⁾ aufmerksam gemacht wurde und von deren Richtigkeit man sich leicht überzeugen kann. Durch Einwirkung concentrirter Salzsäure erhält man das blaugrüne Phyllocyanin Fremy's, welches seinem spectroscopischen Verhalten nach, wie von Micheli, G. Kraus²⁾ u. A. genügend dargethan wurde, nicht mehr mit dem Chlorophyll der lebenden Pflanze zu identificiren ist und welches heute wohl schon allgemein als ein Zersetzungsproduct des natürlichen Chlorophylls angesehen wird. Ich habe nach Fremy's Methode dargestelltes festes Phyllocyanin, in Salzsäure gelöst, frei von der für das Chlorophyll so charakteristischen rothen Fluorescenz gefunden, was wohl auch dafür spricht, dass diese Substanz mit dem natürlichen Chlorophyll nicht übereinstimmt. Zur Beurtheilung des Einflusses starker Säuren auf Chlorophyll lasse ich hier noch je eine Stelle aus den Arbeiten von Micheli und Carl Kraus folgen. Ersterer sagt: „Das Licht entfärbt die mittelst SO_3 oder HCl (aus Chlorophyll-Lösungen) erhaltene grüne oder blaue Farbe nicht; es ist dieselbe folglich eine andere als die des Chlorophylls“. (Siehe bot. Zeit. 1867. p. 342.) In C. Kraus' Arbeit l. c. p. 156 heisst es: „Lässt man auf alkoholische Chlorophyll-Lösungen Salzsäure, Salpetersäure oder Schwefelsäure einwirken, so färbt sich die Flüssigkeit gelb, dann allmählig blau, am raschesten mit Salpetersäure, so dass eine Oxydation damit verbunden zu sein scheint. Aus diesem Verhalten folgt auch, dass Blau als solches nicht ursprünglich im Chlorophyll vorhanden gewesen sein konnte. Schüttelt man diese blau gewordene Chlorophyll-Lösung mit Benzol, so färbt sich dies gelb, die untenstehende Alkohol- und Salzsäure enthaltende Schicht ist indigoblau oder auch grün, je nach Menge oder Concentration der Säure. (Fremy's Versuch in anderer Form)“. — Will man, wie dies nicht nur von Askenasy, sondern auch von Anderen geschehen ist, die aus Chlorophyll durch die Wirkung von Säure entstehende Substanz „modificirtes Chlorophyll“ nennen, so kann man allerdings dagegen wenig einwenden; festgehalten aber muss werden, dass dieses „modificirte Chlorophyll“ bereits ein ganz anderes chemisches Individuum ist als das in der lebenden Pflanze auftretende Chlorophyll. Es scheint desshalb nur gerechtfertigt, die Säuren als Substanzen aufzufassen, welche das Chlorophyll als solches zerstören.

Auch die Gerbstoffe (Gerbsäuren) üben einen ähnlichen Einfluss auf Chlorophyll-Lösungen, wie die gewöhnlichen organischen und unorganischen Säuren aus; nur scheint mir die unmittelbare Wirkung dieser Substanzen eine weitaus schwächere zu sein, nach Versuchen zu schliessen, die sich mit der Einwirkung alkoholischer Tanninlösungen auf alkoholische Chlorophyll-Lösungen befassen. — Ueber die Einwirkung des Gerbstoffes auf Chlorophyll hat jüngsthin auch Carl Kraus³⁾ eine Beobachtung veröffentlicht. Er findet, dass die braunschwarze Färbung der Chlorophyll-Körner in absterbenden Blättern gerbstoffreicher Gewächse, z. B. von Weiden oder Pappeln, von einer directen Einwirkung

1) Siehe Bot. Zeitung. 1867. p. 341.

2) L. c. p. 73 ff.

3) L. c. p. 235.

des Gerbstoffes herrührt, und erschliesst dieses Verhalten aus der Reaction des Gerbstoffes auf alkoholische Chlorophyll-Lösungen. A. a. O. heisst es: „Versetzt man eine alkoholische Chlorophyll-Lösung mit Gerbstoff, so wird sie sofort gelb und gibt einen schmutzigen flockigen Niederschlag, der beim Auswaschen mit Alkohol als braunschwarze Masse bleibt“.

Meine Wahrnehmungen über die Wirkung der Gerbsäure auf Chlorophyll will ich hier im Kurzen schildern, da selbe mit den eben citirten Beobachtungsergebnissen Carl Kraus' nicht ganz übereinstimmen.

Zu meinen Versuchen dienten concentrirte Lösungen von Roh-Chlorophyll in 35-, beziehungsweise 70procentigem Alkohol, bereitet aus den Blättern von Raygras, Spinat oder *Celtis australis*. Die Gerbstofflösung wurde aus reinem Tannin, welches in 35-, beziehungsweise 70procentigem Alkohol bis zur Sättigung gelöst wurde, bereitet. Die Resultate waren im Wesentlichen die gleichen, ob ich den hoch- oder den niederprocentigen Alkohol, ob ich das eine oder andere Chlorophyll-Materiale benützte. — Durch Vermischung der Gerbstofflösungen mit den Roh-Chlorophyll-Extracten tritt eine schwache Verfärbung der letzteren ein; dieselben nehmen eine schmutzig grünbräunliche Farbe an, als wenn die ursprüngliche Lösung mit einer Spur einer Säure (z. B. Essigsäure) versetzt worden wäre; und die nunmehr im Spectrum erkennbaren Unterschiede stimmen mit denen überein, welche in den Roh-Chlorophyll-Extracten durch kleine Mengen von Säuren hervorgerufen werden. Eine sofortige Fällung erhielt ich durch Mischung von alkoholischen Tannin-Lösungen und Roh-Chlorophyll-Extracten nicht, mochte ich viel oder wenig von den ersteren zu den letzteren hinzufügen. Aus diesem Gemische schied sich erst nach Tagen eine kleine Menge eines schmutzig grünlichbraunen Niederschlages ab. Auf Zusatz von Wasser erhält man nach kurzer Zeit einen reichlichen, indess zum grössten Theile in Alkohol löslichen Niederschlag. Die gleiche Fällung erhielt ich auch, wenn ich zu den weingeistigen Roh-Chlorophyll-Extracten wässrige Tannin-Lösungen hinzufügte. Dieser Niederschlag, offenbar identisch mit der aus der Mischung von weingeistigen Roh-Chlorophyll-Extracten und weingeistigen Tannin-Lösungen durch Wasserzusatz gewonnenen Fällung, ist zweifellos ein Gemisch mehrerer Körper, indem die in Wasser unlöslichen, von den alkoholischen Roh-Chlorophyll-Extracten in Lösung gehaltenen Substanzen durch das zugefügte Wasser einfach herausgefällt wurden. Die weitaus grösste Menge auch dieses Niederschlages löst sich wieder auf Zusatz von Alkohol.

Die Wirkung der Gerbesäure auf das Chlorophyll wird eine ausgiebigere, wenn diese Substanz im gelösten Zustande bei reichlichem Zutritt von Luft mit den Roh-Chlorophyll-Extracten in Berührung steht. Versetzt man eine concentrirte Roh-Chlorophyll-Lösung mit der gleichen Menge von concentrirter alkoholischer Gerbstofflösung, lässt man zu einem Theile des Gemenges reichlich Luft Zutreten, indem man es in einer flachen Schale der Luft aussetzt, und schützt man einen anderen Theil des Gemisches vor reichlichem Luftzutritt dadurch, dass man die Flüssigkeit in eine enge Probirröhre füllt und letztere dicht verschliesst, so wird man finden, dass aus ersterer Flüssigkeit sich schon nach einigen Stunden eine kleine Menge eines schmutzig bräunlichen Niederschlages abscheidet, selbst wenn man dafür Sorge trug, dass der durch Verdampfung verloren gegangene Alkohol wieder ersetzt wird; während die in der Eprouvette verschlossen gehaltene Flüssigkeit nach dieser Zeit kaum mehr als eine schwache Trübung zeigt. — Einige Versuche schienen mir auch darauf hinzudeuten, dass die Entstehung eines

Niederschlag aus einem Gemische von alkoholischem Roh-Chlorophyll-Extract mit alkoholischer Tannin-Lösung bei Gegenwart von Luft durch das Licht begünstigt wird.

Aus meinen hier angeführten Beobachtungen geht hervor, dass man zweierlei Wirkung der Gerbsäure auf das Chlorophyll unterscheiden müsse; nämlich die unmittelbare Wirkung, welche der einer sehr schwachen Säure gleichkömmt (bekanntlich reagiren die Gerbsäuren schwach sauer), und ferner eine schwache Oxydation des Chlorophylls durch den atmosphärischen Sauerstoff, wobei die Gerbsäure wahrscheinlich als Sauerstoffüberträger wirkt und eine Verbindung der Gerbsäure mit dem veränderten (oxydirten) Chlorophyll zu entstehen scheint.

Die Wirkungen der Gerbsäure auf das Chlorophyll ist eine nur schwache. Die folgenden Untersuchungen werden auch lehren, dass selbst diese Wirkungen in der lebenden Zelle sich nicht vollziehen können, oder doch so schwach ausfallen, dass sie unserer Wahrnehmung entgehen.

Dass die Wirkungen der Gerbsäure in der getödteten Zelle sich indess so weit steigern können, dass jene Bräunungen der Chlorophyll-Körner zu Stande kommen, welche C. Kraus an absterbenden Weiden- und Pappelblättern wahrnahm, und die er, durch Einwirkung der Gerbstoffe auf das Chlorophyll hervorgebracht, deutete, halte ich für sehr wahrscheinlich. Nur wird man sich diese Einwirkung nicht wie C. Kraus als eine directe vorstellen dürfen. Die Zellen, in welchen diese Bräunung der Chlorophyll-Körner stattfindet, müssen zunächst todt sein, das Chlorophyll kömmt nun erst mit der Gerbsäure direct in Berührung und es entsteht modificirtes Chlorophyll. Wirkt auf letzteres Sauerstoff ein, dann erst sind die Vorbedingungen zur Entstehung jener braunen Verbindung gegeben, welche sich aus Chlorophyll-Lösungen durch Gerbstoffe ausfällen lässt.

Wie ich schon früher nachgewiesen habe¹⁾, so wirkt auch das Terpentinöl zerstörend auf das Chlorophyll. Es ist unter den bekannten Lösungsmitteln des Chlorophylls das einzige, welches selbst bei Abschluss von Licht eine Zersetzung des Chlorophylls hervorruft. Weingeistige oder ätherische Lösungen des Chlorophylls verändern sich im Finstern, selbst bei ungehemmtem Sauerstoffzutritt nicht, während Lösungen dieses Körpers in Terpentinöl im Dunkeln sich alsbald verfärben. Auch andere Terpene und wahrscheinlich auch manche andere chemische Individuen des Pflanzenkörpers, welche man gleich dem Terpentinöl früher für Ozon-Erreger²⁾ gehalten hat, dürften sich ähnlich verhalten.

Auf welchem Prozesse die Zerstörung des Chlorophylls durch Terpentinöl und andere ähnlich wirkende Körper beruht, scheint noch nicht genau festgestellt zu sein³⁾. Für unsere Betrachtung genügt es wohl völlig, wenn ich nachweise, dass das Terpentinöl allein diese Wirkung nicht auszuüben vermag, sondern dass dasselbe bloß als Sauerstoffüberträger wirkt. Dies aber geht aus folgenden Versuchen hervor. Sauerstofffrei

¹⁾ Wiesner: Arbeiten des pflanzenphysiologischen Institutes der Wiener Universität. Untersuchungen über die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wissensch. 69. Bd. April 1874.

²⁾ Vgl. Gmelin-Kraut's Handbuch der Chemie. I. 2. p. 22 ff. Berthelot: Ann. Chim. Phys. (3). 58. p. 426.

³⁾ Nach Houzeau nimmt das Terpentinöl das sechzehnfache Volum Sauerstoff auf ohne gesättigt zu sein und bildet hiebei nicht, wie früher angenommen wurde, Ozon, sondern eine leicht zersetzbare, stark oxydirende Sauerstoffverbindung. (S. Gmelin-Kraut, l. c. p. 25.)

gemachte Lösungen des Chlorophylls in Terpentinöl dem Zutritt des atmosphärischen Sauerstoffs entzogen, verändern sich nicht weder im Lichte noch im Finstern; auf gewöhnliche Weise bereitete, nämlich durch Ausschütteln aus weingeistigen Roh-Chlorophyll-Extracten gewonnene Chlorophyll-Lösungen in Terpentinöl verfärben sich, besonders rasch bei ungehemmtem Luftzutritt und starker Beleuchtung, aber auch bei Ausschluss des Lichtes.

Ausser Säuren, sauer reagirenden Salzen, Gerbstoffen und Terpentinöl kommen wahrscheinlich noch andere Stoffe in den Blattgrün führenden Geweben vor, welche gleich den genannten, mit dem Chlorophyll in directer Berührung, letzteres zerstören. Da mir aber in dieser Beziehung keine anderen als die bereits mitgetheilten Erfahrungen zu Gebote stehen, so gehe ich gleich zur Betrachtung des zerstörenden Einflusses, den das Licht auf das Chlorophyll ausübt, über.

Dass das Licht zerstörend auf das Chlorophyll einwirkt, ist länger bekannt, als gewöhnlich angenommen wird. Schon vor etwa einem Jahrhundert hat Senebier¹⁾ gefunden, dass Lösungen des Chlorophylls, dem Sonnenlichte ausgesetzt, ihre Farbe verlieren. Er hat auch in überzeugender Weise dargethan, dass das Licht zu dieser Zersetzung nicht ausreicht, sondern dass letztere als eine gleichzeitige Wirkung des Lichtes und der atmosphärischen Luft (nämlich des Sauerstoffes derselben) angesehen werden muss.

In neuerer Zeit sind diese Beobachtungen Senebier's nicht nur bestätigt worden, es wurde auch nachgewiesen, dass die chlorophyll-zerstörende Kraft des Lichtes mit der Zunahme der Lichtintensität rasch wächst, dass die am meisten leuchtenden Strahlen des Lichtes (die gelben und beiderseits benachbarten) von allen Antheilen des Spectrums das Chlorophyll am kräftigsten zerstören, und dass die Geschwindigkeit der Chlorophyll-Zerstörung von der Art des Lösungsmittels abhängig, und der Concentration der Lösung umgekehrt proportionirt ist²⁾.

Welchen Antheil die Lösungsmittel des Chlorophylls bei dessen Zerstörung durch Oxydation im Lichte haben, ist noch nicht genau bekannt. Ob die Geschwindigkeit der Zerstörung des in verschiedenen Lösungsmitteln enthaltenen Chlorophylls unter sonst gleichen äusseren Bedingungen blos von der Fähigkeit dieser Flüssigkeiten abhängt, Sauerstoff zu absorbiren, muss noch durch besondere Untersuchungen festgestellt werden. Thatsache ist aber, dass in Lösungsmitteln des Chlorophylls, welche wenig Sauerstoff absorbiren, die Zerstörung des Chlorophylls langsam, in jenen, welche viel von diesem Gase aufnehmen, rasch erfolgt. Sehr langsam wird das in Aether gelöste, rascher das in Alkohol, und noch weitaus geschwinder das in Terpentinöl gelöste Chlorophyll im Lichte bei Gegenwart des Sauerstoffs zerstört.

Wie vorherzusehen war, erwies sich auch festes Chlorophyll — aber selbstverständlich nur bei Gegenwart von Sauerstoff — als im Lichte zerstörbar. Da nun das Chlorophyll im Lichte bei Gegenwart von Sauerstoff zerstört wird, in welcher Form immer auch der Versuch ausgeführt wurde, ob festes oder gelöstes Chlorophyll zum Versuche diene, so lässt sich erwarten, dass auch in der vom Sonnenlichte getroffenen grünen Pflanze, deren Chlorophyll führende Gewebe reich an absorbirtem Sauerstoff sind, eine

¹⁾ Physikalisch-chemische Abhandlung über den Einfluss des Sonnenlichtes auf die drei Reiche der Natur. Uebersetzung aus dem Französischen. Leipzig, 1785. 3 Thl. p. 1 ff. Das Original erschien zu Genf, drei Jahre früher.

²⁾ Vgl. Wiesner, l. c. p. 349 ff.; woselbst auch die wichtigere Literatur über diesen Gegenstand nachzusehen ist.

Zerstörung des Chlorophylls stattfindet, und dass, wenn nicht besondere Einrichtungen zur Erhaltung des bereits gebildeten grünen Pigmentes getroffen sind, diese Zerstörung grosse Dimensionen annehmen muss. In einem der nachfolgenden Abschnitte werde ich die bis jetzt aufgefundenen, für die durch das Licht hervorgerufene Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze sprechenden, indess nur spärlich bekannt gewordenen Thatsachen mittheilen, und einige neue hierauf bezügliche Beobachtungen zur Kenntniss bringen.

II. Undurchlässigkeit des Protoplasma für einige auf das Chlorophyll zerstörend einwirkende Begleiter dieser Substanz.

Dass das Chlorophyll in Berührung mit selbst nur kleinen Mengen sauer reagirender Körper zerstört wird, wurde oben genügend hervorgehoben. Da nun in den Chlorophyll führenden Zellen ein stets mehr oder weniger deutlich sauer reagirender Zellsaft vorkömmt, so fragt es sich, wie so das grüne Pigment neben diesen sauren Substanzen, die erfahrungsgemäss entweder saure Salze oder freie organische Säuren sind, bestehen könne.

Von vornherein ergeben sich schon zur Erklärung dieser Erscheinung zwei Möglichkeiten: entweder kommen jene sauren Substanzen mit den Chlorophyll-Körnern oder anderen Chlorophyll-Körpern der Zelle nicht in Berührung, oder das grüne Pigment dieser organisirten Inhaltkörper zeigt gar nicht dasselbe Verhalten gegen Säuren, wie das aus den Roh-Chlorophyll-Extracten abscheidbare Chlorophyll.

Die letztere Möglichkeit dürfte wohl auszuschliessen sein, da die Chlorophyll-Körner sich optisch wie Roh-Chlorophyll-Lösungen verhalten, und diejenigen Thatsachen, welche dafür zu sprechen scheinen, dass in den Chlorophyll-Lösungen schon verändertes Chlorophyll enthalten ist, noch ganz andere Erklärungen zulassen. Wenn z. B. Carl Kraus¹⁾ sagt, dass es kein Mittel gebe, um aus grünen Blättern durch Benzol das Chlorophyll auszuziehen, der durch Alkohol extrahirbare Farbstoff aber mit dem grünen Pigmente der Pflanze nicht mehr identisch ist, so ist darauf nur zu erwidern, dass letzteres erst bewiesen werden müsse²⁾, ersteres sich aber in einfacher Weise dadurch erklärt, dass gewisse Lösungsmittel des Chlorophylls, wie Benzol, Toluol, Schwefelkohlenstoff u. a. durch die Gewebe nicht durchtreten können, indem sie entweder vom Protoplasma oder von den Zellmembranen oder von beiden nicht durchgelassen werden. Namentlich scheint das Protoplasma, dessen Undurchlässigkeit für so viele Flüssigkeiten bereits erwiesen ist, dem Eindringen der genannten Körper Widerstand zu bieten³⁾.

Wir wollen nun die zuerst angeführte Möglichkeit prüfen. Das Chlorophyll ist bekanntlich in der Zelle immer an geformtes Plasma gebunden, und erscheint gewöhnlich in Form von Chlorophyll-Körnern, auf die wir hier ausschliesslich Rücksicht nehmen müssen, da

¹⁾ L. c. p. 155.

²⁾ Dies erscheint um so nöthiger, als der Autor nicht eben annimmt, dass wasserhaltiger Alkohol das natürliche Chlorophyll alterire, indem er ausdrücklich sagt: „Durch Ausziehen mit wässerigem Alkohol wird Chlorophyll nicht mehr verändert, als durch Ausziehen mit absolutem Alkohol“.

³⁾ Vgl. Wiesner, l. c. p. 347 ff.

sich meine einschlägigen Beobachtungen bloß auf diese Form beziehen. Die Chlorophyll-Körner entstehen stets im Protoplasma und bleiben, so lange die Zelle lebt, vom lebenden Protoplasma umschlossen. Stirbt die Zelle ab, so ist entweder in der Zelle kein oder nur todttes Protoplasma vorhanden. Im ersten Falle liegen die Chlorophyll-Körner im Zellsafte, im letzteren im abgestorbenen Protoplasma. Lebendes Protoplasma unterscheidet sich aber in vieler Beziehung von todttem, es ist für zahlreiche Körper undurchlässig, z. B. für im Zellsaft gelöste Farbstoffe, für zahlreiche Salze u. s. w. Es liegt nun nahe, anzunehmen, dass dasselbe auch für Säuren und saure Salze undurchlässig ist. Auf das Verhalten des Protoplasma zu concentrirten Säuren, da dasselbe physiologisch ohne Interesse ist, wollen wir hier keine Rücksicht nehmen; es sei nur bemerkt, dass die Erscheinungen der Contraction des Protoplasma auf Zusatz solcher Substanzen deutlich zeigen, dass dasselbe dem Durchtritt dieser Körper wenigstens durch kurze Zeit einen energischen Widerstand entgegenstellt. Verhalten sich nun Säuren oder sonstige sauer reagirende Substanzen in jenen Concentrations-Graden, in welchen wir dieselben in den Pflanzen vorfinden, dem Protoplasma gegenüber so wie die oben genannten, so müssen sie gleich dieser nicht nur von dem lebenden Protoplasma nicht durchgelassen, sondern von dem todtten Protoplasma mit Begierde aufgenommen werden.

Ich komme hier auf zwei schon oben (S. 24) mitgetheilte, aber dort noch nicht erklärte Versuche zurück. Ich habe dort gezeigt, dass frische, lebhaft grüne Blätter von *Oxalis acetosella*, deren Zellsaft bekanntlich stark sauer reagirt, im siedenden Wasser sofort ihre lebhafteste Farbe verlieren und schmutzig lichtbräunlich gefärbt werden, und dass sich in gleicher Weise durch Frost zum Erstarren gebrachte und hierauf aufgethaute Blätter derselben Pflanze verhalten.

Diese Versuche lassen sich in folgender, wie ich glaube naturgemässer Weise erklären. Sowohl die Siedhitze als Frost und hierauf folgendes Aufthauen tödten das Protoplasma und machen es für sauer reagirende Körper durchlässiger. Nunmehr treten diese Substanzen in das Protoplasma ein, kommen mit dem Chlorophyll der Chlorophyll-Körner in Berührung und bedingen dessen Zerstörung. Ist diese Vorstellung richtig, so müssen andere Tödtungsmittel des Protoplasma denselben Effect hervorbringen. Und dies ist auch der Fall. Durch Einwirkung von Alkohol auf Blätter von *Oxalis acetosella* gelingt es nicht, grüne Extracte zu erhalten. Zerquetscht man mit Alkohol übergossene Blätter von *Oxalis acetosella*, so erhält man bloß bräunlichgrüne Flüssigkeiten, welche sich spectroscopisch so verhalten, wie alkoholische mit Säuren versetzte Roh-Chlorophyll-Extracte.

Da ein absolut sicherer Nachweis dafür, dass das Chlorophyll der Zelle mit unserem künstlich abgeschiedenen identisch ist, nicht geliefert wurde, so können obige Versuche noch immer die Deutung erfahren, dass gleichzeitig mit der Desorganisation des Protoplasmas der Chlorophyll führenden Zellen und der protoplasmatischen Grundlage des Chlorophyll-Kornes das grüne Pigment des letzteren in jene Form umgewandelt wurde, in welcher es in unseren künstlichen Extracten und Lösungen erscheint; eine offenbar sehr gezwungene Erklärung. Liesse sich die Undurchlässigkeit des lebenden Protoplasmas für die sauren Zellsäfte durch directe Beobachtungen feststellen, so könnte hiedurch die zuletzt gegebene Erklärung als unzulässig dargethan werden. Da aber dies derzeit nicht möglich ist, und wir die Undurchlässigkeit des lebenden Protoplasmas für den sauren Zellsaft nur aus dem Intactbleiben der Chlorophyll-Körner erschliessen, so ist nur als — freilich

aber in hohem Grade — wahrscheinlich anzunehmen, dass als Schutzmittel der Chlorophyll-Körner gegen die zerstörende Kraft der im Zellsafte enthaltenen organischen Säuren und sauren organisch-sauren Salze, die Undurchlässigkeit des lebenden die Chlorophyll-Körner umschliessenden Protoplasma wirksam ist¹⁾.

Es wurde oben gezeigt, dass auch die Gerbstoffe, wenn sie in reichlicher Menge auf Chlorophyll einwirken, eine Zerstörung desselben hervorrufen. Ihre unmittelbare Wirkung auf diesen Körper, und nur mit dieser haben wir es an dieser Stelle zu thun, ist die einer sehr schwachen Säure. Mit dem gleichen Rechte, mit welchem man die Undurchlässigkeit des lebenden Protoplasma für Säuren aus den Beobachtungen erschliessen kann, mit demselben Rechte kann man eine solche auch für die Gerbstoffe annehmen. Kocht man frische Eichenblätter (von *Quercus cerris*, welche 5.39—9.81, von *Quercus sessiliflora*, welche bis über 7 Procent Gerbstoff enthalten, jedenfalls aber als sehr gerbstoffreich anzunehmen sind²⁾), so färben sich die Blätter bräunlichgrün, und es ist nunmehr aus ihnen nicht mehr gewöhnliches intactes, sondern blos „modificirtes Chlorophyll“ nach Ausweis der spectroscopischen Probe ausziehbar. Die durch das Kochen der Blätter gewonnene lichtbräunliche Flüssigkeit zeigt ihren Reichthum an Gerbstoff dadurch, dass sie mit Eisenchlorid eine reichliche blaue, etwas in's Olivengrün ziehende Fällung gibt, aus welcher letztere Beobachtung zu folgern sein dürfte, dass in den Eichenblättern nebeneinander mehrere Gerbstoffe, eisenbläuende und eisengrünende vorkommen. Blätter verschiedener Weidenarten zeigten ein ähnliches Verhalten, wurden nämlich durch Kochen in Wasser, freilich minder intensiv, gebräunt; in den wässerigen Extracten wurde aber durch Eisenchlorid keine blaue, sondern eine olivengrüne Fällung erhalten. Auch die Weidenblätter scheinen ziemlich reich an Gerbstoff zu sein.

Da nun der in den Eichenblättern reichlich auftretende Gerbstoff auf das Chlorophyll erst zerstörend wirkt, wenn das Protoplasma getödtet wird, so lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass der Schutz des Chlorophylls gegen die Wirkung der Gerbstoffe, in der Undurchlässigkeit des lebenden Protoplasma für Gerbstoffe zu suchen ist.

Die Gerbsäure der Eichenblätter ist allerdings nicht mit dem Tannin zu identificiren, die genannten Blätter enthalten nach den Untersuchungen Oser's vielmehr Eichenrindengerbsäure neben Ellagsäure³⁾. Doch ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass die Eichenrindengerbsäure als schwache Säure sich in ihrer unmittelbaren Wirkung auf Chlorophyll

¹⁾ Erst nach Abschluss dieser Arbeit lernte ich den in Flora 1875, Nr. 23, p. 365 ff., enthaltenen Aufsatz des Herrn Dr. C. Kraus über die Wirkung von Pflanzensäuren auf Chlorophyll (Pflanzenphysiologische Untersuchungen. VII.) kennen, worin auch die von mir aufgefundene Zerstörung des Chlorophylls durch den sauren Zellsaft nach Tödtung der die Chlorophyll-Körner umschliessenden Zellen thatsächlich festgestellt wird. In welcher Weise das lebende Protoplasma die von letzterem umschlossenen Chlorophyll-Körner vor der Wirkung organischer Säuren schützt, hat C. Kraus nicht näher erörtert. Er sagt hierüber blos: „In welcher Weise das Protoplasma die Einwirkung der Säuren anfangs neutralisirt, ist nicht bekannt.“

²⁾ Vgl. Johann Oser: Ueber die Gerbsäure der Eiche. Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. zu Wien. 1875. Bd. 72. II. Abth. Juni-Heft. Die Menge des Gerbstoffes der Blätter bestimmte Oser durch Titrirung mit übermangansaurem Kali, und es wurde von ihm aus dem verbrauchten Sauerstoff die Menge des Gerbstoffes — dieser als Tannin angenommen — gerechnet.

³⁾ L. c. Separatabdruck p. 25.

ähnlich dem Tannin (Galläpfelgerbsäure) verhält. — Um hier ins Klare zu kommen, habe ich folgende Versuche angestellt. Lebhaft grüne Gallen, hervorgerufen von *Cynips Kollari*, welche Tannin führen, wurden in zerkleinertem Zustande in Wasser gekocht, schon nach kurzer Zeit wurde deren Chlorophyll zerstört und nahmen die Gewebestücke eine lichtbräunliche Färbung an. Lebhaft ergrünte Erbsenkeimlinge wurden, um das Protoplasma der Zellen zu tödten, in Wasser gekocht. Die ursprüngliche Farbe der Blättchen litt hierbei nicht. Mit Tannin-Lösungen zusammengebracht, änderte sich nach einigen Stunden die grüne Farbe in ein schmutziges Braun ebenso um, wie durch Lösungen von Eichenrindengerbsäure oder durch verdünnte Essigsäure, während die gekochten, aber bloß in reinem Wasser aufbewahrten Keimlinge gar keine Veränderung der grünen Blättchen innerhalb des genannten Zeitraumes wahrnehmen liessen.

Wie oben dargethan wurde, zerstört das Terpentinöl selbst bei Abwesenheit des Lichtes, bei blosser Gegenwart von Sauerstoff das Chlorophyll. Schon die Lage der das Terpentinöl bergenden Harzgänge gegen die Chlorophyll führenden Gewebe, sowohl im Blatte als im Stamm, überhaupt die Thatsache, dass tropfbares Terpentinöl niemals in Chlorophyll führenden Zellen vorkommt, belehren uns darüber, dass eine Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze durch tropfbares Terpentinöl nicht statthaben kann. Ueberdies ist das lebende Protoplasma für Terpentinöl auch undurchlässig¹⁾. — Ueber die Wirkung von Terpentinöldämpfen auf gelöstes Chlorophyll habe ich einige Versuche angestellt, welche zeigten, dass wenn einer Chlorophyll-Lösung in Alkohol eine grosse (limitirte) Menge²⁾ von dämpfförmigem Terpentinöl und atmosphärischer Luft dargeboten wird, bei gewöhnlicher Temperatur und Ausschluss des Lichtes die Wirkung auf das Chlorophyll eine wenn auch schwache, so doch deutlich erkennbare war, indem nach Ablauf von einigen Tagen eine merkliche Veränderung der Färbung der Chlorophyll-Lösung im Vergleiche zu einer gänzlich intact gebliebenen Chlorophyll-Lösung sich einstellte. Ob dämpfförmiges Terpentinöl in intactes Protoplasma einzudringen vermag, ob es durch getödtetes hindurchgeht, konnte ich nicht entscheiden. Ich muss deshalb die Frage, ob Terpentinöldampf in der lebenden Zelle eine Zerstörung des Chlorophylls hervorzubringen vermag, offen lassen.

Nach den vorhergehenden Betrachtungen erscheint das Chlorophyll in Folge der Undurchlässigkeit des die Chlorophyll-Körner einschliessenden Protoplasmas für solche Stoffe des Zellsaftes, welche zerstörend auf das Chlorophyll einwirken, gegen die Wirkung dieser Stoffe geschützt. Ob nicht dennoch eine continuirliche Zerstörung des Chlorophylls durch minimale Quantitäten organischer Säuren und Gerbstoffe, beziehungsweise dämpfförmigen Terpentinöls stattfindet, falls das Protoplasma für die genannten Substanzen nicht absolut undurchlässig, sondern nur schwer durchlässig wäre, bleibt noch fraglich. Thatsächlich konnte ich eine solche Zerstörungsform des Chlorophylls nicht erweisen.

Mit dem Verschwinden des Protoplasmas aus den chlorophyllhaltigen Zellen kömmt der Zellsaft in directem Contact mit den Chlorophyll-Körnern und die im ersteren wohl nie fehlenden sauren Substanzen zerstörten das grüne Pigment in kürzerer oder längerer Zeit. Es scheint, dass dieser Process desto schneller verläuft, je kleiner die Menge der protoplasmatischen Substanz der Chlorophyll-Körner, relativ genommen ist. Ein ähnlicher

1) S. Wiesner l. c.

2) Der Einfachheit des Versuches halber arbeitete ich mit begrenzten Dampf- und Gasmengen.

Effect wie durch den völligen Verbrauch des Protoplasma wird selbstverständlich auch durch das Absterben desselben hervorgebracht: die im todten Protoplasma eingeschlossenen Chlorophyll-Körner kommen nun in Berührung mit dem sauren Zellsaft, welcher das grüne Pigment dieser Gebilde desto rascher zerstören wird, je grösser die Menge der darin enthaltenen freien Säuren, sauren Salze und Gerbstoffe ist.

Die Zerstörung des Chlorophylls beim Reifen der Früchte und beim Absterben der Blätter kömmt zweifellos vorwiegend, wenn nicht gar ausschliesslich, durch die zuletzt angeführten Verhältnisse zu Stande.

Die Gelbfärbung der Blätter im Herbste ist eine Erscheinung, welche auf ganz anderen Ursachen beruht, wie die herbstliche Röthung der Blätter. Ich habe schon bei anderer Gelegenheit dies ausgesprochen. Eine Bemerkung Batalin's¹⁾ könnte leicht zu der Annahme führen, als würde ich eine gegentheilige Ansicht vertreten. Er sagt a. a. O.: „Mohl, Treviranus und Wiesner, welche die herbstliche Färbung der Blätter untersuchten, nehmen an, dass auch hier das Gelb- oder Rothwerden der Blätter in einer Beziehung zum Lichte steht, da im Schatten die Blätter im Herbste längere Zeit grün bleiben“. Batalin bezieht sich hierbei auf meine Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse²⁾. Ich muss dagegen bemerken, dass ich allerdings die herbstliche Röthung der Blätter als in Beziehung zum Lichte stehend für einzelne Fälle sichergestellt habe³⁾; das herbstliche Gelbwerden der Blätter erklärte ich aber an keiner Stelle meiner Arbeit als eine Wirkung des Lichtes, im Gegentheile wies ich mehrfach darauf hin, dass das herbstliche Vergilben der Blätter ganz unabhängig vom Lichte sich einstellt, dass im tiefen Schatten wohl Vergilbung, in der Regel aber keine Röthung der Blätter eintritt, und habe ferner auf das Bestimmteste hervorgehoben, dass die im Schatten stehenden Blätter früher als die dem Lichte exponirten Blätter desselben Holzgewächses vergilben und abfallen. Ich bleibe mit meinen damals ausgesprochenen Ansichten im Einklange, wenn ich die Vergilbung der Blätter als eine Erscheinung auffasse, welche durch die Wirkung der in den Herbstblättern reichlich auftretenden organischen Säuren auf die im verbrauchten oder todten Protoplasma liegenden Chlorophyll-Körner hervorgebracht wird, also als eine Erscheinung, welche vom Lichte ganz unabhängig ist.

1) Ueber die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen. Botan. Zeitung 1874. p. 434.

2) Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissensch. zu Wien. 1871. I. Abth. November.

3) Die Erscheinung der Röthung grüner Organe im Lichte, auf welche jüngsthin Askenasy (Botan. Zeitung 1875. p. 489) die Aufmerksamkeit lenkte, ist schon oft beobachtet worden. Literaturangaben hierüber finden sich in meiner zuletzt genannten Schrift. S. auch H. v. Mohl, Vermischte Schriften, p. 386. Im Sommer dieses Jahres (1875) habe ich über diesen Gegenstand vielfache Beobachtungen gesammelt und einige Versuche angestellt, welche zu dem Resultate führten, dass die an Stengeln und jungen Trieben der Holzgewächse so häufig auftretende einseitige Röthung (z. B. bei *Cornus sanguinea*) vom Lichte abhängig ist, aber bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Lichtintensitäten zur Erzeugung des rothen Pigmentes (durch Säure geröthetes Anthocyan) erfordert werden, dass aber dasselbe rothe Pigment selbst an Stengeln sich auch, wie es scheint, ganz unabhängig vom Lichte zu bilden vermag. An manchen Pflanzen, z. B. an *Geranium Robertianum* (Blätter und Stengel) entsteht das rothe Pigment theils an den Lichtseiten der Organe theils an tief beschatteten Theilen. Eingehende Mittheilungen über diesen Gegenstand behalte ich mir vor.

III. Die Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht in der lebenden Pflanze.

Es ist lange bekannt, dass Pflanzen von geringem oder mittlerem Lichtbedürfniss, namentlich wenn dieselben noch nicht völlig ergrünt sind, plötzlich der Wirkung intensiven Lichtes ausgesetzt, mehr oder minder deutlich verblassen und erst im diffusen Lichte ihre normale grüne Farbe annehmen, vorausgesetzt, dass die Wirkung des grellen Lichtes keine allzu intensive oder allzu lange andauernde war.

Physiologischerseits wurden diese und ähnliche Erscheinungen, die, soferne sie nicht auf durch das Licht hervorgerufene Lageveränderungen der Chlorophyll-Körner zurückzuführen sind, ihren Grund in einer partiellen Zerstörung des Chlorophylls haben, lange nicht beachtet. In den letzten Jahren haben mehrere Forscher, theilweise ganz unabhängig von einander, diese durch das Licht hervorgebrachte Zerstörung des Chlorophylls genauer verfolgt.

Schon H. v. Mohl¹⁾ hat (1837) beobachtet, dass bei einigen immergrünen Gewächsen (z. B. *Pinus*, *Abies*, *Taxus*, *Thuja*, *Juniperus Sabina* etc.) die Farbe der Blätter während des Winters einen auffallend schmutziggelben Ton annimmt, so dass man die Blätter leicht für halb abgestorben halten könnte, wenn dieselben im Frühlinge nicht wieder vollkommen grün werden würden. v. Mohl hat kein Verschwinden, auch keine morphologischen Veränderungen der Chlorophyll-Körner in den Geweben der diese Färbungen zeigenden Blätter wahrgenommen, wohl aber beobachtete er, dass die Chlorophyll-Körner ihre sattgrüne Farbe verlieren und eine gelbliche, röthliche oder bräunliche Färbung annehmen. Eine Beziehung von Licht und Temperatur zu der genannten Erscheinung hat v. Mohl nicht nachgewiesen, sondern nur seine Wahrnehmungen in Betreff des Einflusses von Standort und Boden zu dem mehr oder minder deutlichen Zustandekommen des Phänomens im Kurzen mitgetheilt.

Die von Mohl aufgefundenen Thatsachen scheinen volle dreissig Jahre unbeachtet geblieben zu sein oder haben wenigstens durch so lange Zeit keine weitere Veranlassung zum genaueren Studium der genannten Erscheinungen gegeben. Erst im Jahre 1867 hat Askenasy²⁾, an Mohl's Beobachtungen anknüpfend, die Beobachtung bekannt gegeben, dass der Sonne zugewendete Zweige von *Thuja* im Winter an der Lichtseite häufig braun werden, während die im Schatten befindlichen Triebe ihre grüne Farbe behielten. Im Frühlinge weicht die braune Farbe der grünen. Nach Askenasy ergrünen im Winter gelb gewordene Zweige, „in eine constant warme Temperatur gebracht“, langsam. Eine Untersuchung über die Beziehung von Licht und Wärme zu der genannten Erscheinung hat Askenasy damals nicht durchgeführt, sondern begnügte sich, diese Farbenänderung als eine „Andeutung, dass das Licht nicht ohne Einfluss ist auf das in lebenden Pflanzen enthaltene Chlorophyll“ hinzustellen.

¹⁾ Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter. Vermischte Schriften. p. 376.

²⁾ Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitenden Farbstoffe. Botan. Zeitung. 1867. p. 229.

G. Kraus hat eine grosse Reihe von Beobachtungen und Versuchen¹⁾ über die Farbenänderungen der Blätter wintergrüner Gewächse, die sich auch auf Angiospermen (z. B. *Buxus arborescens*, Mahonien etc.) beziehen, angestellt. Er bestätigte nicht nur Mohl's Auffindungen, sondern machte auch die, wie ich glaube in physiologischer Beziehung sehr bemerkenswerthe Entdeckung, dass bei diesen Processen auch eine Zerstörung ganzer Chlorophyll-Körner eintritt, ja dass ganze Gewebspartien ihrer Chlorophyll-Körner beraubt werden, während die Zellkerne intact bleiben, im Frühlinge aber wieder eine Neubildung der Chlorophyll-Körner stattfindet. G. Kraus bezweifelt die Richtigkeit der von Askenasy ausgesprochenen Meinung, dass nämlich die Verfärbung eine Wirkung des Lichtes sei, und sieht die Erscheinung als Wirkung der Kälte an. Eine einzige Frostnacht genügt nach Kraus, um die ganze Erscheinung des Zerfallens und Verfärbens der Chlorophyll-Körner bei *Buxus*, *Sabina* und *Thuja* hervorzurufen.

In einer späteren Mittheilung über denselben Gegenstand²⁾ hat G. Kraus nachgewiesen, dass das Chlorophyll der in winterlicher Färbung befindlichen Blätter eine Veränderung erfahren hat, indem es die Absorptions-Erscheinungen des „Säure-Chlorophylls“, d. h. ein optisches Verhalten zeigt, wie es dem „durch Säuren veränderten Kyanophyll“ zukömmt. Kraus sagt nach Mittheilung des genannten Factums Folgendes: „Vielleicht darf man sich vorstellen, dass diese Modification (des Chlorophylls) mit einer Einwirkung des sauren Zellsaftes zusammenhängt“. Nach meinen oben (S. 30) gemachten Mittheilungen wird es in der That wahrscheinlich, dass wenigstens einige der von G. Kraus beschriebenen Erscheinungen der winterlichen Laubfärbung ihren Grund darin haben, dass eine partielle Desorganisation des Protoplasmas der Chlorophyll führenden Zellen eingetreten ist, welche den Zutritt des sauren Zellsaftes zu den Chlorophyll-Körnern gestattet, und so eine Zerstörung des grünen Farbstoffes derselben zur Folge hatte. Die Desorganisation des Protoplasmas griff aber in diesen Fällen nicht so tief in das Leben der Zellen ein, als dass eine Tödtung der letzteren hätte eintreten müssen. Vielmehr wäre die durch die Kälte hervorgerufene Verletzung eine heilbare. Auch in dieser Mittheilung hebt G. Kraus die Kälte als die Ursache der Winterfärbung hervor und theilt die bemerkenswerthe Thatsache mit, dass an *Buxus*, *Thuja* und *Taxus* nächtlicher Reif die Verfärbung der Blätter hervorrief, dass aber jene Blätter, welche gedeckt oder im Strauche versteckt, vom Reif nicht getroffen wurden, ihre grüne Farbe beibehielten.

In der zuletzt erschienenen Publication³⁾ über denselben Gegenstand hat G. Kraus seinen früheren Standpunkt in der Frage, betreffend die Ursache der winterlichen Färbung der Blätter nur insoweit geändert, als er die Wirkung der Kälte auf die Chlorophyll führenden Zellen nicht mehr als eine plötzliche, sondern als eine allmähliche ansieht. — Die in diesem Berichte von Kraus mitgetheilten, in Folge Kältewirkung eintretenden Lageveränderungen der Chlorophyll-Körner sind für vorliegende Arbeit interesselos. Ebenso gehe ich auf die von Kraus gemachte Wahrnehmung, dass durch Kälte zerstörtes (modificirtes) Chlorophyll in der Wärme bei Ausschluss von Licht sich wieder in normales Chlorophyll verwandle, hier nicht ein.

1) Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Societät zu Erlangen. 19. December 1871. Bot. Zeitung 1872. p. 109 ff. und p. 127 ff.

2) L. c. 11. März 1871. Bot. Zeitung 1872. p. 558 ff. und 588 ff.

3) L. c. Sitzung vom 21. Februar 1874. Bot. Zeitung 1874. p. 406 ff.

Batalin¹⁾ kritisirt die von Askenasy und Kraus versuchte Deutung der Beobachtungen über die winterliche Färbung der Blätter wintergrüner Gewächse und schliesst sich im Allgemeinen der Anschauung Askenasy's an. Die Argumente, welche er für die Anschauung, dass diese Färbungen eine Folge von Lichtwirkung seien, beibringt, sind für unsere Betrachtung von hohem Interesse.

Schon bei einer früheren Gelegenheit²⁾ hat Batalin darauf hingewiesen, dass starkes Licht das Chlorophyll der Nadelhölzer partiell zerstört, ohne die Chlorophyll-Körner zu verändern. Verblasste Triebe der Coniferen ergrünen nach länger anwährender Beschattung³⁾. An diesen speciellen Fall der im Eingange zu diesem Capitel genannten häufig auftretenden Erscheinung anknüpfend, constatirt Batalin, dass diese auf Zerstörung des Chlorophylls beruhende Verblässungserscheinung nur an solchen Blättern wahrgenommen wird, welche direct von den Sonnenstrahlen getroffen werden. Verblasste Triebe (z. B. an *Chamaecyparis obtusa*) ergrünen im directen Sonnenlichte nicht, wohl aber wenn sie gegen die directe Wirkung der Sonnenstrahlen geschützt werden, z. B. durch Umhüllung mit weissem Papier. Aehnliche Beobachtungen hat Batalin auch an mehreren Angiospermen gemacht. Diese Beobachtungen benützt Batalin⁴⁾ zur Begründung seiner Behauptung, dass die winterliche Färbung der Blätter unter der Wirkung des Frostes nur an den dem starken Lichte ausgesetzten Blättern stattfinden könne, wenn das Chlorophyll durch intensives Licht vorher ganz oder zum Theile zerstört worden ist. Batalin denkt sich also, dass durch die combinirte Wirkung von Licht und Kälte die Winterfarbe (Verfärbung der grünen Organe) zu Stande kömmt; er hat aber diese Vorstellung nicht näher präcisirt.

Jüngsthin hat Askenasy⁵⁾ einen die Kraus-Batalin'sche Streitfrage betreffende Arbeit veröffentlicht, welche wegen einzelner neuer, die Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze betreffenden Beobachtungen unser Interesse verdient.

Askenasy hat Thujen durch 36 Stunden der Einwirkung einer Temperatur von — 9 bis — 20° C. ausgesetzt, dabei aber keine Veränderung in der Färbung der Zweige bemerkt. Diese und einige andere Argumente, welche mit den von Batalin herangezogenen im Allgemeinen übereinstimmen, lassen ihn das Licht als die Ursache der winterlichen Verfärbung der immergrünen Gewächse ansehen, er fügt aber ausdrücklich bei, dass aller Wahrscheinlichkeit nach hiebei noch andere Factoren (z. B. Kälte) massgebend sind, und führt als Grund hiefür die grosse Ungleichheit an, mit welcher die Verfärbung auch bei ganz gleichmässig exponirten Pflanzen eintritt.

Die Auffassung der Winterfärbung immergrüner Gewächse seitens G. Kraus ist also völlig verschieden von jener, welche in grosser Uebereinstimmung miteinander Askenasy und Batalin gewonnen haben. Dass Kraus den Einfluss des Lichtes auf die Zerstörung des Chlorophylls übersieht, liegt wohl auf der Hand; andererseits sind auch die beiden anderen Forscher von einer einseitigen Auffassung der Verhältnisse nicht freizusprechen; unter der grossen Zahl von Beobachtungen, welche Kraus in seinen, die

1) Ueber die Zerstörung des Chlorophylls in den lebenden Organen. Bot. Zeitung. 1874. p. 433 ff.

2) Bericht über die Verhandlungen der botanischen Section der dritten russischen Naturforscher-Versammlung. Kiew. Sitzung vom 22. August 1871. Bot. Zeitung 1872. p. 393.

3) Ueber diese Erscheinung siehe auch Wiesner l. c. IV. Entsteh. des Chlorophylls im Lichte.

4) L. c. p. 438.

5) Bot. Zeitung 1875. p. 457—460; p. 473—481; p. 496—499.

winterliche Färbung der immergrünen Gewächse betreffenden Arbeiten niedergelegt hat, sind einige enthalten, welche zweifellos mit der Wirkung des Lichtes auf das Chlorophyll nichts zu schaffen haben. Eine Arbeit, welche in meinem Laboratorium über diesen Gegenstand durchgeführt wird, dürfte manches zur Klärung der Ansichten beitragen. Ich begnüge mich hier mit den oben hierüber gegebenen Andeutungen.

Eine Hauptfrage in Betreff des Zustandekommens der winterlichen Zerstörung des Chlorophylls in immergrünen Gewächsen ist weder von Batalin noch Askenasy direct beantwortet worden. Die Frage nämlich: Wie kömmt es, dass gerade in jener Zeit, in welcher die tägliche Lichtwirkung eine kurz andauernde und die Intensität des wirk-samen Lichtes eine relativ schwache ist, die Zerstörung des grünen Pigmentes der oben genannten Pflanzen so weit fortschreitet, dass selbe in einzelnen Fällen als eine vielleicht vollständige bezeichnet werden darf? Batalin's oben citirte Annahme einer combinirten Wirkung von Licht und Kälte lässt vermuthen, dass er sich vorstellt, die Chlorophyll-Körner werden durch niedere Temperatur in einen Zustand gebracht, in welchem ihr Pigment durch das Licht leichter zerstörbar wird. Askenasy dürfte sich dieselbe Vorstellung gebildet haben¹⁾, drückt sich aber noch unbestimmter aus. — Insoferne die Erscheinung der winterlichen Verfärbung vom Lichte abhängig, also durch Substanzen des Zellsaftes nicht beeinflusst ist, die zerstörend auf das Chlorophyll wirken und die erst in Folge von Kältewirkung auf das Protoplasma den Zutritt zu den Chlorophyll-Körnern erlangten, dürfte sie eine sehr einfache Erklärung zulassen: in den sich verfärbenden Blättern wird durch das Licht Chlorophyll zerstört, aber bei der niederen Temperatur des Winters kein neues gebildet, die Menge des in stark belichteten Blättern enthaltenen grünen Pigmentes muss mithin während der Vegetationsruhe continuirlich abnehmen.

Askenasy bestätigt die von Batalin beobachtete Thatsache, dass das Licht auch im Sommer durch partielle Zerstörung des Chlorophylls die Farbe verschiedener Pflanzen verändert und führt als Belege hiefür an, dass *Thuidium tamariscinum* an sonnigen Stellen eher gelb als grün aussieht, dass auch andere Moose (*Sphagnum*, *Hylocomium* und andere Hypneen) ähnliche Erscheinungen darbieten und dass überhaupt die im Beginne dieses Capitels hervorgehobene Verblässung von grünen Pflanzen im intensiven Sonnenlichte häufig vorkommt.

Dass in der lebenden grünen Pflanze durch das Licht nicht nur Chlorophyll gebildet, sondern auch gleichzeitig zerstört wird, ist in neuester Zeit von mehreren Forschern hervorgehoben worden. So von Timirjaseff in einer russisch geschriebenen Abhandlung, über deren Ergebnisse Askenasy jüngsthin Mittheilung machte²⁾, von Sorby³⁾ und von mir⁴⁾.

Wenn es auch unschwer gelingt, den experimentellen Nachweis zu liefern, dass in der lebenden Pflanze Chlorophyll im Lichte zerstört wird, so lässt sich der directe Beweis für die gleichzeitige Entstehung und Zerstörung des Chlorophylls im Lichte insolange nicht bringen, als die chemischen Processe der Entstehung und Zerstörung des Chlorophylls nicht aufgeklärt sind. Was Timirjaseff und Sorby hierüber

¹⁾ L. c. p. 458.

²⁾ L. c. p. 473 ff.

³⁾ L. c. On comparative vegetable chromatology. (S. oben Anmerkung p. 22.)

⁴⁾ L. c. Vorl. Mitth. Bot. Zeitung 1874. p. 116 ff.

ausgesprochen haben, sind nur Vermuthungen. Ich stützte mich bei Bildung meiner Anschauungen auf folgende Thatsachen, die ich nicht nur zum besseren Verständnisse des Folgenden hier kurz zusammenfasse, sondern weil es nach Askenas'y's jüngster Mittheilung¹⁾ den Anschein hat, als würde ich auf einen einzigen zweifelhaften Versuch hin, auf welchen ich weiter unten noch zu sprechen kommen muss, mir meine Vorstellungen über diesen Gegenstand zurechtgelegt haben.

Ich constatire in der genannten Abhandlung Folgendes:

Die Lichtintensität, bei welcher das Chlorophyll zu entstehen beginnt, ist eine viel geringere als jene, bei welcher gelöstes Chlorophyll zerstört wird.

Verdünnte Chlorophyll-Lösungen werden unter sonst gleichen Lichtverhältnissen rascher zerstört als concentrirte. Jugendliche, im Ergrünen begriffene Chlorophyll-Körner verhalten sich im Lichte sowie verdünnte, sattgrüne sowie concentrirte Chlorophyll-Lösungen.

Lässt man etiolirte Keimlinge im Lichte verschiedener Brechbarkeit ergrünen, so erfolgt bei geringen Lichtintensitäten, bei welchen noch keine Zerstörung gelösten Chlorophylls stattfindet, das Ergrünen der Keimlinge zuerst im gelben, zuletzt im blauvioletten Licht. Lässt man das Ergrünen in verschieden brechbarem Lichte bei Lichtintensitäten vor sich gehen, welche bereits zerstörend auf Chlorophyll-Lösungen wirken, so treten in der Reihenfolge des Ergrünes bereits Störungen ein. Bei hoher Lichtintensität kehrt sich die im schwachen Lichte erzielte Reihenfolge des Ergrünes geradezu um. Nunmehr erfolgt das Ergrünen zuerst im blauvioletten, zuletzt erst im gelben Lichte. Ja es kann die Intensität des Lichtes so weit gesteigert werden, dass wohl noch im blauvioletten, nicht aber in gelbem ein Ergrünen der Keimlinge mehr eintritt. Mit der Steigerung der Lichtintensität dürfte schliesslich für jede Lichtfarbe das Ergrünen aufhören. Um eine naturgemässe Erklärung dieser Erscheinungen zu geben, wird man geradezu zu der Annahme einer gleichzeitigen Bildung und Zerstörung des Chlorophylls gedrängt. Es ergibt sich dann die jedesmalige Chlorophyll-Menge als Differenz zwischen dem gebildeten und zerstörten Chlorophyll, welche Differenz bei einer bestimmten Intensität wahrscheinlich für jede Lichtfarbe den Werth Null erreicht. Ueber diese Lichtintensität hinaus kann kein Chlorophyll mehr entstehen.

Die von mir aufgefundenen Thatsachen zwingen zu der Annahme, dass innerhalb gewisser Lichtintensitäten in der lebenden Pflanze eine gleichzeitige Bildung und Zerstörung des Chlorophylls stattfindet. Diese Annahme benutzte ich, um in der genannten Abhandlung eine Reihe von Erscheinungen zu erklären, die wie das intensive Ergrünen vieler Pflanzen bei mittlerer Helligkeit, das Erbleichen derselben im intensiven Sonnenlichte, das schwierige Ergrünen mancher Pflanzen (z. B. der Coniferentriebe) im hellen Lichte, wohl bekannt gewesen sind, aber bis dahin ziemlich unverständlich geblieben waren.

Obgleich nach dem Vorhergehenden die Zerstörung des Chlorophylls im Lichte durch directe Wahrnehmungen an lebenden Pflanzen ohne Vornahme besonderer quantitativer Versuche sich constatiren lässt, und die schon oben mitgetheilte Thatsache, dass Chlorophyll in jeder Form, fest oder gelöst bei Gegenwart von Sauerstoff im Lichte stets zerstört wird, auch eine Zerstörung des Pigmentes in der lebenden Pflanze als gewiss erscheinen lässt, so will ich doch ein Experiment mittheilen, welches in klarer Weise die Zerstörung des Chlorophylls durch das Licht in der lebenden Pflanze darlegt; weil durch eine Modifi-

¹⁾ Bot. Zeitung. 1875. p. 480.

cation dieses Versuches sich die bereits genannte leichte Zerstörbarkeit des grünen Pigmentes jugendlicher, im Ergrünen begriffener Chlorophyll-Körner durch das Licht und das gegentheilige Verhalten herangewachsener sattgrüner Chlorophyll-Körner in überzeugender Weise geben lässt, als dies in meiner oben genannten Abhandlung geschehen ist.

Ich wählte aus etwa hundert unter gleichen Verhältnissen zur Entwicklung gekommenen etiolirter Erbsenkeimlinge dreissig möglichst gleich aussehende Individuen aus, von denen je zehn in einem Gefässe sich befanden, und liess selbe in tiefem Schatten schwach ergrünen. Die ergrüntten Organe von zehn solchen in einem der drei Gefässe befindlichen Erbsenpflänzchen wog ich zuerst im frischen Zustande (das Gewicht betrug 0.558 Gramm), zerkleinerte sie unter Aufguss von Alkohol im Porzellanmörser, und zerrieb sie unter oftmaligem Zuguss von Alkohol so lange, bis sich in dem abgegossenen Alkohol nach Prüfung auf Fluorescenz kein Chlorophyll mehr nachweisen liess. Das alkoholische Roh-Chlorophyll-Extract wurde gesammelt und nach und nach so lange mit Alkohol verdünnt, bis in einer centimeterdicken Flüssigkeitsschichte keine Fluorescenz mehr nachweisbar war. Die Menge des Extractes betrug 422.5 Cub. C. — Nunnmehr wurden die übriggebliebenen zwanzig Pflanzen von einem Glassturz, der in eine dünne Wasserschichte tauchte, überdeckt, um starke Transpiration zu verhindern, und durch vier Stunden der Wirkung grellen Sonnenlichtes ausgesetzt. Hienach bestimmte ich von zehn Pflanzen das Lebendgewicht und erschöpfte auch diese in gleicher Weise wie die ersten zehn Pflanzen mit Alkohol. Das Frischgewicht der grünen Theile dieser Pflanzen betrug 0.544 Grm., die Menge des alkoholischen bis zum Verschwinden der Fluorescenz verdünnten Extractes 315.2 Cub. C. Auf 1 Grm. Lebendgewicht reducirt, beträgt die Menge des alkoholischen Extractes der ersten zehn (der Sonne nicht ausgesetzt gewesenen) Pflanzen 757.1, der zweiten zehn (in der Sonne gestandenen) 579.4 Cub. C. Aus diesem Versuche ist ersichtlich, dass unter den gegebenen Verhältnissen und unter der Voraussetzung, dass in den zum Versuche benutzten Pflänzchen die Chlorophyllmenge dem Lebendgewicht der grünen Organe direct proportionirt ist, die besonnten Individuen 23.4 Procent Chlorophyll im Lichte verloren haben.¹⁾ Um zu constatiren, dass dieser Verlust an Chlorophyll in normal gebliebenen Pflanzen stattgefunden hatte, liess ich die dritte Partie von Versuchspflänzchen, welche denselben Lichtwirkungen ausgesetzt war wie die zweite, unter günstigen Vegetationsbedingungen weiterwachsen. Es stellte sich dabei heraus, dass diese Pflanzen durch den Verlust an Chlorophyll, den sie in Folge plötzlicher greller Beleuchtung erfahren hatten, keinerlei Schaden genommen hatten; sie entwickelten sich normal weiter. — Eine Wiederholung dieser Versuchsreihe ergab mit der eben geschilderten gleichsinnige Resultate.

Ich habe oben mitgetheilt, dass ich die Zerstörbarkeit des Chlorophylls im Gewebe unter gleichen Bedingungen desto grösser gefunden habe, je geringer die Menge des grünen Pigmentes in den Chlorophyll-Körnern war. Der Versuch, welcher mich dabei leitete, bestand darin²⁾, dass ich Gewebsstücke, welche entweder halb oder völlig ergrünte Chlorophyll-Körner führten, im Wasser liegend, dem Sonnenlichte aussetzte. Die schwach ergrüntten Chlorophyll-Körner verloren schon nach einigen Stunden ihr ganzes Chlorophyll, während die sattgrün gefärbten Körner sich tagelang ganz unverändert zeigten,

¹⁾ Ueber diese Quantitätsbestimmung des Chlorophylls vgl. Wiesner in: Flora, 1874 Nr.

²⁾ Siehe Wiesner l. c. III. Das Verhalten der Chlorophyllkörner im Licht und im Dunkeln.

selbst wenn sie täglich mehrere Stunden der Insolation ausgesetzt waren. Es schien mir um so mehr berechtigt, aus diesem Versuche den Schluss zu ziehen, dass halb ergrünte Chlorophyll-Körner ihr grünes Pigment im Lichte viel rascher als sattgrüne verlieren, als ja bekannt ist, dass selbst zerschnittene Blätter im Lichte Kohlensäure zerlegen und Sauerstoff ausscheiden. Askenasy hat nun diesen Versuch als nicht stichhältig bezeichnet. Es sei keine Gewähr vorhanden, dass die Zellen der Gewebstücke, mit welchen ich operirte, auch noch lebend waren. Wenn es mir auch möglich scheint, Gründe für die Zulässigkeit meines in Rede stehenden Versuches anzugeben, so ziehe ich es doch vor, hier ein neues Experiment über die Zerstörbarkeit halb und völlig ergrünter Chlorophyll-Körner im Lichte namhaft zu machen, dem, glaube ich, Beweiskraft nicht abgesprochen werden kann.

Ich habe schon oben mitgetheilt, dass schwach ergrünte Keimlinge von Erbsen im grellen Sonnenlichte thatsächlich Verluste an Chlorophyll erleiden. Macht man nun mit lebhaft ergrüntem Erbsenpflanzen die oben geschilderten Insulationsversuche durch, so ergibt sich keine merkliche Abnahme im Chlorophyll-Gehalte, selbst wenn die Besonnung bei grosser Intensität des wirksamen Lichtes drei Stunden anwährte. Erst wenn dieser Versuch acht bis eilf Stunden anwährte, konnte ich eine merkliche (cca. 2—5procentige) Abnahme des Chlorophylls constatiren.

IV. Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze gegen die Wirkungen intensiven Lichtes.

Im vorigen Abschnitte ist dargethan worden, dass das Chlorophyll durch grelles Licht in der lebenden Pflanze zerstört wird und dass das grüne Pigment jugendlicher, im Ergrünen begriffener Chlorophyll-Körner besonders rasch dem Lichte verfällt, während tief ergrünte Chlorophyll-Körner eine auffallende Resistenz gegen die Wirkung intensiver Beleuchtung bekunden.

Es lässt sich desshalb erwarten, dass natürliche Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls, namentlich halb ergrünter Chlorophyll-Körner bestehen.

In der That zeigt es sich, dass zahlreiche und höchst mannigfaltige, diesem Zwecke dienliche Schutzmittel existiren. Dieselben sind entweder im natürlichen Vorkommen oder in der Organisation der Pflanze begründet. Im ersteren Falle gedeiht die Pflanze nur unter dem Schutze anderer Gewächse oder überhaupt nur im tiefen Schatten, im letzteren sind die ergrünenden Organe so organisirt, dass intensives Licht nicht in dieselbe einzudringen vermag, oder sie entwickeln sich unter dem Schutze anderer wenig oder nicht lichtempfindlicher Organe, oder aber ihre Lage gegen die Richtung des einfallenden Lichtes hebt dessen Wirkung mehr oder minder vollständig auf.

Die Mannigfaltigkeit der diesbezüglichen Einrichtungen ist eine so ausserordentlich grosse, dass ich auf eine erschöpfende Darlegung derselben verzichten muss, und mich damit begnüge, an einigen häufiger verbreiteten den Nachweis ihrer Existenz zu liefern.

1. Die im tiefen Schatten lebenden Gewächse zeigen in der Regel keinerlei ausgesprochene in der Organisation gelegene Schutzmittel zur Erhaltung des Chlorophylls. Dies lehren z. B. im Schatten lebende Moose: das Licht trifft unmittelbar auf die chlorophyllführenden Zellen der Blätter. Auf sonnigen Standorten verbleichen sie und verkümmern. Die Blätter der an sonnigen Standorten vorkommenden Moose haben allerdings

die gleiche Organisation; aber bei diesen schützen sich die Blätter durch ihren dichtgedrängten Stand. Man erinnere sich nur an die bekannte, häufig auf freien Stellen vorkommende *Funaria hygrometrica* Hedw., deren obere, dem Lichte exponirten Blättchen sich zwiebelförmig oder knospenartig zusammendrängen, aber sich dennoch rasch verfärben oder an *Bryum argenteum* L., dessen dem Lichte zustrebende Blättchen dichter gedrängt stehen als die am unteren Theile des Stengels in Schattenlage befindlichen, aber dennoch nur so wenig Chlorophyll zu erhalten vermögen, dass sie fast ungefärbt erscheinen. — Die im Schatten lebenden krautartigen Gewächse bieten ihre jugendlichen, in Chlorophyll-Bildung begriffenen Blättchen direct dem Lichte dar; die jungen Stengelglieder sind im Vergleiche zu jenen an starkes Licht gewöhnten Pflanzen lang, die jungen Blätter gelangen nicht im Schlagschatten der älteren zur Entwicklung und zeigen meist auch keine andere als die in der Blattstellung begründete Orientirung. Gelangen solche Pflanzen in relativ starkem Lichte zur Entwicklung, so ändern sie, sofern sie überhaupt so grelle Beleuchtung ertragen, ihren Habitus: die Stengelglieder verkürzen sich, die Blätter nehmen in Folge dessen eine gedrängtere Lage an, die jüngsten bergen sich nunmehr im Schlagschatten der älteren, die jungen Blätter stehen dann zumeist in der Richtung der tragenden Axe ziemlich aufrecht, und sind hiedurch der Wirkung der bei hohem Sonnenstande auf sie fallenden Strahlen, welche nur unter sehr kleinen Winkeln auf sie treffen können, entrückt. — Ich habe diese Verhältnisse unter anderen sehr schön bei *Lysimachia Nummularia* ausgesprochen gefunden. Im tiefen Schatten vorkommend, stehen die jüngsten Blätter an relativ langen Stengelgliedern. Ungedeckt von den älteren Blättern treten sie gleich ans Licht; wenig aufgerichtet zeigen sie bald schwachen Heliotropismus, der sich später steigert und die bekannte zweizeilige Anordnung der am Boden liegenden Blätter hervorruft. An Standorten, wo die Pflanze kräftigeren Lichtwirkungen ausgesetzt ist, durch kurze Zeit selbst directem Sonnenlichte, erscheinen die jüngsten Internodien bereits verkürzt, so zwar, dass die Blätter dichter gedrängt, die jüngeren im Schlagschatten der älteren stehen, mithin die jüngsten Blättchen ungehindert ergrünen können, um so mehr als dieselben sammt dem tragenden Stengelende nahezu vertical aufgerichtet sind und von oben her einfallendes intensives Licht in die Richtung der Blattflächen zu liegen kömmt, so zwar, dass allerdings die älteren Blätter keinen Schlagschatten auf die jüngeren werfen können, aber das Licht selbst, da es nahezu parallel zur Fläche des Blattes auffällt, auf dieses fast keine Wirkung ausüben kann. Beobachtet man dieselbe Pflanze an sehr sonnigen Standorten, so zeigt sich, dass sie für starke, lang andauernde Lichtwirkungen gar nicht eingerichtet ist. Die Blätter werden alsbald chlorotisch, erreichen nicht die normale Grösse und gehen frühzeitig zu Grunde.

Es ist nicht zu bezweifeln, dass bei vielen Keimlingen das Ergrünen der Primordialblätter dadurch begünstigt wird, dass sich dieselben anfänglich im Schlagschatten grosser Cotylen oder im Boden entwickeln und stark ergrünt, mithin in einer Zeit ans Licht treten, in der sie gegen die Angriffe greller Beleuchtung bereits gefestigt sind.

2. Schutz des Chlorophylls der Blätter durch das Oberhautgewebe. Das Chlorophyll der Blätter tritt bekanntlich hauptsächlich im Mesophyll, in viel kleinerer Menge in den Schliesszellen der Spaltöffnungen und nur ausnahmsweise in den Oberhautzellen (z. B. bei submersen Gewächsen, wo das Licht nicht direct das chlorophyllführende Gewebe bestrahlt) auf. Die Spaltöffnungen finden sich, wie bekannt, hauptsächlich an den Blattunterseiten. Kommen selbe an den Blattoberseiten vor, dann befinden sie sich

bei Pflanzenarten, die auf sonnige Standorte angewiesen sind, in gegen das Licht geschützter Lage; sie sind nämlich in die Oberhaut versenkt oder von seitlich fussenden Haaren überdeckt (junge Blätter von *Tussilago Farfara*); bei Pflanzen, welche hauptsächlich auf das diffuse Licht angewiesen sind, treten sie gewöhnlich oberseits ungeschützt auf. Die Oberhaut bietet in vielen Fällen dem Chlorophyll der im Ergrünen befindlichen Chlorophyll-Körner den nöthigen Schutz dar. Die schützende Wirkung besteht entweder darin, dass die stark cuticularisirte Oberhaut das Licht reichlich reflectirt, und demgemäss wenig durchlässt oder darin, dass ein mehr oder minder dichter Haarüberzug das Licht abschwächt.

Fast alle ausdauernden Blätter sind mit einer stark glänzenden Oberhaut versehen. Ich erinnere nur an die wintergrünen Nadel- und Laubbäume. Das Chlorophyll der Blätter dieser Gewächse ist mehrere Vegetationsperioden hindurch dem Lichte ausgesetzt, die schützende Wirkung der Oberhaut scheint hier deutlich genug ausgesprochen. Dass die Blätter der Fichte und anderer Coniferen auf sonnigen Standorten so schwer ergrünen, kann nicht als Einwand dagegen gelten, da die Blätter dieser Gewächse rasch ans Licht treten, von den älteren Blättern wenig oder nicht beschattet zur Entwicklung kommen, auch nicht durch andere Licht abhaltende Organe geschützt sind, und die stark reflectirende Cuticular-Schichte erst zur vollen Ausbildung gelangt, wenn das Blatt herangewachsen ist und die Bildung des Chlorophyll-Farbstoffes lange begonnen hat.

Die Behaarung der Blätter findet sich entweder ausschliesslich an der Rückseite des Blattes vor oder es ist doch diese Seite, welche in der Regel stärker behaart ist als die andere. Starke haarige Ueberzüge an der Oberseite kommen relativ selten vor, und wohl nur dann, wenn das Blatt, ohne Faltung oder Einrollung aus der Knospenlage heraustretend, gleich seine Oberseite dem Lichte darbietet, wie dies z. B. an den Blättern von *Tussilago Farfara* vorkömmt. Man hat den Haaren wohl die Function zugeschrieben, die betreffenden Organe vor zu starker Verdunstung, zu rascher Abkühlung und Erwärmung zu schützen¹⁾; dass sie nebenher aber auch oft das Licht abzdämpfen haben, damit sich das Chlorophyll der betreffenden Organe ungehindert entwickeln könne, wurde übersehen. An der Oberseite jener Blätter, welche mit reichlichem Haarfilz bedeckt sind, erhält sich derselbe häufig nur so lange, bis ein vollständiges Ergrünen der Chlorophyll-Körner des Mesophylls eingetreten ist. Es scheint mir auch bemerkenswerth, dass unter dem Schutze eines solchen temporär auftretenden Ueberzuges die Blätter auffallend tief ergrünen. Dies lehren z. B. Silberpappel und solche Individuen von Huflattig, welche nicht allzu stark der Sonne exponirt sind. Dass die genannten Haarüberzüge das Ergrünen begünstigen, ersieht man auch daraus, dass Blätter von *Tussilago Farfara*, welche man genau zur Zeit, wenn der obere Haarüberzug ohne Verletzung der Oberhaut sich entfernen lässt, von diesem Haarfilze befreit, selbst wenn man durch Ueberdeckung mit einem Glassturz die Transpiration einschränkt, im Sonnenlichte merklich erblassen. Der an der Unterseite der Blätter auftretende Haarüberzug scheint nicht nur insoweit, als diese Seite dem Lichte ausgesetzt ist, bestimmt zu sein, das Ergrünen der Chlorophyll-Körner durch Dämpfung des Lichtes zu begünstigen, sondern später, wenn durch die heliotropische Lage des Blattes jene Seite nach dem Boden gekehrt ist, den Austritt des

¹⁾ Ueber die physiologische Function der Haare siehe A. Weiss: Die Pflanzenhaare in Karsten: bot. Unters. p. 624 ff.

von oben einfallenden Lichtes aus dem Blatte zu erschweren und durch Reflexion den Chlorophyll-Körnern noch Licht zuzuführen.

Auch temporär auftretende papillöse Ueberzüge (*Chenopodium*) und dünne Wachsschichten (Cerinthe, manche Arten von *Salix* etc.) dürften durch Dämpfung des Lichtes in ähnlicher Weise wie die Haardecken der Blätter functioniren.

Es sei an dieser Stelle bemerkt, dass das Chlorophyll im Rindenparenchym der Stämme einen ausgiebigen Schutz gegen starke Lichtwirkungen durch Periderm oder Borke erfährt. Diese beiden Gewebe erscheinen uns häufig undurchsichtig, und nur der Umstand, dass dann unter denselben Chlorophyll entsteht, lässt uns annehmen, dass sie Licht und zwar von geringer Intensität durchlassen. Ueber die Qualität und Intensität des Lichtes, welches von Periderm oder Borke durchgelassen wird, liegen noch keine Untersuchungen vor. Von vornherein ist es aber wahrscheinlich, dass die Intensität des von diesem Gewebe hindurchgelassenen Lichtes zu gering zur Assimilation der Kohlensäure und des Wassers ist, so dass die unter dem Schutze dieser Gewebe zur Entwicklung gelangten Chlorophyll-Körner functionslos zu sein scheinen.

3. Einfluss der Faltung der aus der Knospenlage heraustretenden Blätter auf die Erhaltung des Chlorophylls. Bei vielen Gewächsen schiebt sich das Blatt flach aus der Knospenlage heraus, z. B. bei der Fichte und den anderen Coniferen, bei *Tussilago Farfara* und einigen anderen Compositen. Das Blatt kömmt in diesen Fällen zudem nicht oder nur ganz untergeordnet im Schlagschatten anderer älterer Blätter zur Entwicklung, seine Oberseite ist nunmehr dem Lichte direct ausgesetzt. Wie schon oben (p. 42) erwähnt, liegt hierin der Hauptgrund des schwierigen Ergrünens der an sonnigen Standorten befindlichen Coniferen. Mit der Entwicklung der stark reflectirenden Cuticula der Blätter erwächst dem Chlorophyll derselben ein bedeutender Schutz. Das Laubblatt von *Tussilago Farfara* ist, wie schon oben erwähnt wurde, durch den auf der oberen Blattseite befindlichen Haarüberzug vor starker Lichteinwirkung auf die im Ergrünen begriffenen Chlorophyll-Körner geschützt.

Die verschiedenartige Faltung und Einrollung der Blätter, in welcher dieselben die Knospe verlassen, erweist sich augenscheinlich gleichfalls als eine der Erhaltung des sich entwickelnden Chlorophylls dienliche Einrichtung. Die in Folge der Faltung oder Einrollung (*Hieracium pilosella*) dem Lichte zuerst exponirten Blattflächen sind häufig durch Haarüberzüge geschützt, welche unter Anderem gewiss auch zur Abdämpfung des Lichtes dienen. Ohne Mitwirkung einer Haardecke, durch dichte Einrollung der Blätter allein, wird bei vielen Monocotylen (z. B. *Maranta*) das Grün des jungen Blattes vor starkem Lichteinflusse bewahrt. Mit der Ausbildung einer stark Licht reflectirenden Cuticula breitet sich das mittlerweile stark ergrünte und nunmehr für starke Beleuchtung eingerichtete Blatt flach aus.

4. Aufhebung starker Lichtwirkungen auf das Chlorophyll durch die Lage des Blattes gegen die Richtung des einfallenden Lichtes. Es ist selbstverständlich, dass unter sonst gleichen Verhältnissen die Wirkung des Lichtes auf ein Blatt eine desto stärkere sein wird, je mehr sich die Strahlen der auf die Oberfläche des Blattes senkrechten Lage nähern. Völlig aufgehoben würde aber die Wirkung des Lichtes, wenn die Strahlen der Blattoberfläche parallel auffielen. Strenge genommen kann dieser letztere Fall gar nicht vorkommen, da keine der Blattseiten einer mathematischen Fläche entspricht und die beiden Blattseiten nie parallele Flächen bilden. Im

äussersten Falle werden die Lichtstrahlen auf die Blattflächen unter sehr kleinen Winkeln treffen; dann muss aber der der Lichtquelle zugekehrte Rand des Blattes sehr gut bestrahlt sein. In der That habe ich an manchen Gewächsen, besonders schön an *Phaseolus*-Arten, eine auffällige Zerstörung des Chlorophylls am Rande der Blätter wahrgenommen, die wahrscheinlich auf die zuletzt genannte Ursache wird zurückgeführt werden können.

Es ist eine häufig vorkommende Erscheinung, dass junge Blätter, selbst sehr gut belichteter Pflanzen in Folge negativen Geotropismus in der Richtung der tragenden Axe gestellt sind und erst später, nachdem sie schon stark oder völlig ergrünt sind, heliotropische Stellungen annehmen. Beispiele hiefür sind leicht zu finden. Ich wähle die ersten besten. Die jungen Blätter des Oleanders stehen, selbst wenn sie im directen Sonnenlichte zur Entwicklung gelangen, in der Richtung der sie tragenden Stengel, also in Folge des Aufstrebens der Aeste ziemlich aufrecht; später, wenn die Chlorophyll-Körner schon lebhaft ergrünt sind, und das Blatt stark herangewachsen ist, breitet es seine obere Fläche dem Lichte dar. An allen von mir beobachteten rosettenförmig angeordneten Wurzelblättern habe ich eine ähnliche Wahrnehmung gemacht: die jungen, über den Boden sich erhebenden Blätter richten sich aufwärts und breiten sich später erst horizontal aus. Nicht minder klar ist der negative Geotropismus an den jungen Blättern der Gräser und vieler anderer Monocotylen ausgesprochen; lebhaft ergrünt und fast herangewachsen wenden sich diese Blätter dem intensiven Lichte mit der oberen Fläche entgegen.

Es scheint mir unverkennbar, dass die Lage der jungen Blätter solcher Gewächse die Wirkung intensiver, durch hohen Sonnenstand bedingten Lichtes paralytirt. Bei der stark aufrechten Lage dieser Blattorgane fallen die Strahlen der Mittagsonne nur unter kleinen Winkeln auf die Blattflächen. Dem Einflusse starker Beleuchtung entzogen, können die Chlorophyll-Körner dieser Blätter intensiv ergrünen. Nunmehr gegen starkes Licht resistent geworden, vertragen die das ausgebildete Chlorophyll beherbergenden Blätter grelle Beleuchtungen.

Von besonderem Interesse erscheinen mir, in Bezug auf Einrichtung zum Schutze des Chlorophylls gegen die zerstörende Wirkung des Lichtes, diejenigen Pflanzen, welche durch den Lichtwechsel bedingte periodische Bewegungen durchmachen, über deren Mechanik jüngsthin Pfeffer¹⁾ eine eingehende Arbeit veröffentlicht hat.

Ueber den Zweck der Lichtstellung der Blätter liegen nur wenige Beobachtungen vor, und ich glaube, dass aus dem Gesichtspunkte, von welchen aus ich diese Bewegungen hier ansehe, dieselben noch nicht betrachtet worden sind. Eingehende Beobachtungen über die Lichtstellungen der Blätter als Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze habe ich bloss an *Robinia pseudoacacia* angestellt. Einzelne Wahrnehmungen an anderen, theils strauchartigen, theils krautigen Papilionaceen lassen mich vermuthen, dass der Zweck ihrer analogen Reizbewegungen mit jenem übereinstimmt, den ich an *Robinia pseudoacacia* feststellen konnte. Ueber die physiologische Bedeutung der durch Lichtreize veranlassten periodischen Bewegungen anderer Pflanzen enthalte ich mich einstweilen, da ich hierüber keine directen Beobachtungen anstellte, jedes Urtheils; auch will ich, um jedem Missverständnisse vorzubeugen, bemerken, dass ich die

¹⁾ Die periodischen Blattorgane der Pflanzen. Leipzig, 1875.

physiologische Function der periodischen Reizbewegung der *Robinia*-Blätter hier ganz einseitig, nämlich nur als Einrichtung zur Erhaltung des Chlorophylls betrachte.

Es ist eine seit Bonnet¹⁾ allgemein bekannte Erscheinung, dass die Fiederblättchen der *Robinia* sich im Dunkeln nach unten, im Sonnenlichte nach oben zusammenlegen, sich also im ersteren Falle mit den Unterseiten, im letzteren mit den Oberseiten berühren. Im diffusen Lichte stehen diese Blättchen mehr oder minder genau wagrecht und mit steigender Intensität des Lichtes richten sie sich immer mehr auf. Das Ziel dieser aufwärts steigenden Bewegung ist die Parallelstellung der Blattflächen mit der Richtung der Strahlen höchster Intensität. Aus mehrfachen Ursachen wird diese Lage aber nur verhältnissmässig selten erreicht, und zwar nicht nur wegen häufig nicht genügender Intensität des wirksamen Lichtes, sondern auch wegen der durch andere Ursachen bestimmten Lage des ganzen Blattes. Immerhin ist aber unverkennbar, dass bei mässiger Beleuchtung, z. B. bei Morgensonne die Blättchen in einer sehr günstigen Lage zum einfallenden Lichte stehen: die Strahlen treffen entweder genau senkrecht oder doch unter sogenannten guten Winkeln auf die Blätter, welche letztere nunmehr reichlich Licht für die Assimilation bekommen, aber ein Licht, welches eine kräftig zerstörende Wirkung auf das Chlorophyll nicht auszuüben vermag, da die den periodischen Reizbewegungen unterworfenen Blätter der *Robinia* unter normalen Verhältnissen schon lebhaft ergrünt sind, also ziemlich resistente Chlorophyll-Körner besitzen, während die im Ergrünen begriffenen Blätter durch ihre aufrechte Lage und ihre Behaarung vor starker Lichtwirkung geschützt sind. Erhebt sich die Sonne und steigert sich bei klarem Himmel hiermit die Lichtintensität, so richten sich die Fiederblättchen auf, die Winkel, welche die Lichtstrahlen mit der Blattfläche einschliessen, werden kleiner, in Folge dessen sinkt die Menge des vom Blatte durchgelassenen Lichtes.

Folgender Versuch zeigt deutlich, dass bei jener Stellung der Fiederblättchen, welche unter günstigen Verhältnissen durch starkes Sonnenlicht hervorgebracht wird, das Chlorophyll einen auffälligen Schutz gegen die Wirkung intensiven Lichtes erfährt. Dem Lichte frei exponirte, mässig ergrünte (noch nicht sattgrün gewordene), am Stamme befindliche Robinien-Blätter wurden durch je drei Drähte in eine fixe Lage gebracht; an einem am Stamme befestigten, der Lage des gemeinschaftlichen Blattstiels entsprechend gekrümmten Drahte wurde durch Guttaperchastreifen der letztere festgemacht, zwei Drähte, an passenden, einige Centimeter unterhalb der Blätter angebrachten Unterlagen befestigt, fixirten eine bestimmte Anzahl von Fiederblättchen in wagrechter Lage, während eine Anzahl anderer, durch die Drähte nicht festgehalten, sich frei bewegen konnten. Die beiden zuletzt genannten Drähte wurden nämlich in der Weise angewendet, dass sie mit dem erstgenannten nahezu in eine Ebene zu liegen kamen und in passender Entfernung parallel zu ihm verliefen. Vom Grunde des Blattes an gezählt, standen beiderseits die ungeraden Blättchen unterhalb, die geraden oberhalb des Drahtes; erstere mussten in fixer Lage verharren, letztere konnten sich ungehindert im Lichte aufrichten. Mehrere Tage im Monate August dieses Jahres wurden die so adjustirten, am Stamme befindlichen Blätter von Morgen 9^h bis Nachmittags 2^h der Sonne ausgesetzt, während der übrigen Zeit aber durch passende Verdeckung dunkel gehalten. Schon am zweiten Tage

¹⁾ Aus Pfeffer's oben genannter Schrift (p. 62) ersehe ich, dass die Erscheinung noch länger bekannt ist.

zeigte sich an den in horizontaler Lage festgehaltenen Blättern zwischen den Blattrippen ein deutliches Verblässen der Blattsubstanz, nach vier Tagen trat das Verblässen noch deutlicher hervor, während die die Blattrippen unmittelbar begrenzende grüne Blattsubstanz ihre ursprüngliche Farbe behalten zu haben schien; die Fiederblättchen hingegen, welche sich frei bewegen konnten, liessen ein Verblässen der Blattmasse nicht erkennen. Der Versuch wurde mit hellgrünen Blättern mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Tief ergrünte *Robinia*-Blätter liessen hingegen die eben beschriebene Erscheinung des Verblässens nicht erkennen; sei es, weil das Ergrünen der Chlorophyll-Körner bereits so weit vorgeschritten war, dass selbst die senkrecht auffallenden Strahlen intensiven Lichtes keine Zerstörung des Chlorophylls hervorzubringen vermochten, sei es, weil die Expositionszeit (durch drei Tage von 9^h früh bis 2^h N. M.) zu kurz anwährte. Wegen Ungunst der Witterung konnte der Versuch nicht weiter fortgesetzt werden.

5. Deckende Organe als Schutzmittel gegen die Zerstörung des Chlorophylls durch intensives Licht. Schon oben wurde mitgetheilt, dass bei vielen Pflanzen die jugendlichen, im Ergrünen begriffenen Laubblätter unter dem Schutze herangewachsener Organe derselben Kategorie, nämlich in deren Schlagschatten sich entwickeln; die Lichtverhältnisse sind nunmehr der Ausbildung des Chlorophyll-Farbstoffes günstig. Diese Schutz Einrichtung will ich hier nicht näher beschreiben, wengleich bei verschiedenen Pflanzen in dieser Richtung die mannigfaltigsten Verhältnisse obwalten. Ich begnüge mich mit der Bemerkung, dass die älteren Laubblätter insolange für die jüngeren als Lichtdämpfer functioniren als sie noch ausgesprochenen negativen Geotropismus zeigen; mit der Annahme der heliotropischen Stellungen hört natürlich ihre Wirksamkeit im gedachten Sinne auf. Ich will hier nur von dem Schutz der Laubblätter durch andere Organe sprechen. Ich zweifle daran, ob meine Angaben vollständig sind, wenn ich vier Arten solcher Schutzorgane unterscheide, nämlich: 1. Stengelhaare, 2. eigene (d. i. zu dem geschützten Blatte gehörige) Nebenblätter, 3. Nebenblätter fremder Laubblätter, 4. chlorophylllose oder chlorophyllarme Scheiden.

Stengelhaare. Wenn die jungen grundständigen Blätter der *Plantago*-Arten (*major*, *media*, *lanceolata* und *maritima* wurden von mir untersucht) für das freie Auge erkennbar werden, so sieht man, dass sie in einem dichten, sie überragenden Haarfilze des Stengels zur Entwicklung kommen. Ich will keineswegs behaupten, dass dieser Haarfilz keinen anderen Zweck hat als das Licht abzdämpfen, damit die Entstehung des Chlorophylls im Blatte ungehindert vor sich gehen könne, und zweifle vielmehr nicht daran, dass dieser Haarfilz auch anderen Zwecken diene, {z. B. der Hintanhaltung starker Verdunstung des jugendlichen Blattes, vielleicht auch bestimmt ist zum Schutze des letztern gegen directe Berührung mit Wasser u. dgl. m., ähnlich wie jene Haarüberzüge der Blätter, unter deren Schutz das lebhafte Ergrünen der Chlorophyll-Körner stattfindet, welche gleichfalls neben der Abdämpfung des Lichtes noch andere Functionen übernehmen.

Eigene Nebenblätter. Eilen die Nebenblätter dem zugehörigen Laubblatte in der Entwicklung voran, so kömmt letzteres in den Schlagschatten der ersten zu liegen; von der relativen Grösse der ersteren und von ihrer Durchlässigkeit für Licht wird es abhängen, in wie weit sie als Schutzorgane für das Chlorophyll des Laubblattes zu wirken vermögen. Als Beispiel einer Pflanze, deren Nebenblätter als Schutzorgan der Laubblätter im angedeuteten Sinne functioniren, führe ich den Hopfen an. Die jungen Laubblättchen

werden hier von den blattartig ausgebildeten, die ersteren überdeckenden Nebenblätter überragt. Während der Function der letzteren als Schutzorgane gegen grelle Lichtwirkung wird ihr eigenes Chlorophyll mehr oder minder stark zerstört, wobei sie eine gelbliche oder röthliche Farbe annehmen. Mittlerweile sind die jungen Laubblättchen so weit ergrünt, dass sie des äusseren Schutzes nicht mehr bedürfen. Setzt man die Nebenblätter, so lange sie die Mittelblätter noch decken, als Lichtdämpfer ausser Wirksamkeit ohne die Pflanze irgendwie zu verletzen, am besten dadurch, dass man sie mit der Spitze nach abwärts gekehrt, am Stamme festbindet, so verkümmern die Laubblätter desto auffälliger, je stärker das Licht auf dieselben einwirkt.

Fremde Nebenblätter. Noch ausgiebiger erweist sich die Function der Nebenblätter als lichtabdämpfende Organe bei solchen Pflanzen, bei welchen, wie bei vielen Papilionaceen, bei *Fragaria vesca* u. v. a., die nächst jüngeren Blätter von den Nebenblättern bedeckt werden. An keiner Pflanze habe ich dieses Verhältniss schöner ausgeprägt gefunden, als bei *Pisum sativum*, wo die, im völlig ausgebildeten Zustande grossen, tief ergrüntem Nebenblätter ganze, mit mehreren Blättern besetzte Sprosse bedecken. Der Schutz ist hier ein um so ausgiebigerer, als die Nebenblätter, die an den von den völlig herangewachsenen Nebenblättern bedeckten Sprossen stehen, ihre eigenen Mittelblätter, beziehungsweise auch die in den Achseln der letzteren zur Entwicklung gelangenden Sprosse decken. In ähnlicher Weise wie beim Hopfen kann man sich auch hier überzeugen, dass die jüngsten im ersten Ergrünen begriffenen Blattoorgane im Sonnenlichte verkümmern, selbst wenn die Versuchspflanze in einem hell erleuchteten feuchten Raume aufgestellt wird, also die schädigende Wirkung starker Verdunstung ausgeschlossen ist.

An dieser Stelle sei es mir gestattet zu erwähnen, dass selbst bei Pflanzen, welche einem bestimmten Formenkreise, z. B. einer Pflanzenfamilie angehören, die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls gegen die Wirkung des Lichtes sehr verschieden sein können; so arbeitet z. B. bei den Papilionaceen entweder eine glänzende Cuticula, oder eine haarige Epidermis, oder die Nebenblätter, oder die durch das Licht bedingte Beweglichkeit des Blattes der starken Lichtwirkung entgegen. Es scheint mir bemerkenswerth, dass bei manchen Arten dieser Familie die Schutzeinrichtungen sich combiniren, bei denjenigen Arten hingegen, wo eine dieser Einrichtungen scharf ausgeprägt ist, die anderen ausgeschlossen sind. Die *Robinia*-Blätter sind in der ersten Jugend allerdings behaart; mit Eintritt der durch das Licht bedingten Reizbewegungen findet das Chlorophyll des Blattes gegen das Licht aber keinen anderen Schutz als den durch diese Einrichtung bedingten: eine schützende Haardecke fehlt dem Blatte ebenso, wie eine stark Licht reflectirende Cuticula; die starren, zu Dornen umgewandelten Nebenblätter leisten natürlich in dieser Richtung gar nichts. Bei denjenigen Papilionaceen, bei welchen das Blatt entweder durch eine stark Licht reflectirende Oberhaut oder durch dichten Haarüberzug vor starker Lichtwirkung auf das Chlorophyll geschützt ist, verkümmern die Nebenblätter oder functioniren doch wenigstens nicht als Lichtdämpfer, auch scheinen bei solchen Pflanzen stark ausgesprochene Lichtreizbewegungen zu fehlen. Ich erinnere hier an die Genisten mit glänzendem Laube (z. B. *Genista tinctoria*); die Nebenblätter derselben sind verkümmert. Auch die Genisten mit haarigem Laube weisen nur verkümmerte Nebenblätter auf, wenn ihnen solche nicht ganz fehlen, wie der *Genista sericea*. Ueber die auf Lichtreize erfolgenden periodischen Bewegungen der Genisten-Blätter stehen mir

keine genaueren Beobachtungen zu Gebote. Es scheint ihre Reizbarkeit nur eine sehr schwache zu sein.

Scheiden. Bei den Gramineen und vielen anderen Monocotylen tritt während der Keimung aus dem Samen, beziehungsweise aus einer Knospe nicht sofort ein ergrüntes Blatt hervor, sondern ein Scheidenblatt, welches entweder gänzlich chlorophylllos ist oder nur sehr kleine Mengen von Blattgrün enthält. Erst unter dem Schutze dieser Scheiden, welche lichtdämpfend wirken, kommen die grünen Organe zur Ausbildung. Entfernt man an etiolirten Keimlingen von Gräsern mit Vorsicht die Scheiden, und stellt man die Pflänzchen in grelles Licht, nachdem man selbstverständlich dafür Sorge getragen, dass die letzteren nicht durch starke Verdunstung Schaden nehmen können, und hält man sie sonst dunkel, so findet man, dass das erste Blatt nur schwach ergrünt, dass erst hinter demselben ein normal ergrüntes Blatt entsteht. Häufig verkümmert auch dieses zweite Blatt. Die weiteren kommen in der Regel in jeder Beziehung normal zur Entwicklung. An den Trieben von *Phragmites communis* und anderen Gräsern sind die untersten Blätter als chlorophyllarme Scheiden ausgebildet, unter deren Schutz erst die normalen, mit Lamina versehenen chlorophyllreichen Blätter zur Entwicklung kommen.

V. Habituelle Verblassung oder Verfärbung grüner Organe, hervorgerufen durch starke Beleuchtung.

Die meisten Pflanzen sind durch ihre Organisation gegen die Nachteile starker Beleuchtung so geschützt, dass sie innerhalb der unter normalen Verhältnissen auf sie einwirkenden Lichtintensitäten kein Verblassen ihrer grünen Organe oder eine andere Zerstörungsform des Chlorophylls wahrnehmen lassen. Nur bei abnorm starker Beleuchtung lassen sie eine partielle oder vollständige Vernichtung ihres grünen Pigmentes erkennen. Beispiele hierfür wurden oben bereits mitgeteilt.

Manche Gewächse bieten ein anderes Verhalten dar. Selbst unter Beleuchtungsverhältnissen, welche für die betreffenden Pflanzen als normale zu betrachten sind, zeigen sie Erscheinungen der Zerstörung des Chlorophylls. Die Einrichtungen zur Erhaltung des Chlorophylls dieser Pflanzen reichen für die Beleuchtungsverhältnisse ihres Standortes und beziehungsweise der Zeit, in welcher sie vegetiren, nicht aus. Solche Gewächse zeigen entweder im ganzen Verlaufe des Lebens ihrer grünen Organe, oder eine gewisse Zeit hindurch eine ihren Habitus mitbestimmende Färbung, welche auf Mangel oder gänzliche Abwesenheit von Chlorophyll zurückzuführen ist.

Eine habituelle Verblassung der grünen Organe bietet das junge Laub vieler Coniferen dar. Die Ursachen des schwierigen Ergrünes dieser Pflanzen sind bereits oben auseinandergesetzt worden.

Sehr lehrreiche Beispiele dieser Erscheinung bieten die Sommertriebe vieler unserer Laubgewächse dar, z. B. vieler Weiden, Pappeln, Eichen u. v. a. Während das im Frühlinge entstandene Laub dieser Gewächse gewöhnlich normal ergrünt, lassen die Sommertriebe eine auffällige Bleichsucht erkennen. Durch künstliche Abdämpfung des Lichtes ergrünen auch diese Triebe normal; auch lassen die an relativ schwach belichteten Standorten zur Entwicklung gelangten Sommertriebe das Verblassen nicht mit jener

Schärfe hervortreten, wie jene Sprossen, welche der Sonne stark ausgesetzt sind. Die Erscheinung ist unter den Laubgewächsen nicht allgemein, und es scheint mir bemerkenswerth, dass gerade jene Weidenarten, deren Blätter in der Jugend sich eines dichteren Haarüberzuges erfreuen, ganz normale grüne Triebe auch im Sommer zur Entwicklung bringen. — Jene Laubgewächse, deren Sommertriebe dieselbe Erscheinung darbieten wie die mit blassem Laube auftretenden Coniferen im Frühlinge, scheinen den Beleuchtungsverhältnissen des Frühlings völlig angepasst, nicht aber für jene hohen Lichtintensitäten eingerichtet zu sein, welche im Hochsommer, nämlich zur Zeit, wenn die verbleichten Triebe zur Entwicklung kommen, wirksam sind.

Einen interessanten Fall habitueller Verblässung lassen die oberen Laubblätter, namentlich die die Blüthenköpfe unmittelbar umgebenden Blätter am *Cirsium oleraceum* erkennen. Ueberall an sonnigen Standorten sind die genannten Blätter dieser Pflanze blass grünlich gelb oder weisslich. An schattigen Standorten findet sich die Pflanze selten; tritt sie auf solchen, directem Sonnenlichte nur vorübergehend ausgesetzten Standorten auf, so nehmen die bezeichneten Blätter eine hellgrüne Färbung an. Erzieht man die Pflanze zur Zeit, in der sie die blüthentragenden Stengel entwickelt, im Schatten, so kann man die sonst fast ungefärbten Blätter zu noch lebhafterem Ergrünen bringen. Sehr interessant war mir auch folgende Beobachtung, welche ich in diesem Spätsommer im Bereiche des Wiener Waldes machte. Die in einer etwa vierzehn Tage anwährenden Regenepoche zur Entwicklung gekommenen Gipfelblätter der Pflanze ergrünt lebhaft. Starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, liessen die Gipfelblätter ein schwaches Verblässen erkennen. Die Erscheinung liess sich dadurch steigern, dass die Pflanzen, wenn sie nicht im intensiven Lichte standen, dunkel gehalten wurden.

In dieselbe Kategorie von Erscheinungen darf vielleicht auch die Zerstörung des Chlorophylls der Knospendecken unserer Laubbäume gestellt werden. Je reichlicher das grüne Pigment in diesen Schutzorganen der Laubblätter zur Entwicklung kömmt, desto später verfällt es der Wirkung des Lichtes. Der Schutz, den diese Organe gegen starke Lichtwirkung finden, ist im Allgemeinen ein geringer. So lange die Laubblätter, in deren Achseln die Knospen zur Entwicklung kommen, noch negativ geotropisch gestellt sind, stehen die Knospendecken in deren Schlagschatten und sind vor greller Lichtwirkung bewahrt; alsbald stellen sich die Laubblätter aber heliotropisch und die Knospendecken sind dann, wenn sie nicht unter dem Schutze von Nebenblättern stehen, den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt. Es wird dann in kurzer Zeit das Chlorophyll der Knospendecken, so weit selbe nicht von tiefer stehenden Organen derselben Kategorie bedeckt sind, zerstört.

Wien, den 26. October 1875.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1875

Band/Volume: [Festschrift_25_Jahre](#)

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

Artikel/Article: [Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze 19-49](#)