59. M. Nordhausen: Über die Bedeutung der papillösen Epidermis als Organ für die Lichtperception des Laubblattes.

Eingegangen am 22. Juli 1907.

In einer Reihe von Publikationen hat HABERLANDT uns mit Einrichtungen bekannt gemacht, durch welche die Spreite des transversalheliotropischen Laubblattes die Richtung des einfallenden Lichtes wahrzunehmen und sich mit Hilfe des selbst verdunkelten Blattstieles in die fixe Lichtlage einzustellen befähigt sein soll. Unter diesen Organen, die in der oberen Epidermis ihren Sitz haben, erregt der Typus der papillösen Zellform insofern unser besonderes Interesse, als er nicht nur am eingehendsten, besonders genau auch nach theoretisch-physikalischen Gesichtspunkten studiert worden ist, sondern auch bisher das einzige Objekt geblieben ist, für welches der Versuch gemacht wurde, seine Bedeutung in dem genannten Sinne experimentell zu prüfen. Ausser HABERLANDT hat sich KNIEP allerdings mit abweichendem Erfolge hieran beteiligt. In gleicher Richtung sind auch von mir, anfänglich in Gemeinschaft mit Herrn stud. RAMME, später allein Versuche ausgeführt worden, die im Folgenden zur Darstellung gelangen mögen. Vorweg sei bemerkt, dass es mir nicht gelungen ist, die Richtigkeit der HABERLANDT'schen Auffassung zu bestätigen.

Die gewölbten Aussenwände der Epidermis wirken, wie HABERLANDT ausführt, nach Art von lichtkonzentrierenden Sammellinsen. Bei senkrechtem Lichteinfall entsteht auf dem als lichtempfindlich gedachten Plasmabelege der Innenwand ein hell erleuchtetes Mittelfeld und eine dunklere Randzone. Bei schrägem Lichteinfall rückt ersteres nach der von der Lichtquelle abgekehrten Seite, die ursprünglich zentrische Lichtverteilung wird jetzt exzentrisch und diese Umwandlung ist es, die infolge der Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute als tropistischer Reiz empfunden werden soll (HABERLANDT IV, S. 290).

Das Prinzip der Kontrollversuche beruht nun darauf, dass die Blattoberseite bzw. die Papillen mit einem Medium in Berührung gebracht werden, welches in seinem optischen Verhalten dem des Zellsaftes gleichkommt oder dessen Lichtbrechungsvermögen sogar übertrifft. Im ersten Falle wird die Linsenfunktion ganz ausgeschaltet, im zweiten Falle die Linsenwirkung bzw. die Lichtverteilung umgekehrt, wobei ein dunkles Mittelfeld und eine helle

Randzone entstehen. Den ersten Weg wählte HABERLANDT unter Benutzung von Wasser (Brechungsexponent: 1,333), den zweiten KNIEP mit Paraffinöl (Brechungsexponent: 1,476). Die Versuche wurden derart ausgeführt, dass HABERLANDT (abgesehen von seinen ersten, nicht ganz einwandfreien Versuchen mit völlig untergetauchten Blättern) die Oberseite des Blattes, dessen Stiel, wie überall bei derartigen Versuchen verdunkelt war,¹⁾ unter gleichzeitiger Bedeckung mit einem entsprechend zugeschnittenen Glimmerplättchen mit Wasser benetzte, wobei das letztere kapillar festgehalten wurde. Die Blätter vermochten sich nicht zum Licht zu orientieren. In ähnlicher Weise verfuhr KNIEP mit Paraffinöl, das er ebenfalls mit Glimmerplättchen oder bei nicht völlig ebener Blattspreite mit dünnem Seidenpapier bedeckte. Bemerkenswerter Weise erreichten die Blätter trotzdem ihre Lichtlage. Dieses Ergebnis wurde von HABERLANDT (IV, S. 298) in seiner letzten Arbeit für *Begonia semperflorens* bestätigt, jedoch erneut durch den Versuch gezeigt, dass unter gleichen Umständen und an derselben Pflanze eine Behandlung mit Wasser-Seidenpapier die Einstellungsfähigkeit zum Licht aufhebt. Diese Resultate haben HABERLANDT allerdings zu einer Modifikation seiner Auffassung veranlasst, im Prinzip dienen sie ihm aber als Stütze seiner Theorie; mit welchem Recht, soll später besprochen werden.

Die von mir ausgeführten Experimente bezweckten ebenfalls eine Ausschaltung der Linsenfunktion, indem ich mich der Gelatinegallerte bediente. In einer Konzentration von 5—12 pCt. wurde sie kurz vor dem Erstarren mit einem Pinsel auf die Epidermis aufgetragen, und zwar so dick, dass die Papillen vollständig und reichlich bedeckt waren und die Fläche vollkommenen Spiegelglanz annahm.²⁾ Die stets mit verdunkeltem Blattstiel versehenen Versuchsobjekte³⁾ wurden dann in dampfgesättigter Atmosphäre unter Glasglocken, die zur einen Hälfte mit feuchtem schwarzen Papier ausgelegt waren, gehalten und mindestens zweimal täglich mit einem Zerstäuber angefeuchtet, um ein Eintrocknen der Gelatinegallerte zu verhüten.

Die Vorteile dieses Verfahrens erscheinen gegenüber dem bisher geübten nicht unwesentlich und wohl geeignet, die abweichenden positiven Resultate zum grösseren Teil schon allein zu erklären. Unabhängig von der äusseren Form des Blattes, mag dieses eben oder runzelig oder mit Haaren bedeckt sein, wird das gleiche Ziel

1) Nur ausnahmsweise kann von einer Verdunkelung abgesehen werden, wenn nachweislich der Blattstiel nicht heliotropisch empfindlich ist.

2) Anfänglich geschah dies unter mikroskopischer Kontrolle.

3) Es wurde mit Ausnahme von *Tropaeolum* nur mit ganzen Pflanzen oder abgeschnittenen Sprosssteilen gearbeitet.

mit einem geringeren Materialaufwand, also mit geringerer Belastung der Blattspreite erreicht, als selbst bei Wasser-Seidenpapier. Ferner nähert sich der Brechungsindex der Gelatine, der mit der liebenswürdigen Hilfe des Herrn Prof. H. BILTZ mittels Pulfrich'schen Refraktometers im Na-Lichte auf 1,341 der 5prozentigen, und 1,347 der 10prozentigen Lösung bestimmt wurde,¹⁾ noch mehr als Wasser dem des Zellsaftes. Die angegebenen Zahlenwerte bedeuten naturgemäss nur Annäherungswerte, da im Laufe des Versuchs der Wassergehalt der Gelatine geringen Schwankungen unterworfen war. Jedenfalls zeigte eine Nachprüfung des Strahlenganges bei mit Gelatine bedeckter Epidermis unter dem Mikroskop („Linsenversuch“, vgl. HABERLANDT II, S. 52) die völlige Ausschaltung jedweder Lichtkonzentration. Schliesslich hat die Gelatine dem Wasser-Seidenpapier gegenüber den Vorzug der grösseren Lichtdurchlässigkeit. Seidenpapier ist bei Benetzung mit Wasser bei weitem nicht so durchsichtig wie mit Öl, und noch weniger als Gelatinegallerte. Der Unterschied wird aber noch grösser, wenn die obere Faserschicht, wie dies im Versuch unvermeidlich bleibt, nicht völlig unter Wasser steht. Der letztere Umstand bewirkt ausserdem, in Verbindung mit dem stärkeren Lichtbrechungsvermögen der Papierfasern gegenüber dem Wasser, dass das Seidenpapier gleich einem matten Schirm wirkt, der durch die von ihm selbst ausgehenden Lichtstrahlen den Gang des schräg einfallenden Lichtes mehr oder minder verschleiert. Die Differenz in dem Ausfall der von HABERLANDT mit *Begonia semperflorens* ausgeführten Öl- bzw. Wasserbenetzungsversuche erscheint somit durchaus plausibel.

Unter der Voraussetzung, dass mit sauberen, sterilen Instrumenten gearbeitet wurde, hielt sich die Gelatine während der Versuche tagelang unverändert; durchschnittlich erst nach mehr als 5—6 Tagen machte sich die Wirkung von Mikroorganismen und schliesslich infolgedessen auch Schädigung des Blattes geltend. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass die Versuchsobjekte vor direktem Sonnenlicht bzw. aussergewöhnlich hoher Temperatur geschützt wurden, schon allein um ein Abschmelzen der Gelatinegallerte zu verhüten.

Die Verdunkelung des Blattstieles geschah meist mit Staniol, ganz dünnem, geschwärzten Leder oder sogenanntem Kohlepapier, wie es zur Vervielfältigung von Schriftstücken benutzt wird. Letztere beiden wurden stets in mehrfacher Umhüllung angewandt, da sie in einfacher Lage nicht immer ganz zuverlässig sind. Ein besonderes, später noch zu nennendes Verfahren leistete bei den Versuchen mit *Tropaeolum* sehr gute Dienste. Im übrigen fanden die üblichen

1) Meist wurde eine 8—10prozentige Lösung verwandt.

Vorsichtsmassregeln Anwendung, um Täuschungen durch etwaige Mitwirkung der Schwerkraft oder gar der Internodien auszuschliessen, ebenso wie auf die besonderen Symmetrieverhältnisse der Blätter speziell von *Begonia* Rücksicht genommen wurde (GOEBEL, S. 102). Meist befand sich das Blatt in Flankenstellung zum Licht, jedoch wurden gleichzeitig auch andere Orientierungen vorgenommen. Mit einer Ausnahme (*Tropaeolum*) diente stets Tageslicht als Beleuchtungsquelle.

Für den günstigen Ausfall der Versuche halte ich es für besonders wichtig, dass die Pflanzen an die ihnen während des Versuches gebotenen, ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse vorher gewöhnt werden, was bisher wohl in nicht immer ausreichendem Maasse berücksichtigt zu sein scheint. Zu diesem Zweck fanden sie mindestens für mehrere Tage Aufstellung an einem nicht zu hellen Orte des Gewächshauses bezw. Laboratoriums, an welcher beiden Örtlichkeiten auch die Versuche, und zwar nur während der warmen Jahreszeit stattfanden. Eine Prüfung mit dem Mikroskop zeigte, dass Veränderungen im Bau und der Funktion des Linsenapparates hierdurch nicht eingetreten waren.

Unter den angeführten Bedingungen wurden eine Reihe von Pflanzen untersucht. Den Hauptwert lege ich dabei zunächst auf *Begonia semperflorens*, *Begonia Schmidtiana*¹⁾ und *Humulus Lupulus*, mit denen zahlreiche Versuche ausgeführt wurden, während mit *Ostrya carpinifolia (vulgaris)* nur wenige, wenn auch immerhin positiv verlaufende Experimente angestellt wurden. Mit Ausnahme der zweitgenannten Pflanze hat HABERLANDT mit allen gearbeitet. Die bisher angeführten Beispiele bilden den weiter unten zu nennenden gegenüber insofern eine Gruppe für sich, als bei ihnen eine von HABERLANDT gestellte Forderung mehr oder minder streng erfüllt ist. Die Innenwände der Epidermiszellen zeigen nämlich keine oder nur sehr geringe Ausbuchtungen nach dem grünen Gewebe, sie sind also auch nicht infolge verschiedener Neigung zum Lichteinfall verschiedener Helligkeit ausgesetzt; Epidermiszellen, bei denen dies in stärkerem Maasse der Fall ist, werden nämlich von HABERLANDT (II, S. 44) als ein besonderer Typus von lichtpercipierenden Organen für sich betrachtet, insofern als hier gesetzmässige Helligkeitsunterschiede zwischen der stärker belichteten Mitte und der Randzone zustande kommen.

Der Erfolg meiner Versuche war der, dass unter günstigen Wachstumsbedingungen und bei Benutzung jüngerer Blätter bereits

1) Von dieser Pflanze wurde ein älteres, ziemlich stark behaartes Exemplar, sowie zahlreiche junge, aus Samen gezogene Individuen benutzt. Letztere waren nur spärlich behaart.

nach 12—24 Stunden erhebliche Reaktion eingetreten war, die häufig schon nach weiteren 24 Stunden unter Winkeländerungen von 45—90° zur fixen Lichtlage führten. Kontrollpflanzen mit unbenetzter Spreite zeigten häufig das gleiche Verhalten.¹⁾ Nur bei *Ostrya* vollzog sich die Orientierung langsamer und gelang die vollständige Erreichung der fixen Lichtlage nicht; dasselbe galt aber auch für die unbenetzten Kontrollblätter. An einer ungünstigen Beschaffenheit des Materials liegt dies aber keineswegs allein, denn einerseits hat auch HABERLANDT (II. S. 90) die gleiche Erfahrung in Bezug auf unvollkommenes Reaktionsvermögen gemacht, andererseits ist das Missverhältnis zwischen der Tragfähigkeit des zarten Blattstieles und der Grösse der Spreite speziell an jüngeren Blättern zu erheblich.

Meine Versuche zeigen also, dass die Reaktion der benetzten Blätter, deren Linsenapparate völlig ausgeschaltet sind, sich in gleicher Weise und unter Umständen sogar mit gleicher Schnelligkeit wie unbenetzte zum Licht zu orientieren vermögen. Wenn aber tatsächlich auch nicht selten eine geringere Verzögerung der Reaktion eintreten kann, so ist stets zu berücksichtigen, dass die Ansprüche an die Arbeitsleistung des Blattstieles durch das erhöhte Gewicht der belasteten Spreite in Verbindung mit dem Hemmungswiderstande der Blattstielhüllen viel grösser geworden sind. Es darf ferner nicht ausser acht gelassen werden, dass durch Reflexion an der spiegelnden Gelatineoberfläche jener Teil des auffallenden Lichtes dem Blatt verloren geht, der sonst durch die als „Lichtfänger“ im STAHL'schen Sinne funktionierenden Papillen dem Blatte zugute kommt.

Die beschriebenen Versuchsergebnisse berechtigen somit zu der Schlussfolgerung, dass die Perzeption der Lichtrichtung unabhängig von der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen vor sich geht. Um einige weitere Belege hierfür zu geben, wurden noch einige Pflanzen untersucht, bei denen, abgesehen von gewissen Struktureigentümlichkeiten, allerdings die früher erwähnte Bedingung, dass die innere Epidermiswand in einer Ebene liegen müsse, fallen gelassen wurde, deren Lichtsinnesorgane aber in Bezug auf Linsenwirkung einen besonders hohen Grad von Vollkommenheit aufweisen und als solche auch von HABERLANDT zum Teil unter Reproduktion von Bildern der Lichtverteilung besonders hervorgehoben worden sind. Es sind dies *Tropaeolum majus*, *Fittonia Verschaffeltii* und *Impatiens Marianneae*. Eine Prüfung des Strahlenganges mit Hilfe des „Linsenversuchs“ bot hier in der Tat über-

1) Unbenetzte Blätter von *Begonia semperflorens* mit nicht verdunkelten Blattstielen nahmen bei HABERLANDT III, S. 364 erst in vier Tagen die fixe Lichtlage ein! Übrigens fanden meine Begonienversuche sämtlich im Gewächshause statt.

raschende Bilder und bestätigte die Angaben HABERLANDT's durchaus. Es ist klar, dass, wenn diese Apparate in entsprechendem Maasse als Sinnesorgane funktionieren, ihre Eliminierung selbst dann zur Geltung kommen muss, wenn tatsächlich noch die besondere Struktur der Epidermisunterseite bei der Lichtperception beteiligt sein sollte. Zum mindesten müsste also die Einstellung in die fixe Lichtlage, wenn nicht direkt verhindert, so doch aussergewöhnlich stark verzögert werden. Meine Versuche liessen keines von beiden erkennen. An die einzelnen Versuche seien einige Bemerkungen geknüpft.

Tropaeolum majus zeigt namentlich nach dem Blattrande zu zwischen gewöhnlichen Epidermiszellen solche, deren Aussenwände in der Mitte stark nach aussen vorgewölbt sind. In Bezug auf weitere Einzelheiten sei auf HABERLANDT (II, S. 66) verwiesen. Die Wahl dieser Pflanze, mit der HABERLANDT ebenfalls gearbeitet hat — KNIEP benutzte nur das ganz ähnlich gebaute *Tropaeolum minus* — könnte vielleicht insofern überflüssig erscheinen, als HABERLANDT in seiner neuesten Arbeit im Gegensatz zu seinen früheren Befunden direkt zugiebt, dass trotz Benetzung mit Wasser das Orientierungsvermögen der Spreite tatsächlich, wenn auch sehr unvollkommen bestehen bleibt. Er führt diesen Umstand auf die schon angedeuteten Unebenheiten der Innenwände zurück, die aber bemerkenswerterweise so gering sind, dass HABERLANDT (II, S. 87) in seinen früheren Versuchen von ihnen ganz absehen zu können glaubte.

Meine Versuche wurden ebenfalls mit abgeschnittenen Blättern ausgeführt, deren Blattstiele mit ihrem unteren Teile im festen Staniolverbände ruhten und in Wasser tauchten. Das Gelingen der Versuche ist hier ganz besonders von einer geeigneten Auswahl des Materials abhängig, das von vornherein hierzu wenig prädestiniert erscheint. Abgesehen von den photonastischen Bewegungen des Blattes, stört vor allem die Zartheit des für die Bewegung hauptsächlich in Betracht kommenden oberen Teiles des Blattstieles, zu der die relative Grösse der Spreite in unvorteilhaftem Verhältnis steht. Ferner muss die Spreite selbst erst für Wasser bezw. Gelatine benetzbar gemacht werden, was HABERLANDT unter gewissen Vorsichtsmassregeln mit Alkohol, ich selbst ausserdem auch durch Abreiben mittels eines mit feuchtem, geschlemmten Ton bestrichenen Wattebäuschchen erzielte, Umstände, die in Anbetracht des Vorkommens von Spaltöffnungen auf der oberen Epidermis das Reaktionsvermögen nicht gerade begünstigen dürften. Trotzdem erhielt ich nach längerem Bemühen mit grosser Regelmässigkeit sehr gute Resultate, wenn Blätter mit relativ nicht zu grosser Spreite und vor allem mit kräftigem Stiel sorgfältig ausgesucht wurden. Solche erhielt ich ohne Schwierigkeit, wenn aus dem Freien

stammende, besonders kräftige Sprosse mehrere Tage an einem nicht zu hellem Ort der relativ trockenen Laboratoriumsluft ausgesetzt wurden, wobei gleichzeitig die Lichtstimmung günstig beeinflusst wurde.¹⁾

Die Verdunkelung des Blattstieles in seinem oberen beweglichen Teile wurde mit schwarzem Leder (HABERLANDT II, S. 11) oder Papier bewirkt.²⁾ Fast noch bessere Resultate erhielt ich mit einem Überzug von schwarzer Gelatinegallerte. Wie HABERLANDT (I, S. 108) und KRABBE (S. 257) mit Recht hervorheben, ist ein Überzug allein mit chinesischer Tusche unzureichend. Wenn auch an und für sich undurchlässig für Licht, müssen naturgemäss durch Wachstumsbewegungen des Stieles in dem sehr spröden Material sehr schnell Spalten und Risse auftreten. Dies ist in dem oben genannten Mittel, welches ich durch Verrühren einer grösseren Portion Frankfurter Schwarz in Gelatinelösung erhielt, durchaus vermieden. Diese Mischung wurde kurz vor dem Erstarren in mehreren Schichten aufgetragen und durfte, um seine Elastizität nicht zu verlieren, während des Versuches niemals eintrocknen, was bei der sonstigen Versuchsanordnung keine besonderen Massnahmen erforderlich machte. Dies elastische Verhalten sowie eine gewisse Gleitfähigkeit auf der Unterlage gestattet einen Ausgleich der Spannungen, so dass Risse innerhalb begrenzter Zeiträume nicht auftreten. Werden diese überschritten, so bilden sich allerdings nur wenige Rissstellen, die aber sofort so gross werden, dass sie niemals unbeachtet bleiben können. Der grösseren Sicherheit wegen wurden die Versuche nicht über 24 Stunden ausgedehnt. Dass tatsächlich der Verband für Licht undurchlässig³⁾ ist, zeigten mir eine Anzahl von Kontrollversuchen, wo ausser dem Blattstiel die Lamina mit schwarzem Papier oder ebenfalls schwarzer Gelatine überzogen wurden. Während daneben befindliche Versuchsblätter ihre fixe Lichtlage einnahmen, verhielten sich die Kontrollblätter, abgesehen von photonastischen Bewegungen, dem Licht gegenüber durchaus passiv.⁴⁾

1) Ausdrücklich sei hervorgehoben, dass die benutzten Blätter, wie eine Prüfung unter dem Mikroskop lehrte, tatsächlich die nur den etwas älteren Blättern eigentümlichen „Sinnesorgane“ besaßen (conf. HABERLANDT II, S. 100).

2) Den sinnreichen, aber komplizierten Apparat KNIEP's habe ich nicht benutzt, dagegen die neueste Konstruktion HABERLANDT's (IV, S. 300) nachgeprüft. Danach steht es für mich fest, dass die frühzeitige Sistierung der anfänglich vorhandenen Blattstielbewegung in seinen Versuchen nur durch jenen wenig zweckmässigen Apparat verschuldet wurde.

3) Auf das Fehlen von Luftblasen muss besonders geachtet werden. Es empfiehlt sich, die zuerst aufgetragene Schicht vollständig trocken werden zu lassen; etwa vorhandene Luftblasen gelangen dann zum Zerplatzen.

4) Der Blattstiel reagiert bekanntlich auch bei verdunkelter Spreite stark heliotropisch (conf. DARWIN, S. 414; ROTHERT, S. 121; HABERLANDT I, S. 107).

Die Beleuchtung fand durch Tageslicht, in einigen Fällen mit sehr gutem Erfolge durch Auerlicht statt, das für einige Stunden während des Tages benutzt wurde.¹⁾

Das Resultat war nun derart, dass in günstigen Fällen bereits nach 6—8, eventuell 12 Stunden die Blätter die fixe Lichtlage annähernd oder sogar vollständig erreicht hatten, erst recht natürlich von einem Tage zum anderen, d. h. in 24 Stunden.²⁾ Bedenken wir, dass HABERLANDT (II, S. 12) selbst unbenetzte Blätter mit verdunkelten Blattstielen nach 5—6 Stunden das Maximum ihrer Einstellungsbewegung, das aber bei *Tropaeolum majus* bei weitem nicht der fixen Lichtlage entsprach, einnehmen sah, so kann von einer nennenswerten Verzögerung der Reaktion, wie sie der Ausschaltung des Linsenapparates entsprechen müsste, natürlich keine Rede sein.

Sehr instruktiv ist das Verhalten von *Fittonia* und *Impatiens*, deren Einrichtungen allerdings von den bisher genannten erheblich abweichen, jedoch nach demselben Prinzip arbeiten. Als sogenannte Ocellen gehören sie dem höchstentwickelten Typus der Lichtsinnesorgane an und finden sich auf der Epidermis zerstreut. Ein einzelnes Ocell besteht aus zwei Zellen: Eine grosse, stark papillös nach aussen gewölbte Epidermiszelle trägt nämlich an ihrer Spitze, durch eine kurze Querwand getrennt, eine kleinere sogenannte Linsenzelle. Die Querwand ist bei *Impatiens* gerade, bei *Fittonia* gewölbt, und zwar so, dass die obere Zelle bikonvexe Linsenform zeigt. Die Innenwand der grossen Zelle ist zwar annähernd gerade, die Seitenwände dagegen schräg nach einwärts gerichtet, so dass im Prinzip mit einer ganz ähnlichen Einrichtung gerechnet werden muss, wie sie durch die nach innen gewölbten Epidermiszellwände repräsentiert werden (HABERLANDT II, S. 44). In Bezug auf sonstige anatomische Einzelheiten sowie die physikalischen Grundlagen sei auf die näheren Ausführungen HABERLANDT's (II, S. 107 u. f.) verwiesen, der übrigens in dieser Einrichtung eine Anpassung an häufige Benetzung der Blattspreite sieht. Hervorgehoben sei nur, dass sowohl die kleine als die grosse Zelle als Licht konzentrierende Linsen in Betracht kommen, dagegen die Innenwände der letzteren allein als lichtempfindlich anzunehmen sind.

1) Beiläufig sei noch eine weitere Versuchsmethodik erwähnt, deren ich mich mit ziemlich gutem Erfolge bediente. Es wurde nämlich die Blattspreite in horizontaler Lage fixiert, während der Stiel in einen luftdichten, zur Hälfte mit Wasser gefüllten Behälter durch eine kleine Öffnung im Deckel hineinragte und sich, im gleichen Sinne wie sonst die Lamina dem Lichte zukrümmte. Auf Einzelheiten dieses neben gewissen Vorteilen, auch Nachteile in sich bergenden Verfahrens einzugehen, dürfte sich nicht verlohnen, da es ein abschliessendes Urteil in dem oben geforderten Sinne so wie so nicht gestattet.

2) Dass die Blätter sich individuell verschieden verhielten, bedarf kaum der Erwähnung.

Der „Linsenversuch“ zeigte mir, dass durch Benetzung mit Gelatine die Linsenfunktion eliminiert wird. Hierzu bedarf es aber noch einer kurzen Erörterung. HABERLANDT konstatiert, dass die kleine Zelle bei *Fittonia*, dagegen nicht bei *Impatiens* stärker lichtbrechenden Inhalt führt als die grosse, was auf Gerbstoffgehalt beruhen soll. Der Theorie nach dürfte daher in obigem Falle eine völlige Ausschaltung der Linsenfunktion nicht eintreten. Demgegenüber sei festgestellt, dass ich niemals bei *Fittonia*, wohl dagegen in geringem Masse bei *Impatiens* in jenen Zellen Gerbstoff nachweisen konnte.¹⁾ In wieweit hierfür ein verschiedenartiges Verhalten der Pflanzen massgebend ist, lasse ich dahingestellt; eine Verwechslung dürfte zweifellos ausgeschlossen sein. Ebenso wenig gelang mir der sichere Nachweis eines stärkeren Lichtbrechungsvermögens der kleinen Zelle bei *Fittonia*. Allerdings kann man beim „Linsenversuch“ bisweilen unter Benutzung sehr kleiner Blenden bei benetzter Epidermis kaum merkliche Spuren von Lichtdifferenzen beobachten, denen aber ganz andere Ursachen zugrunde liegen dürften. So treten an den gewölbten Seitenwänden der kleinen Linsenzelle ganz schwache Reflexe auf (vielleicht begünstigt durch die vollständige Cutinisierung der Aussenwandung [nach H.]), ebenso bewirkt unter gleichen Umständen der zum Teil exzentrisch gelegene Kern derselben Zelle geringe Ablenkung der Strahlen. Alle diese Momente sind aber im Vergleich zu dem normal funktionierenden Apparat so ausserordentlich geringfügig, dass sie für unsere Frage als bedeutungslos ohne weiteres vernachlässigt werden können. Bei *Impatiens* treten sie überhaupt nicht hervor, offenbar infolge der etwas abweichenden Gestaltungsverhältnisse der Zellen; für die Annahme eines stärkeren Lichtbrechungsvermögens der kleinen Zelle bot sich absolut kein Anhalt; der Gerbstoffgehalt ist offenbar hierzu viel zu gering.

Als Resultat ergab sich, dass die mit Gelatine bedeckten Blätter sich sehr leicht in die fixe Lichtlage einstellen, und zwar zum Teil mit gleicher Schnelligkeit wie Kontrollblätter, sei es mit oder ohne verdunkeltem Blattstiel. Besonders deutlich trat dies bei *Fittonia* hervor, wo bei dekussierter Blattstellung das unveränderte zweite Blatt eines Wirtels stets zur Kontrolle diene. Der Blattstiel, der, wie schon HABERLANDT II, S. 107 angiebt, bei *Fittonia* von anderen Blättern stets beschattet wird, dürfte überhaupt nicht heliotropisch empfindlich sein.

Nach allem kann es somit keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei der zweiten von mir behandelten Gruppe von Pflanzen,

1) Mittels Kaliumbichromat und Eisenvitriol.

die Linsenfunktion der „Lichtsinneseorgane“ ohne direkte Bedeutung für die Orientierung des Blattes zum Lichte ist.

Nach HABERLANDT, der die Beobachtungen KNIEP's an mit Öl benetzten Blättern bestätigen konnte, stehen diese Versuche in keinem prinzipiellen Widerspruch zu seiner Theorie, sie gaben nur den Anlass zu einer kleinen Änderung seiner Auffassung. Wie schon erwähnt, werden die Beleuchtungsverhältnisse der lichtempfindlichen Plasmahaut durch die Benetzung mit Öl umgekehrt, d. h. das Mittelfeld erscheint dunkel, die Randzone hell. Trotzdem reagiert das Blatt in durchaus normaler Weise. HABERLANDT hebt nun besonders hervor, dass das ausschlaggebende Moment seiner Theorie auf der Empfindlichkeit für die Art der Intensitätsverteilung des Lichtes auf der Plasmahaut beruht, d. h. ob diese zentrisch oder exzentrisch ist, dass dagegen — und dies ist das Neue seiner Auffassung — die verschiedene Reizstimmung der verschiedenen Teile der Plasmahaut keine „angeborene und unveränderliche Eigenschaft, sondern nur eine erworbene Adaptationserscheinung“ sei. „Die Mittelfelder sind bei senkrechtem Lichteinfall hell adaptiert, die Randpartien dunkel adaptiert. Die Helladaptation der Mittelfelder stellt sich nach jeder längeren Verdunkelung, an jedem Morgen aufs neue ein.“ Ein vollständiger Stimmungswechsel tritt durch Benetzung mit Öl ein, so dass nunmehr das Mittelfeld dunkel, die Randpartien helladaptiert sind (H. IV, S. 293).

Meines Erachtens stehen dieser Auffassung doch einige Bedenken¹⁾ entgegen, auf die ich, ohne einen experimentellen Beitrag zu dieser Frage bieten zu können, kurz hinweisen möchte.²⁾ Abgesehen von der beiläufigen Bemerkung, dass das Verhältnis der Präsentationszeit des heliotropischen Reizes zu der Minimalzeit, in der die Adaptation vor sich gehen kann, für ein Funktionieren des Apparates wenig günstig erscheint und noch sehr der Aufklärung bedarf, sei zunächst die Frage aufgeworfen, weshalb eine Adaptation bei schiefem Lichteinfall, d. h. exzentrischer Lichtverteilung unterbleibt. Die Angaben HABERLANDT's sind offenbar so zu deuten, dass ein beliebiger Punkt der Plasmahaut sich nur dann an einen bestimmten Helligkeitsgrad zu adaptieren vermag, wenn ein korrespondierender Punkt der gegenüberliegenden Hälfte, der der Peripherie desselben konzentrischen Kreises (bezw. Kurve) angehört, von der gleichen Helligkeit getroffen wird, was ja einer zentrischen

1) Vgl. das Referat von H. FITTING p. 184.

2) Aus eigener Anschauung kenne ich nur die im „Linsenversuch“ sich bietenden Bilder bei ölbenetzter Epidermis.

Lichtverteilung bei senkrechtem Lichteinfall entspricht. Die Adaptation unterbleibt, sobald zwischen beiden ein Helligkeitsunterschied, also exzentrische Lichtverteilung besteht. Wie wird aber der Helligkeitsunterschied empfunden? Sobald die Plasmahaut unter dem frischen Eindruck vorhergehender zentrischer Lichtverteilung steht oder durch die schnelle Reaktionsbewegung des Blattstieles ein ständiger Intensitätswechsel auf der Plasmahaut unterhalten wird, ist die Erklärung selbstverständlich sehr einfach. Schwierigkeiten entstehen aber, sobald die Einstellung des Blattes sehr langsam erfolgt, oder, wie es in der Natur gar nicht selten der Fall ist, zeitweiligen mechanischen Hindernissen begegnet. Alsdann dürfte die Annahme nicht zu umgehen sein, dass der Plasmahaut schon von vornherein, unabhängig von der von aussen durch Adaptation erworbenen, eine gewisse Lichtstimmung zukommt, was aber gerade von HABERLANDT zur Erklärung der Versuche mit ölbenetzten Blättern bestritten wird.

Noch wichtiger erscheint mir eine praktische Konsequenz. Die zweckmässigen Bewegungen des Blattstieles setzen voraus, dass die Pflanze befähigt ist, wahrzunehmen, in welcher Richtung eine Änderung der Intensitätsverteilung innerhalb der Plasmahaut stattfindet, d. h. ob unter normalen Verhältnissen das helle Mittelfeld sich acro- bzw. basipetal oder rechts bzw. links verschiebt (H. II, S. 128). Diese Fähigkeit muss äusseren Einwirkungen gegenüber eine gewisse Konstanz bewahren, wenn nicht eine Orientierung illusorisch werden soll. Vergleichen wir nunmehr folgende zwei Fälle:

Wird eine normale Epidermiszelle von rechts her schräg beleuchtet, so rückt das helle Mittelfeld nach links, d. h. auf der linken Hälfte befindet sich eine erheblich grössere Zahl von hellen Punkten als auf der rechten. Wird jetzt die Lamina mit Öl benetzt, so ergibt sich bei gleichem Lichteinfall, dass das jetzt dunkle Mittelfeld nach links gerückt ist, dass also nunmehr die grössere Zahl von hellen Punkten sich auf der rechten Seite befindet. Die Lichtverteilung ist somit im zweiten Falle prinzipiell die gleiche, als wenn das unbenetzte Blatt schräg von links her beleuchtet würde. Bei dem Bestreben, die fixe Lichtlage, d. h. zentrische Lichtverteilung wiederherzustellen, muss es der Pflanze ähnlich ergehen wie einem Menschen, der zum erstenmal in ein Mikroskop schaut und dabei rechts und links verwechselt. Nicht die Flächenstellung, d. h. senkrechte Einstellung zum Licht, sondern Profilstellung oder besser eine Abkehr vom Licht müsste konsequenterweise erfolgen. Tatsächlich zeigten aber die Blätter durchaus normales Verhalten.

Stehen somit die KNEIP'schen Versuche mit ölbenetzten Blättern im Widerspruch mit der HABERLANDT'schen Auffassung, so dürften

die von mir ausgeführten Gelatineversuche direkt die allgemeine Schlussfolgerung rechtfertigen, dass die Linsenfunktion der papillösen Epidermis nicht in direktem kausalem Zusammenhang mit der Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite steht.

Neben den behandelten Fällen kommt nach HABERLANDT noch einer grösseren Zahl von Einrichtungen die Bedeutung von „Lichtsinnesorganen“ zu, von denen die nach innen gewölbten Epidermiszellwände bereits genannt wurden. Sie alle tragen zunächst noch durchaus hypothetischen Charakter und namentlich das letzterwähnte Beispiel erscheint mir am wenigsten begründet zu sein; denn trotz der Bedenken HABERLANDT's (II, S. 41) dürften Belichtungsunterschiede, die mit dem Lichteinfall gesetzmässigen Änderungen unterworfen sind, sich zwischen den einzelnen Zellwänden einer beliebigen, nicht besonders strukturierten Epidermiszelle nachweisen lassen. Damit soll aber keineswegs die Bedeutung des den HABERLANDT'schen Arbeiten zugrunde liegenden Gedankens bestritten werden, dass Einrichtungen, die auf eine Erhöhung von Lichtkontrastwirkungen zwecks Perzeption der Lichtrichtung hinzielen, eine grössere Verbreitung im Pflanzenreich zukommt. Speziellere Untersuchungen dürften sich aber erst dann lohnen, wenn in einwandfreierer Weise als bisher das Vorkommen solcher Organe an bestimmten Stellen des Blattes, z. B. der Epidermis, erwiesen würde. Die Gründe, die HABERLANDT (II, S. 30) gegen deren Vorkommen in den Palissadenzellen anführt, berücksichtigen beispielsweise gar nicht die mehr oder minder begründete Anschauung, zu der sich HABERLANDT (II, S. 84) neuerdings selbst bekennt, dass zwischen der Richtung der Palissaden und dem Lichteinfall Zusammenhänge bestehen können.

Literatur.

- CH. und FR. DARWIN, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von CARUS, 1881.
H. FITTING, Referat über HABERLANDT IV. Bot. Zeit. 1907, Abt. II.
K. GOEBEL, Organographie 1898.
G. HABERLANDT, I. Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. d. D. B. G., XXII, 1904.
II. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905 (ENGELMANN).

- III. Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. Ber. d. D. B. G., XXIV, 1906.
- IV. Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption. Biol. Centralbl., XXVII, 1907.
- H. KNIEP, Über die Lichtperzeption der Laubblätter. Biol. Centralbl., XXVII, 1907.
- G. KRABBE, Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. XX, 1889.
- W. ROTHERT, Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. der Pfl., VII, 1896.
- E. STAHL, Über bunte Laubblätter. Ann. du Jard. d. Buitenzorg, XIII, 1896.

60. Erwin Baur: Über infektiöse Chlorosen bei *Ligustrum Laburnum*, *Fraxinus*, *Sorbus* und *Ptelea*.

Eingegangen am 24. Juli 1907.)

Im vergangenen Herbst habe ich in diesen Berichten¹⁾ mitgeteilt, dass infektiöse Chlorosen, die der am besten untersuchten Malvaceenchlorose völlig analog sind, auch bei *Ligustrum vulgare* und *Laburnum vulgare* vorkommen. Die Buntblättrigkeit der unter dem Namen *Ligustrum vulgare fol. aureo-variegatis* von SPÄTH, Baumschulenweg-Berlin, oder von anderen Baumschulen beziehbaren gelbfleckigen Ligusterbüsche ist genau in der gleichen eigentümlichen Weise auf dem Wege der Pflanzinfektion ansteckend und in der gleichen Weise vom Licht abhängig, wie die Buntblättrigkeit des *Abutilon Thompsoni*.

Es war von Interesse, festzustellen, ob auch bei *Ligustrum* die Sämlinge infektiös chlorotischer Eltern ausnahmslos normal grünblättrig sind, ob also auch hier eine Infektion der jungen Embryonen von der Mutter her unterbleibt. Versuche zeigten, dass dies tatsächlich der Fall ist. 29 Keimpflanzen, die ich im vergangenen Frühjahr aus Samen von infektiös chlorotischen Eltern erzog, waren alle rein grünblättrig und sind es bis heute geblieben.

Ebenso gaben auch elf Keimpflanzen von *Laburnum vulgare chrysophyllum* nur grüne Pflanzen, auch Aussaaten in grösserem Massstabe, die in den SPÄTH'schen Baumschulen wiederholt gemacht worden waren, hatten ausnahmslos grüne Sämlinge ergeben.

Wie ich schon mitgeteilt habe, machten es Nachforschungen in

1) Bd. 24, S. 416.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Nordhausen M.

Artikel/Article: [Über die Bedeutung der papillösen Epidermis als Organ für die Lichtperception des Laubblattes. 398-410](#)