

56. G. Haberlandt: Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan.

Eingegangen am 7. Juli 1906.

Nach der von mir ausführlich begründeten Auffassung¹⁾ ist die papillöse Epidermis der Oberseite des transversalheliotropischen Laubblattes ein Lichtsinnesorgan, welches die Wahrnehmung der Lichtrichtung seitens der Blattspreite ermöglicht. Die papillösen Epidermiszellen repräsentieren lichtkonzentrierende Sammellinsen: in der Mitte der Innenwand jeder Zelle, die von der lichtempfindlichen Plasmahaut bedeckt ist, entsteht bei senkrechtem Lichteinfall ein helles Mittelfeld, das von einer dunklen Randzone umgeben ist. Bei schrägem Lichteinfall rückt das helle Mittelfeld zur Seite, die dunkle Randzone wird einerseits schmaler, andererseits breiter. Diese Änderung der Intensitätsverteilung des Lichtes wird als tropistischer Reiz empfunden, der jene Bewegungen des Blattstieles auslöst, welche die Spreite in die günstige fixe Lichtlage wieder zurückführen.

Der Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung wurde von mir auf doppelte Weise geführt.

Zunächst wurde gezeigt, dass die optischen Voraussetzungen für die Perzeption der Lichtrichtung in den subepidermalen Geweben der Blattspreite höchst ungünstige sind, wogegen die obere Epidermis einen in optischer Hinsicht vortrefflich konstruierten Apparat zur Wahrnehmung der Lichtrichtung darstellt. Daraus folgt mit logischer Konsequenz, dass die obere Epidermis als Sinnesorgan der Lichtperzeption fungiert. Bei dieser anatomisch-physiologischen Beweisführung spielt neben der ausgedehnten anatomischen Beobachtung auch das Experiment eine wichtige Rolle, und zwar in Form jenes physikalischen Versuches, den ich als „Linsenversuch“ beschrieben habe. Durch diesen wird nämlich die optische Eignung der papillösen Epidermis zur Perzeption der Lichtrichtung vollkommen sichergestellt.

Ausser dieser allgemeinen, durch den Gang der ganzen Untersuchung gegebenen Beweisführung habe ich aber für die Funktion der papillösen Epidermis der Blattoberseite als Lichtsinnesorgan auch noch einen direkten experimentellen Beweis erbracht. Durch Untertauchen der Blätter unter Wasser wurde die Funktion der papillösen Epidermiszellen als Sammellinsen aus-

1) G. HABERLANDT, Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Bd. XXII, 1904. — Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.

geschaltet, die Entstehung eines die Orientierung ermöglichenden hellen Mittelfeldes und einer dunklen Randzone auf den Innenwänden der Epidermiszellen unmöglich gemacht¹⁾. Waren bei diesen Versuchen die Blattstiele, welche eventuell zufolge ihres positiven Heliotropismus die grobe Einstellung in die fixe Lichtlage vermitteln konnten, auf geeignete Weise verdunkelt, so zeigten die schräg beleuchteten, untergetauchten Blattspreiten nicht die geringste Neigung, in die günstige fixe Lichtlage einzurücken, sie konnten die Lichtrichtung nicht perzipieren. Damit war erwiesen, dass die Linsenfunktion der Epidermiszellen zur Wahrnehmung der Lichtrichtung unentbehrlich ist. Auf die nähere Ausführung dieser mit den Blättern von *Humulus Lupulus*, *Ostrya vulgaris*, *Begonia discolor* und *Tropaeolum majus* angestellten Versuche brauche ich hier nicht einzugehen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf meine ausführliche Arbeit.

Der nahe liegende Einwand, dass durch das Untergetauchtsein der Blätter unter Wasser möglicherweise ihre Lichtempfindlichkeit, mag dieselbe in der Epidermis oder sonstwo im Blatt ihren Sitz haben, geschädigt oder sogar ganz aufgehoben wurde²⁾, ist deshalb nicht zutreffend, weil untergetauchte Stengel und Blattstiele positiv heliotropische Krümmungen anstandslos ausführen. Hier kommt es aber nur auf den Helligkeitsunterschied zwischen Licht- und Schattenseite des Organs an, der natürlich auch unter Wasser vorhanden ist. Wenn aber die Lichtempfindlichkeit positiv heliotropischer Organe unter Wasser keine Schädigung erfährt, so ist nicht einzusehen, weshalb die Lichtempfindlichkeit transversalheliotropischer Organe sich anders verhalten sollte.

Nichtsdestoweniger musste es, um jeder Kritik standzuhalten, erwünscht sein, den soeben beschriebenen Versuch in der Art zu modifizieren, dass nur die Oberseite der Blattspreite benetzt wird, die Unterseite und der Blattstiel dagegen nach wie vor nur von atmosphärischer Luft umgeben sind. In diesem Falle befindet sich das Blatt gewiss unter ganz natürlichen Bedingungen, denn eine viele Tage lang andauernde Benetzung der Blattoberseite kommt beispielsweise im tropischen Regenwalde oft genug vor, ohne das Blatt im geringsten zu schädigen.

Die abgeänderte Versuchsmethode bestand also im wesentlichen darin, dass die Spreite des betreffenden Laubblattes auf ihrer Oberseite mit Wasser benetzt und die Wasserschicht mit einem entsprechend zugeschnittenen dünnen Glimmerblättchen bedeckt wurde.

1) Vgl. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter; das Verhalten submerser Blattspreiten mit papillöser Epidermis. S. 86ff.

2) Dieser Einwand ist von FITTING in seinem Referate in der Botanischen Zeitung, 1905, S. 201, geltend gemacht worden.

Bei der annähernden Gleichheit des Brechungsvermögens des Wassers und des Zellsaftes der Epidermiszellen wurde die Linsenfunktion der letzteren ausgeschaltet und eine annähernd gleichmässige Beleuchtung der Epidermisinnenwände herbeigeführt. Die derart benetzten Blätter wurden zu Beginn des Versuches in der heliotropischen Kammer aus ihrer fixen Lichtlage herausgebracht und schräger Beleuchtung ausgesetzt. Ihr weiteres Verhalten lieferte dann die Entscheidung.

Bei der Ausführung dieses Experimentes handelte es sich vor allem um ein geeignetes Versuchsobjekt mit möglichst flachen, leicht benetzbaren und genügend kleinen Blattspreiten. Ich wählte dazu noch jugendliche Pflänzchen von *Begonia semperflorens* Lk., die in einem Blumentopfe aus Samen gezogen waren. Das erste Laubblatt der Keimpflanze besitzt im ausgewachsenen Zustande eine flach ausgebreitete, rundliche, vom Blattstiel scharf abgegrenzte Spreite von 8—10 mm Länge und Breite, mit ganzem oder nur andeutungsweise gekerbtem Rande. Der Blattstiel ist nur 4—5 mm lang. Das nächstfolgende Laubblatt ist schon bedeutend grösser; seine Spreite ist noch immer genügend flach ausgebreitet, ihre Asymmetrie bereits angedeutet, der Blattrand deutlich gekerbt. Länge und Breite der Spreite betragen 15—19 mm. Der Blattstiel ist 14—16 mm lang. Die obere, grosszellige, spaltöffnungsfreie Epidermis der Spreite besitzt beim ersten wie beim zweiten Blatte in ihrer ganzen Ausdehnung stark papillös vorgewölbte Aussenwände.

Der Topf mit den *Begonia*-Pflänzchen wurde zunächst in der Mitte einer heliotropischen Kammer aufgestellt, deren vordere Schubwand ganz entfernt war. Die Kammer stand auf einem Tische vor einem Nordwestfenster des botanischen Institutes, so dass die Pflänzchen in schräger Richtung von diffusem Tageslichte beleuchtet wurden. Der Boden der Kammer war von einer Wasserschicht bedeckt. Nachdem sich die auf die Kotylen folgenden ersten Laubblätter mit ihren Spreiten in die fixe Lichtlage eingestellt hatten, wurden zwei derselben auf die oben besprochene Weise mit Leitungswasser benetzt und mit je einem Glimmerblättchen bedeckt. Von Zeit zu Zeit wurde das verdunstete Wasser mit Hilfe eines nassen Pinsels ersetzt, mit dem man den Blattrand berührte. Das Wasser wurde sofort kapillar eingesogen, und so konnte das Blatt den ganzen Tag über benetzt erhalten werden. Abends deckte man die heliotropische Kammer mit einem schwarzen Tuche zu, worauf am nächsten Morgen unmittelbar nach Entfernung des Tuches die Blattoberseite aufs neue benetzt wurde.

Zu Beginn des ersten Versuches am 15. Mai (Temperatur 19° C.) war dem Topfe, der an einem Stativ befestigt war, eine derart geneigte Stellung gegeben worden, dass das Licht die Blattspreiten aller Pflänzchen unter einem spitzen Winkel traf. Von den beiden

mit Wasser benetzten Blättern zweier Pflänzchen befand sich im Hinblick auf die Richtung des einfallenden Lichtes das eine in der Flankenstellung, das andere in der Medianstellung mit nach hinten gekehrter Blattspreite. Die nicht benetzten Blätter der übrigen Pflänzchen befanden sich zum Teil in eben denselben, zum Teil natürlich auch in verschiedenen anderen Stellungen, bei allen aber war die Blattspreite anfänglich schräg beleuchtet.

Die benetzten und die unbenetzten Blätter zeigten nun im Laufe der nächsten Tage ein ganz verschiedenes Verhalten. Während die Blätter mit unbenetzten Blattspreiten am vierten Tage nach Beginn des Versuches durch Drehungen bzw. Krümmungen ihrer Blattstiele mehr oder minder vollständig in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, machten die beiden benetzten Blätter auch nicht den geringsten Versuch, in die transversal-heliotropische Stellung bzw. in die günstige fixe Lichtlage zu gelangen. Ihre Blattspreiten zeigten nach vier Tagen noch dieselbe Lage wie zu Beginn des Versuches. Nun wurden sie trocken gelegt und waren dann nach weiteren vier Tagen, wenn auch nicht vollständig, in die neue fixe Lichtlage eingerückt.

In der zweiten Junihälfte wurde dann derselbe Versuch mit den inzwischen herangewachsenen nächstfolgenden Laubblättern mehrerer Pflänzchen wiederholt. Die Temperatur betrug jetzt 21—23° C. Das Ergebnis war dasselbe. Wieder zeigte sich vollständige Unfähigkeit der Blätter mit benetzten Blattspreiten, die Lichtrichtung zu perzipieren und in die neue fixe Lichtlage einzurücken, wogegen die Blätter mit trockenen Spreiten längstens nach vier Tagen mehr oder minder vollständig die transversal-heliotropische Stellung aufwiesen. Wurden die benetzten Spreiten am vierten oder fünften Tage dauernd trocken gelegt, so gelang es ihnen nunmehr, durch entsprechende Blattstielbewegungen, wenn auch verspätet, die neue fixe Lichtlage ziemlich vollkommen zu erreichen. Wenn dabei die entsprechenden Bewegungen nicht so prompt und exakt verliefen wie bei den trocken gebliebenen Blättern, so ist dies vielleicht darauf zurückzuführen, dass sich infolge der mehrtägigen Benetzung die lichtempfindlichen Plasmahäute der Epidermisinnenwände bis zu einem gewissen Grade an die gleichmässige Beleuchtung gewöhnt hatten. Doch das ist Nebensache. Entscheidend ist, dass durch die Benetzung der Blattoberseite die transversal-heliotropische Empfindlichkeit der Lamina nicht aufgehoben wird, so dass ihre Bewegungslosigkeit während der Dauer der Benetzung nur auf dem Ausfall der optischen Voraussetzung für die Perzeption der Lichtrichtung beruhen kann. Diese Voraussetzung ist die Sammellinsenfunktion der papillösen Epidermiszellen.

Die vorstehend mitgeteilten Versuche lehren auch, dass den

Blattstielen von *Begonia semperflorens* die Fähigkeit zu selbstständigen heliotropischen Bewegungen vollkommen abgeht. Die Blattstiele sind selbst nicht im geringsten heliotropisch empfindlich; sie können heliotropische Bewegungen nur unter dem dirigierenden Einfluss der Spreite ausführen. Das gleiche Verhalten der Blattstiele habe ich schon früher für *Begonia discolor* festgestellt¹⁾.

Es ist jetzt noch dem Einwande zu begegnen, dass bei den benetzten Versuchsblättern das Gewicht der Wasserschicht und des Glimmerblättchens möglicherweise so gross war, dass der Blattstiel in seinen auf Erreichung der fixen Lichtlage abzielenden Bewegungen gehemmt wurde. Demgegenüber haben bereits VÖCHTING²⁾ und KRABBE³⁾ festgestellt, dass selbst eine Steigerung des Spreitengewichtes auf mehr als das Doppelte auf die Blattstielbewegungen ohne Einfluss ist. Bei der von mir angewandten Versuchsmethode wurde aber das Spreitengewicht der *Begonia*-Blätter kaum verdoppelt. In einem bestimmten Einzelfalle wog die trockene Spreite 0,058 g, die benetzte und mit dem Glimmerblättchen bedeckte Spreite 0,112 g, das Glimmerblättchen für sich allein 0,02 g. Um nun zu sehen, ob der Blattstiel eine in gleichem Masse belastete, aber trockene Spreite zu heben vermag, wurde folgender Versuch angestellt. Eine durch Wendung des Topfes aus der fixen Lichtlage herausgebrachte Blattspreite, deren Gewicht, wie die spätere Wägung ergab, 0,091 g betrug, wurde in horizontaler Lage mit einem 0,115 g schweren Deckgläschen bedeckt und dieses mittels dreier kleiner Gummitropfen am Blattrand festgekittet. Das Blatt befand sich in der Medianstellung, die horizontale, schräg beleuchtete Spreite war nach rückwärts gekehrt. Das Einrücken in die neue fixe Lichtlage konnte also nur durch Krümmung des Blattstieles gegen das Licht zu bzw. durch Hebung der belasteten Spreite erfolgen. Diese Hebung ging nun ganz prompt und ebenso schnell vor sich wie bei Blättern mit nicht belasteten Spreiten. Der Erhebungswinkel betrug am Abend des zweiten Tages bereits etwa 40°, die Spreite mit dem Deckgläschen befand sich wieder ziemlich genau in transversal-heliotropischer Stellung. —

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass das Ergebnis der mitgeteilten Versuche eine wichtige Stütze der von mir schon früher ausgesprochenen Ansicht ist, wonach die kegelförmigen Epidermiszellen der „sammetblättrigen“ Pflanzen eine Anpassung an dauernde

1) Vgl. G. HABERLANDT, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, S. 17, 18.

2) H. VÖCHTING, Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeit. 1888, S. 553, 554.

3) G. KRABBE, Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. für wiss. Botanik, 20. Bd., S. 229.

Benetzung vorstellen¹⁾, die an den natürlichen Standorten dieser Pflanzen, im tropischen Regenwalde, so häufig eintritt. Indem die abgerundeten Kuppen der Zellen aus der Wasserschicht gleich Inseln hervorragen und nach wie vor als Samellinsen fungieren, ist auch das dauernd benetzte Sammetblatt imstande, die Lichtrichtung zu perzipieren.

57. V. Grafe und K. Linsbauer: Über die wechselseitige Beeinflussung von *Nicotiana Tabacum* und *N. affinis* bei der Pfropfung.

Eingegangen am 19. Juli 1906.

Das Verhältnis, in welches Unterlage und Edelreis bei der Pfropfung treten, findet in der Regel lediglich in einem wechselseitigen Austausch von Nährstoffen seinen Ausdruck, ohne dass dabei einer der beiden Komponenten in auffallenderer Weise verändert würde. In anderen, vereinzelt Fällen macht sich hingegen eine soweit gehende Beeinflussung geltend, dass das Resultat einer Hybridisation vorzuliegen scheint. Zwischen diesen beiden extremen Erscheinungsformen der Pfropfung liegen zahlreiche Fälle, in welchen sich eine mehr oder minder weit reichende Veränderung eines oder beider Komponenten nachweisen lässt, die aber doch nicht so tief in die Organisation eingreift, dass man ohne weiteres berechtigt wäre, in einem der beiden Symbionten einen Pfropfhybriden zu vermuten.

Derartige Einflüsse, welche sich in der Regel in einer Änderung der Vitalität, der morphologischen oder der chemischen Eigentümlichkeiten eines der beiden Komponenten äussern, wurden von VÖCHTING²⁾ als Ernährungs-, korrelative und Infektionseinflüsse zusammengefasst.

Ob diese Einteilung aufrecht zu erhalten ist, soll hier nicht näher diskutiert werden und lässt sich überhaupt nicht bestimmt entscheiden, so lange nicht eine genauere Analyse der einzelnen Erscheinungen vorliegt. Es sei nur darauf hingewiesen, dass z. B. FRUHWIRT³⁾ die Vermutung äussert, dass auch die korrelativen Einflüsse im Sinne VÖCHTING's als ernährungsphysiologische aufzufassen sein könnten; in gleicher Weise könnten aber auch die sogenannten

1) Vgl. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, S. 60, 65.

2) Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

3) Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. I. Bd., Allgemeine Züchtungslehre, II. Aufl., 1905, S. 81.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

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

Artikel/Article: [Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. 361-366](#)