

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einzusenden zu wollen.

XXVII. Bd. 15. Februar 1907.

N^o 5.

Inhalt: **Kniep**, Über die Lichtperzeption der Laubblätter (Schluss). — **Detto**, Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen (Fortsetzung).

Über die Lichtperzeption der Laubblätter.

Von **Hans Kniep**.

Mit 28 Textfiguren.

(Schluss.)

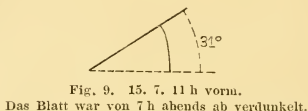
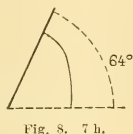
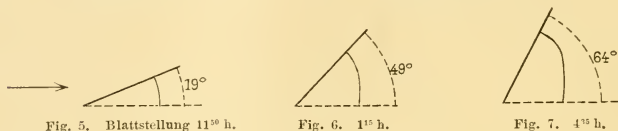
In Fig. 5—20 ist das Ergebnis von 5 Versuchen mitgeteilt, bei welchen die Blätter mit Paraffinölglimmer bedeckt waren. Die Kontrollversuche mit unparaffinierten Blättern führten zu ganz demselben Resultate, so dass ich hier um so mehr darauf verzichten kann, sie im einzelnen wiederzugeben, als die Fähigkeit dieser Blätter, das Licht zu perzipieren, nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial schon sehr wahrscheinlich war.

Die Versuche zeigen also, dass die Lamina der normalen wie der mit Öl bedeckten, unter Ausschluss der Linsenfunktion der Epidermiszellen arbeitenden *Tropaeolum*-Blätter den Lichtreiz perzipiert und dass der Reiz auf den sich krümmenden Blattstiel übertragen wird. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen *Haberlandt's*¹⁾ ergab sich außerdem, dass die Reaktionszeit bei den Blättern, deren Stiel verdunkelt ist, viel länger ist. Während Blätter mit unverdunkeltem Stiel sich oft schon nach 1—2 Stunden krümmen, dauert dies bei Verdunkelung des Blattstiels meist erheblich länger. Oft beginnt die Reaktion erst nach 8 oder gar 10 Stunden nachweisbar zu

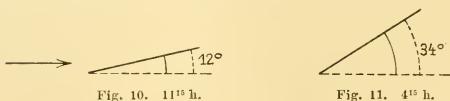
1) A. a. O. S. 12.

werden. Allerdings gibt es auch Ausnahmen, wie dies z. B. Versuch 1 beweist. — Diese sehr starken individuellen Schwankungen machen es begreiflich, dass es nicht leicht ist, zu entscheiden.

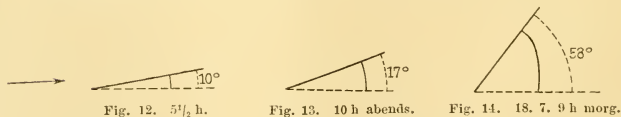
Versuch 1 (Fig. 5—9). 14. Juli. Angesetzt $11\frac{3}{4}$ h vorm.



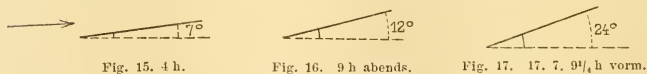
Versuch 2 (Fig. 10—11). 16. Juli. Angesetzt $11\frac{1}{4}$ h vorm.



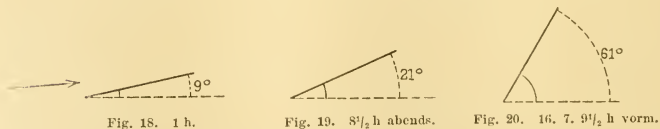
Versuch 3 (Fig. 12—14). 17. Juli. Angesetzt $5\frac{1}{2}$ h nachm.



Versuch 4 (Fig. 15—17). 16. Juli. Angesetzt 4 h nachm.



Versuch 5 (Fig. 18—20). 15. Juli. Angesetzt 1 h nachm.

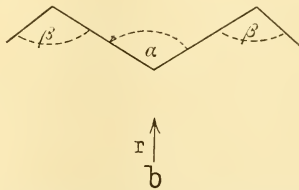
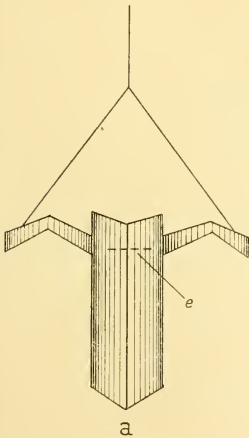


ob bei Verdunkelung des Blattstiels die mit Paraffinöl bedeckten oder die unbedeckten Blätter schneller reagieren. Hierzu wäre eine sehr große Menge von Versuchen erforderlich. Da es mir weniger auf die Entscheidung dieser quantitativen Frage, sondern

lediglich darauf ankam, festzustellen, dass die paraffinierten Blätter in demselben Sinne reagieren wie die normalen, so habe ich auf ersteren Punkt weniger Gewicht gelegt. Soweit sich nach dem mir vorliegenden Material urteilen lässt, scheint kein erheblicher Unterschied in dem Verhalten der beiden Blätter zu bestehen.

Weitere Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern stellte ich nach einer anderen Methode an, die zwar einfacher als die soeben beschriebene ist, ihr gegenüber aber auch einige, wenn auch für das Wesen der Sache nicht in Betracht kommende Nachteile hat. Das Prinzip dieser Methode bestand darin, das Licht direkt auf die Blattoberfläche zu führen. Dies geschah mit Hilfe eines Glasstabs. Die Vorderseite der Laterne, in welcher sich die Auerlampe be-

Fig. 21.



b = Querschnitt durch a in der Ebene e .
 r = Richtung des den Schirm treffenden Lichtes.

fand, wurde durch eine Blechwand verschlossen, welche mit einer runden Öffnung versehen war. Durch letztere wurde der mit Stanniol belegte, an seinen beiden Enden senkrecht zur Längsachse abgeschliffene Glasstab geführt. Alle undichten Stellen des

Kastens wurden bedeckt, so dass das Licht nur den Glasstab passieren konnte, in welchem es durch totale Reflexion nach außen geführt wurde. Um die Eintrittsbedingungen des Lichts in den Glasstab günstiger zu gestalten, war ihm an seinem in der Laterne befindlichen Ende ein Trichter aus glänzendem Weißblech aufgesetzt worden, der als Strahlenfang diente. Der Querschnitt der von mir verwendeten Glasstäbe betrug 7 mm.

Da man mit dieser Methode ohne Schwierigkeit allein die Oberseite direkt beleuchten kann, so ist die Verdunkelung des Blattstiels erheblich erleichtert. Dieser kann nur durch Durchleuchtung der Lamina Licht bekommen. Um dieses auszuschließen, wurden zunächst wieder auf der Unterseite der Lamina die S. 104 beschriebenen und in Fig. 3 abgebildeten dicht an den Stiel an-

schließenden Stanniolblättchen angebracht. Nachdem die Oberseite mit Paraffinöl-Glimmer bedeckt war, wurde auch auf diese an der Ansatzstelle des Stiels ein kleines Stanniolblättchen gelegt. Dann wurde vor den Blattstiel ein kleiner, aus schwarzem Papier gefertigter Schirm über einem Aluminiumrädchen in der S. 104 für den Papierkegel beschriebenen Weise an Kokonfäden aufgehängt und dicht an die Unterfläche herangeschoben. Form und Größe dieses Schirms ist aus Fig. 21 ersichtlich. Durch Veränderung der Winkel β und α , was einfach durch Verbiegen erreicht wird, ist es leicht möglich, bei dem aufgehängten Schirm die Richtung der Längsachse zu verändern, was oft nützlich ist, wenn die Blattfläche sich zu neigen beginnt. Beleuchtet man nun mit dem Glasstab die Oberfläche der Lamina, so ist von dem Blattstiel nichts zu sehen. Man kann die Versuche mit abgetrennten und unabgetrennten Blättern gleich gut ausführen.

Die in Fig. 22—28 abgebildeten Versuche veranschaulichen die Reaktion dreier, mit Paraffinöl benetzter Blätter. Der untere Rand der Lamina wurde, während die Neigung begann, mit dem unteren Rande des Glasstabs immer in ungefähr gleicher Höhe gehalten.

Ein Nachteil dieser Methode ist der, dass die Lamina etwas ungleichmäßig beleuchtet ist, da ihre Seitenränder infolge des relativ geringen Querschnitts des Glasstabs sehr wenig Licht erhalten. Auch ist die den Stab passierende Lichtmenge an sich nicht sehr groß und man kann daher beobachten, dass Blätter, die infolge zu hohen Alters oder aus anderen Gründen wenig empfindlich sind, sich nur sehr schwach oder gar nicht neigen. Hervorheben möchte ich, dass sich auch hierin die Blätter mit und ohne Ölschicht gleich verhielten.

Dass die Neigung der Blätter, deren Stiel verdunkelt ist, nicht oder nur sehr selten bis zur Transversalstellung fortschreitet, ist schon von Haberlandt hervorgehoben worden. Hierzu ist die Beleuchtung des Stiels erforderlich. Für die Beurteilung der hier in Betracht kommenden Frage, welche allein den Sinn der Reaktion der Blätter mit und ohne Ausschluss der Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen betrifft, hat diese Tatsache keine weitere Bedeutung.

Außer mit *Tropaeolum minus* habe ich mit zwei *Begonia*-Arten (*Begonia discolor* und *heracleifolia*) Versuche angestellt. Von beiden Arten standen mir Topfexemplare aus den Warmhäusern des hiesigen botanischen Gartens zur Verfügung. Die Methodik konnte hier, den Verhältnissen entsprechend, einfacher sein. Die Blätter wurden nicht von der Pflanze abgetrennt. Die Verdunkelung des Blattstiels geschah durch doppeltes Umwickeln mit schwarzem Stoff. Da bei *Begonia discolor*, auf die ich hier zunächst eingehen will, die jüngeren Stengel ziemlich stark positiv heliotropisch reagieren, so wurden sie vor Beginn der Versuche durch Anbinden an Holz-

stäbe in ihrer Lage fixiert. Ich überzeugte mich nun zunächst davon, dass bei dieser Pflanze die Lamina den Lichtreiz perzipiert und fand in Übereinstimmung mit Haberlandt¹⁾, dass Blätter mit verdunkeltem Stiel, deren Spreite sich zu Beginn des Versuchs in horizontaler Lage befindet, sich nach dem Lichte neigen, wenn sie

Versuch 6 (Fig. 22—24). 24. Juli. Angesetzt 12 h. g = Glasstab.

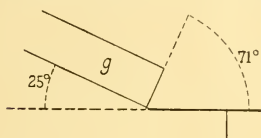


Fig. 22. 12 h.

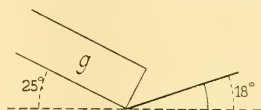


Fig. 23. 8 1/2 h abends.

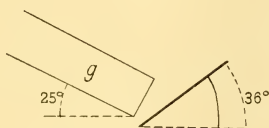


Fig. 24. 25. 7. 6 1/2 h morgens.

Versuch 7 (Fig. 25—26). 27. Juli. Angesetzt 5 h nachm.

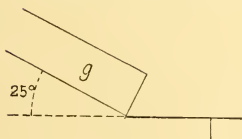


Fig. 25. 8 h.



Fig. 26. 28. 7. 12 h mitt.

Versuch 8 (Fig. 27—28). 3. August. Angesetzt 4 h nachm.
Blatt nicht von der Pflanze abgetrennt.

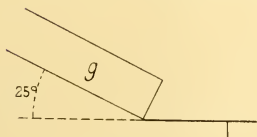


Fig. 27. 4 h.

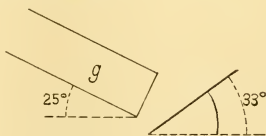


Fig. 28. 4. August 9 h vorm.

einseitig beleuchtet werden. Ich stellte die Pflanzen zu diesem Zwecke in einseitig geöffnete, viereckige Kästen aus schwarzer Pappe, wie sie allgemein bei heliotropischen Versuchen Verwendung finden. Als Lichtquelle diente das Tageslicht.

Nachdem erwiesen war, dass die Lamina das Licht perzipiert, suchte ich festzustellen, ob sie diese Fähigkeit auch bei Ausschluss

1) A. a. O. S. 17 ff.

der Linsenfunktion der Epidermiszellen bewahrt. Von zwei jüngeren, etwa gleich großen Blättern wurde der Stiel in der oben angegebenen Weise verdunkelt. Das eine wurde dann mit Paraffinöl bestrichen und die Ölschicht mit ganz dünnem, mit Paraffinöl getränktem Seidenpapier bedeckt. Glimmer zu verwenden ist hier nicht angebracht, da die Glimmerblättchen auch bei ganz feiner Spaltung meist noch zu spröde sind, um sich den Unebenheiten des Blattes genügend eng anzuschmiegen. Um das Auftreten von Luftblasen zu vermeiden, müsste man dann sehr viel Öl verwenden, wodurch wieder die Belastung des Blattes unnötig erhöht werden würde. Das mit Öl getränkte Papier schmiegt sich nun allerdings auch nicht ganz leicht an die Blattfläche an, dies kann man jedoch durch Einschnitte erreichen, was bei dem leicht springenden Glimmer nicht so gut möglich ist. Sollte es trotzdem nicht gelingen, eine vollkommen luftblasenfreie Ölschicht zu erhalten, so kann man sich durch Bedecken der betreffenden Stellen mit kleinen Papier- oder Stanniolblättchen helfen. Wenngleich das Ölpapier mehr Licht als Glimmer absorbiert, so lässt es doch für die Perzeption bei weitem genügend durch.

Das zweite Blatt diente als Kontrolle, wurde also nicht mit Öl bedeckt. Der Versuch wurde am 24. Juli 5 Uhr nachm. ange-
 setzt. Um 8 Uhr war noch an keinem der Blätter eine Reaktion sichtbar. Am nächsten Morgen 9 $\frac{1}{2}$ Uhr war dagegen das bedeckte um 60° geneigt, das andere hatte sich um 65° gesenkt. Dieser Versuch beweist, dass auch bei *Begonia discolor* die Lichtsammlung durch die Epidermislin-
 sen für das Zustandekommen der transversalheliotropischen Reaktion keine Bedingung ist. Man könnte hier allerdings noch ein-
 wenden, dass vielleicht bei dem paraffinierten Blatte die Belastung die Reaktion veranlasst habe. Um diesen Einwand zu entkräften, bedeckte ich zwei an Größe und Alter den zu dem eben besprochenen Versuch verwandten gleiche Blätter mit Paraffinöl und deckte darauf eine doppelte Schicht Seidenpapier. Darauf wurde die ganze Pflanze verdunkelt. Trotz dieser stärkeren Belastung war noch nach zwei Tagen keines dieser Blätter aus seiner horizontalen Lage gerückt. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass im vorhergehenden Versuche das Licht die Neigung bedingt hatte.

Begonia heracleifolia hat noch viel typischer ausgebildete Epidermispapillen als *Begonia discolor*. Dies spricht sich auch im Linsenversuch aus: man sieht auf den inneren Wänden der Epidermiszellen hell leuchtende, kreisförmige Lichtfelder, die etwa denen von *Anthurium Warocqueanum*¹⁾ gleichen. Bei Bedeckung

1) Vgl. die Photogramme in Haberlandt's Abhandlung. Taf. IV, Fig. 1 u. 2.

der Epidermis mit Paraffinöl sieht man demgemäß auch sehr deutlich das virtuelle Lichtfeld außerhalb der Epidermis. Die Blätter dieser Pflanze reagieren nun, wenn der Blattstiel verdunkelt ist, sehr gut heliotropisch. Zwei annähernd gleich große, noch nicht ausgewachsene Blätter, deren Mittelrippe eine durchschnittliche Länge von 9 cm hatten, wurden, nachdem der Stiel verdunkelt war, in horizontale Lage gebracht und einseitig beleuchtet. Beginn des Versuchs am 29. Juli nachm. 5 Uhr. Nach 24 Stunden hatten sich beide Blätter um 50° geneigt. Nunmehr wurde eines der Blätter in der für *Begonia discolor* beschriebenen Weise mit Paraffinöl und Seidenpapier bedeckt. Darauf wurden die Blattstiele beider Blätter in den unteren zwei Dritteln ihrer Länge so fixiert, dass die Blätter gegen den Horizont um 40° geneigt waren. Nach weiteren 24 Stunden (am 31. Juli 5 Uhr nachm.) hatten sich beide Blätter gleichmäßig um weitere 40° geneigt, standen also in einer um 10° von der Vertikalen (Gleichgewichtslage) abweichenden Lage. Man wird vielleicht einwenden, dass die Reaktion des paraffinierten Blattes als eine Nachwirkung der vor der Bedeckung mit Öl erfolgten Perzeption aufgefasst werden könnte. Das ist aber deshalb sehr unwahrscheinlich, weil sich dann sicher Differenzen in dem Verhalten der beiden Blätter gezeigt hätten und außerdem wohl kaum anzunehmen ist, dass sich die Nachwirkung in solcher Intensität auf den relativ langen Zeitraum von 24 Stunden geltend macht. Dass das paraffinierte Blatt den Lichtreiz wirklich zu perzipieren imstande ist und dass auch das vermehrte Gewicht der Spreite nicht der Grund der Neigung gewesen ist, geht schlagend aus folgendem hervor. Die Pflanze wurde am 31. Juli 5 Uhr nachm., ohne dass die Stellung der Blätter verändert wurde, in einen weiten, hohen Dunkelzylinder gestellt, so dass sie nun von oben beleuchtet wurde. Schon am nächsten Morgen war zu sehen, dass die beiden Blätter ihren Neigungswinkel verkleinert hatten. Nach 24 Stunden hatte sich das paraffinierte Blatt um 25° gehoben, das andere um 35° . Die Blätter können also auch entgegen der Richtung des Spreitengewichts reagieren. Ein anderes, derselben Pflanze angehöriges, ungefähr gleich großes Blatt wurde in horizontaler Lage mit Paraffinöl und einer doppelten Schicht Seidenpapier bedeckt. Darauf wurde die ganze Pflanze verdunkelt. Nach einem Tage hatte sich das Blatt um 9° geneigt. Als der Versuch abgebrochen wurde (nach 3 Tagen) hatte es diese Lage noch inne. So geringe Neigungen kommen aber auch bei unbelasteten Blättern vor und selbst wenn wir annehmen, dass sie in diesem Falle der Belastung zuzuschreiben ist, so berührt das die Tatsache nicht, dass bei *Begonia heracleifolia* die paraffinierten Blätter in derselben Weise wie die normalen das Licht perzipieren können.

Entsprechende Versuche habe ich noch mit *Philodendron cuspidatum*

datum angestellt, das ebenfalls sehr schöne Samtblätter besitzt. Die Resultate, die ich mit diesem Objekte (ich arbeitete vorwiegend mit abgeschnittenen Blättern, die sich, ohne geschädigt zu werden, lange in Wasser halten) erhielt, war allerdings ein anderes. Zwar neigten sich junge Blattspreiten mit verdunkelten Blattstielen, nachdem sie in horizontale Lage gebracht waren, gleichgültig, ob ihre Oberfläche mit Paraffinöl bedeckt war oder nicht, bei einseitiger Beleuchtung innerhalb 24 Stunden um 90°, stellten sich also zum einfallenden Lichte senkrecht. Es stellte sich aber heraus, dass verdunkelte Blätter dies ebenfalls tun. Es liegt hier also entweder eine geotropische Reaktion oder Eigenrichtung vor. In einigen Fällen schritt die Neigung der Spreite im Dunkeln zwar langsamer und nicht bis zur Einstellung in die Lotlinie vor, in anderen dagegen erreichte sie die letztere Lage ohne Verzögerung. Welche Faktoren bei dieser Erscheinung mitspielen, bedarf noch der Untersuchung. Ich habe den Fall hier nur angeführt, um zu zeigen, wie wichtig es ist, Kontrollversuche im Dunkeln anzustellen. Ehe die mitwirkenden Faktoren genauer analysiert sind, kann er weder für noch gegen die Haberlandt'sche Hypothese ins Feld geführt werden.

Fragen wir nun nach dem allgemeinen Ergebnis der mitgeteilten Versuche, so geht daraus zweifellos hervor, dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion der untersuchten Laubblätter keine Bedeutung hat. Die Haberlandt'sche Hypothese, insofern sie die Lage des hellen Mittelfeldes auf dem Plasmabeleg der inneren Zellwand der oberen Epidermiszellen und die damit gegebenen, ganz bestimmten Beleuchtungsunterschiede für das Zustandekommen der transversalhéliotropischen Reaktion als maßgebend ansieht, ist somit in den untersuchten Fällen hinfällig. Das geht mit zwingender Notwendigkeit aus der Tatsache hervor, dass Blätter, die mit Paraffinöl bedeckt sind, bei denen also, senkrecht auffallendes Licht vorausgesetzt, die schwächere Beleuchtung der Randzonen in den Epidermiszellen durch helle Lichtringe ersetzt ist, bei Ausschluss des Blattstiels ebenso reagieren wie normale.

Nun hat allerdings Haberlandt zur Bestätigung seiner Theorie den meinigen ganz ähnliche Versuche angestellt. Da deren Ergebnis mit dem der meinigen nicht übereinstimmt, muss ich hier noch etwas näher darauf eingehen. Haberlandt hat seine Versuchspflanzen unter Wasser versenkt. Da der Brechungsindex des Wassers dem des Zellsaftes ungefähr gleich ist, so wird, wenn die Oberfläche der Blätter benetzt ist, die Linsenfunktion der Epidermispapillen ausgeschaltet. Der Ausfall seiner Versuche führt Haberlandt zu dem Schlusse, dass die benetzte Blattspreite unter Wasser die Lichtrichtung nicht zu perzipieren vermag, und er

folgt daraus die „Unentbehrlichkeit der Linsenfunktion der oberen papillösen Epidermiszellen der Blattspreiten für die Perzeption der Lichtrichtung und für das Einrücken in die fixe Lichtlage, wenn die heliotropisch empfindlichen Blattstiele verdunkelt sind¹⁾.“

Fragen wir, auf welche Versuche sich diese Schlussfolgerung im einzelnen gründet. Als Versuchsobjekte dienten *Humulus Lupulus*, *Ostrya vulgaris*, *Begonia discolor* und *Tropaeolum*. Von ersterer Pflanze wurden zwei Zweige mit je zwei ausgewachsenen Blättern submers aufgestellt²⁾. Von je einem Blatt war der Stiel durch Stanniolverband verdunkelt. Die Reaktion begann bei den Blättern mit unverdunkeltem Stiel nach 24 Stunden, „am dritten Tage hatte das eine Blatt die fixe Lichtlage fast ganz erreicht, das zweite war etwas zurückgeblieben.“ „Die Blattspreiten mit den verdunkelten Blattstielen dagegen hatten ihre ursprüngliche Lage so gut wie gar nicht verändert.“ Wenn Haberlandt hieraus folgert, dass die Spreite, welche, wie er nachgewiesen hat, in Luft bei Verdunkelung des Stiels reagiert, in Wasser den Blattstiel nicht zu dirigieren vermag, so wird niemand dagegen etwas einzuwenden haben. Hieraus scheint mir aber nicht mit zwingender Notwendigkeit zu folgen, dass die „Linsenfunktion zur Perzeption der Lichtrichtung unentbehrlich ist“. Wäre es nicht möglich, dass die submersen Blätter den Lichtreiz perzipieren, dass aber die Krümmung (Reaktion) durch die abnormen Bedingungen beeinflusst wird? Ich bin ebensowenig wie Haberlandt der Ansicht, dass ein kurzer Aufenthalt in Wasser für die Blätter unbedingt schädlich ist. Das kann aber an der Tatsache nichts ändern, dass die Arbeitsleistung der submersen Blätter bei der Reaktion in dem dichteren Medium wesentlich erhöht ist. Ein Vergleich der Versuche Haberlandts mit submersen und in Luft gehaltenen *Humulus*blättern ergibt nun in der Tat, dass letztere (bei unverdunkeltem Blattstiel) schon nach 24 Stunden die günstige Lichtlage erreichen³⁾, während das bei ersteren eine dreimal so lange Zeit in Anspruch nimmt. Diese könnte man allerdings auf Rechnung einer Ausschaltung der Lichtperzeption der Lamina setzen; doch erscheint mir das wenig berechtigt, da nach den bisherigen Erfahrungen die heliotropische Reaktion lichtempfindlicher Blattstiele durch Verdunkelung der Lamina nicht wesentlich beeinflusst wird. Was die Blätter mit verdunkeltem Stiel angeht, so ist deren Reaktion an sich schon bei weitem nicht so intensiv wie diejenige der normalen, bei denen der Stiel nicht ausgeschaltet ist, und schreitet nur äußerst selten bis zur Erreichung der fixen Lichtlage fort. Es läßt sich daher meines Erachtens die Möglichkeit nicht von der Hand weisen,

1) A. a. O. S. 94.

2) a. a. O. S. 89.

3) a. a. O. S. 14.

dass die Reaktion im Wasser verzögert ist resp. bei den Blättern mit verdunkeltem Stiel, bei denen sie an sich schon viel schwächer ist, ausbleibt, obgleich die Lamina das Licht perzipiert. Auch die Blätter von *Ostrya vulgaris* reagieren, nach den Angaben Haberlandts zu urteilen, zweifellos schlechter in Wasser als in Luft. Während nämlich die Blätter mit verdunkeltem und unverdunkeltem Stiel in Luft immer reagierten, blieb bei den submersen Blättern mit verdunkeltem Stiel die Reaktion immer, bei den anderen häufig aus. Den Grund für letztere Erscheinung sieht Haberlandt zum Teil darin, dass die Blätter zu jung waren und „noch unausgewachsene Blätter das Untergetauchtsein nicht gut zu vertragen scheinen“, zum Teil führt er sie darauf zurück, dass die langen Nebenblätter den Blattstiel beschattet hätten. In einigen anderen Fällen weiß er keinen Grund anzugeben. Ich glaube, auch hier wird man die für *Humulus* angegebene Erklärungsmöglichkeit zum mindesten für diskussionsfähig halten müssen. Zu einem weiteren Versuche diente *Begonia discolor* als Objekt. Auf die Frage, ob die Blattstiele dieser Pflanze lichtempfindlich sind, brauche ich hier nicht einzugehen. Ich möchte nur hervorheben, dass mir die Behauptung Haberlandt's, sie seien nicht heliotropisch, nicht ausreichend begründet erscheint. — Eine kleine Topfpflanze mit zwei Blättern wurde unter Wasser versenkt. Der Stiel des jüngeren Blattes befand sich in Stanniolverband. Beim Füllen des Gefäßes waren die Blätter durch den Auftrieb in eine schräg nach oben gerichtete Lage gelangt. Die Neigung der älteren Spreite wich von der horizontalen um 40° , die der jüngeren um 20° ab. „Nach sechs Stunden hatten sich beide Spreiten wieder horizontal gestellt und waren dadurch in eine günstigere Lichtlage gekommen.“ Nach 24 Stunden hatte die jüngere Spreite noch dieselbe Stellung inne, die ältere war schräg abwärts geneigt. Die Lage der Blätter war zwei Stunden später, während deren sie hell beleuchtet waren, noch dieselbe. Diese Bewegungen zeigen zunächst, dass die Blätter imstande sind, den Widerstand des Wassers zu überwinden. Sie sind nun nach Haberlandt nicht als heliotropische zu deuten; bei dem jüngeren Blatte deshalb nicht, „da sie sonst nicht auf halbem Wege, nach Erreichung der Horizontalstellung, stehen geblieben wäre.“ Demgegenüber muss ich betonen, dass die heliotropische Reaktion von Blättern mit verdunkeltem Stiele sehr oft „auf halbem Wege“ stehen bleibt, da die alleinige Beleuchtung der Spreite meist zur Einstellung in die fixe Lichtlage nicht ausreicht. Aber selbst wenn wir die Unempfindlichkeit des Stieles für Licht voraussetzen, so ist zu bedenken, dass sich, als der Versuch nach 26stündiger Dauer abgebrochen und die Pflanze aus dem Wasser gehoben wurde, herausgestellt hatte, „dass das untere Ende des jüngeren Blattstiels erschlafft war und die Last der Spreite nicht mehr tragen

konnte.“ Da keine Angabe darüber vorliegt, wann diese Schädigung eingetreten war, so ist es nicht ausgeschlossen, dass der Stillstand der Reaktion hierin seinen Grund gehabt hat. Um sicher zu entscheiden, ob in dem erwähnten Falle Heliotropismus oder eine andere Erscheinung vorgelegen hat, wäre mindestens ein Parallelversuch mit einer verdunkelten Pflanze nötig gewesen. — Die Neigung des älteren Blattes führt Haberlandt auf eine epinastische Krümmung der oberen Blattstielzone zurück. Es werden aber weder hierfür positive Gründe angegeben, noch wird nachgewiesen, dass diese Bewegung keine heliotropische sein kann. Es erschien mir um so nötiger, diese Einwände geltend zu machen, als durch meine Versuche mit *Begonia discolor* die Möglichkeit der Lichtperzeption der Lamina bei ausgeschalteter Linsenfunktion sichergestellt ist.

Eingehender als die Versuche Haberlandts mit *Begonia discolor* sind diejenigen mit *Tropaeolum*-Blättern. Durch Bepinseln mit verdünntem Alkohol wurde die Spreite benetzbar gemacht. Der Stiel wurde bei den submersen Blättern durch einen schwarzen Blechschirm beschattet. Es zeigte sich, dass die benetzten Blätter mit beschattetem Stiel sich nicht dem Lichte zu krümmen. Wurde der Beschattungsschirm entfernt, so trat die heliotropische Reaktion ein. Ein Blatt, dessen Spreite nicht benetzbar gemacht und unter Wasser also von einer Luftschicht bedeckt war, reagierte dagegen auch bei Beschattung des Stiels. Um definitiv entscheidend zu sein, müsste dieser Versuch mehrmals wiederholt werden, denn es kann vorkommen, dass *Tropaeolum*-Blätter mit verdunkeltem Stiel selbst unter normalen Verhältnissen, in Luft, nur sehr schlecht oder gar nicht reagieren. Ferner müsste die Verdunkelung des Stiels eine vollständige sein, was durch Beschattung mit einem Blechschirm nicht zu erreichen ist. Für die benetzten Blätter gibt Haberlandt in zwei Fällen an, dass sie sich etwas nach rückwärts gekrümmt hatten, „offenbar deshalb, weil die hintere Flanke des Stiels etwas reflektiertes Licht empfing.“ Der von der Lamina ausgehende Reiz hätte also, wenn das Blatt sich in die günstige Lichtlage hätte einstellen sollen, diese Reaktion des Blattstieles erst überwinden müssen. Da indessen, wie wir sahen, die Übertragung des Reizes von der Lamina auf den Stiel nur auf eine sehr geringe Strecke erfolgt, der Stiel aber bei einseitiger Beleuchtung sich nicht in dieser Übergangszone, sondern viel tiefer krümmt, und da ferner die allein durch die Lamina bewirkte Reaktion viel schwächer ist als bei Mitwirkung des Stiels, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass eine solche Überwindung der Reaktion des Stiels stattfindet, auch unter der Voraussetzung, dass die Lamina den Reiz perzipiert, sehr gering.

Ich bin auf die Versuche Haberlandt's nur deshalb eingegangen,

um zu zeigen, dass sie nicht einwandfrei sind¹⁾ und dass die Möglichkeit anderer Deutungen nicht ausgeschlossen ist. Ich lasse es dabei ganz hingestellt, ob die von mir angedeuteten Erklärungsmöglichkeiten die richtigen sind. Hierüber können nur Versuche entscheiden. Das positive Ergebnis meiner Versuche wird durch diejenigen Haberlandts jedenfalls nicht berührt. Aus ersteren folgt, wie schon hervorgehoben wurde, mit Sicherheit, dass das durch die Hervorwölbung der oberen Epidermiswand auf dem Plasmabeleg der inneren entstehende helle Lichtfeld für den Sinn der Reaktion des Blattes nicht maßgebend ist. Ich bemerke ausdrücklich, dass dieses Ergebnis nur die Funktion der Epidermiszellen als Sammellinsen etwas angeht und nichts mit der Frage zu tun hat, ob die Helligkeitsunterschiede an den vorgewölbten Außenwänden der Epidermiszellen für die Lichtperzeption unter Umständen ausreichen. Ob das der Fall ist, dafür fehlen bis jetzt jegliche Anhaltspunkte. Wenn aber Haberlandt mit Nachdruck darauf hinweist, dass die Auffindung von Pflanzen, deren Blattspreiten bei ausgeschalteter Linsenfunktion dennoch in normalem Sinne heliotropisch reagieren, kein Argument gegen die von ihm vertretene Auffassung betreffs der Bedeutung der Linsenfunktion papillöser Epidermiszellen abgeben kann und es für wahrscheinlich hält, „dass durch Ausschaltung der Linsenfunktion die Unterschiedempfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen an den Außenwänden selbstregulatorisch so gesteigert werden kann, dass sich die Beeinträchtigung des Perzeptionsvorgangs bloß durch langsameres Einrücken in die günstige Lichtlage äußert“²⁾, so wird man sich gegenüber dieser, bisher durch keine Tatsache gestützten Hypothese skeptisch verhalten müssen. Eine unbefangene Beurteilung der Sachlage wird, so scheint mir, eher zu der Annahme neigen, dass das Stattfinden der Reaktion bei ausgeschalteter Linsenfunktion eben beweist, dass das Vorhandensein der Epidermispapillen und folglich auch das hellerleuchtete Lichtfeld auf der inneren Wand der Epidermiszellen für die Auslösung der transversalheliotropischen Reaktion der Laubblätter keine Bedingung ist³⁾.

1) Vgl. auch das Referat über Haberlandt's Abhandlung von Fitting in Bot. Ztg. Abt. II, 1905, S. 201. Es erscheint mir allerdings wahrscheinlicher, dass das Untergetauchtein nicht die Perzeption und Reizleitung, sondern die Reaktion der Blätter nachteilig beeinflusst.

2) a. a. O. S. 95.

3) Nachdem das Manuskript der vorliegenden Abhandlung in Druck gegeben war, erschien eine Arbeit von G. Haberlandt (Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. Ber. d. d. bot. Ges. 1906, Heft 7), in der derselbe Gegenstand behandelt wird. Die Methode, deren sich Haberlandt bediente, ist der meinigen ähnlich. Er bedeckte die Blätter der Versuchspflanzen (*Begonia semperflorens*) ebenfalls mit Glimmer, an Stelle des Paraffinöls verwandte er dagegen Wasser. Das Resultat stimmt mit dem

Nicht unterlassen möchte ich, darauf aufmerksam zu machen, dass dies nur qualitativ zu verstehen ist, sich also nur auf den Sinn, nicht auf die Intensität der Reaktion bezieht. Den Epidermispapillen jede Bedeutung für den Heliotropismus der Laubblätter abzuspochen, liegt mir fern. Bereits Stahl¹⁾ hat auf die Funktion dieser Papillen als Strahlenfänge hingewiesen. Er erblickt bekanntlich ihre Bedeutung hauptsächlich in einer Beförderung der Transpiration, womit die Verteilung dieser papillösen Zellen auf der Blattfläche und der Standort der Pflanzen mit Samtblättern in gutem Einklang steht. Ich glaube nun, dass diese Strahlenfänge außerdem noch für die heliotropische Reaktion eine Bedeutung haben, indem sie es den Blättern ermöglichen, sich auch noch bei Lichtintensitäten in eine günstige Lichtlage einzustellen, die beim Vorhandensein ebener Epidermiszellen zu schwach sein würden, um die heliotropische Reaktion auszulösen. Durch die Strahlenfänge würde so gewissermaßen die untere Reizschwelle für den Heliotropismus herabgedrückt. Der Umstand, dass die Pflanzen mit ausgesprochenen Samtblättern vorwiegend Schattenpflanzen sind, spricht für diese Vermutung. Das Experiment wird zu entscheiden haben, ob und inwieweit sie zutrifft.

Auf die schwierige Frage, ob die Lichtrichtung oder der Lichtabfall die transversalheliotropische Reaktion der Laubblätter auslöst oder ob die Perzeption durch eine Kombination beider Faktoren ermöglicht wird, kann ich, da sie durch die mitgeteilten Untersuchungen nicht direkt berührt wird, hier nicht eingehen. Dass eine Unterschiedsempfindung auch bei Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen stattfinden kann, bedarf keiner näheren Begründung.

Die diesen Untersuchungen zugrunde liegenden Versuche wurden während des Sommersemesters 1906 im botanischen In-

meiner Versuche nicht überein: die benetzten Blätter zeigten bei viertägiger Belichtung keine transversalheliotropische Reaktion, reagierten jedoch, wenn auch schlechter als normale, nachdem die Benetzung entfernt war. Da allein Versuche imstande sind, diesen Widerspruch zu klären, so verschiebe ich die eingehende Diskussion dieser Ergebnisse auf eine spätere Stelle. Hier möchte ich nur hervorheben, dass durch Haberlandt's Versuche die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass durch die Benetzung die Reaktion nur stark verlangsamt, nicht aber völlig verhindert wird, denn es fehlen Kontrollversuche mit benetzten Blättern, die länger als vier Tage belichtet wurden. Außerdem ist zu bedenken, dass die Verhältnisse bei Wasserbedeckung andere sind als bei Bedeckung mit Paraffinöl, da bei ersterer der Zerstreuungskreis wegfällt und die Unterseite viel gleichmäßiger beleuchtet wird. Ob hierin die Lösung des Widerspruchs liegt, ob mit anderen Worten zur Auslösung der Perzeption nur eine ungleiche Beleuchtung verschiedener Stellen des Plasmabelegs der inneren Seite der Epidermiszellen nötig ist, lässt sich zurzeit nicht entscheiden. Denkbar wäre auch, dass der Gegensatz ein nur scheinbarer ist und sich *Begonia semperflorens* anders als andere Arten derselben Gattung verhält

1) E. Stahl, Über bunte Laubblätter. Ann. du jard. Buitenzog Vol. XIII 1896.

stitut der Universität Leipzig ausgeführt. Herrn Geheimrat Pfeffer bin ich für das freundliche Interesse, das er dem Fortschreiten der Arbeit entgegenbrachte und die freigebige Überlassung des Institutsmaterials zu großem Danke verpflichtet.

Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen.

Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie.

Von Dr. Carl Detto.

(Fortsetzung.)

Weismann hat als Merkmal das abgegrenzt, was unabhängig variabel ist; aber an solchen „Merkmalen“ sind in der Regel wieder mehrere Eigenschaften unterscheidbar, von denen man nicht wissen kann, ob sie nicht auch wieder für sich unabhängig variabel sind. Nichtsdestoweniger dürfte dies eine praktisch sehr brauchbare Abgrenzung sein; sie stützt sich auf den Vergleich zwischen Folgegliedern derselben genealogischen Reihe.

Es muss aber auch möglich sein, an einem und demselben Individuum Merkmale zu bestimmen, und für diesen Zweck dürfte passend sein, das als Merkmal zu bestimmen, was unterscheidbar ist. Natürlich ist diese Definition auch verwendbar für den Vergleich von Individuen und Arten. Es lassen sich folgende Merkmalskategorien aufstellen:

1. Formmerkmale (Organgestalt, Blattumriss, Oberflächenzeichnung etc.).
2. Funktionsmerkmale.
 - a) Strukturmerkmale. Durch unterscheidbare Plasmaproducte ausgezeichnete Elemente (Muskel-, Drüsen-, Bindegewebs-, Nerven-, Farbstoffzellen etc.). Das Merkmal ist das Plasmaproduct, deren eine Zelle mehrere bilden kann. Man kann sie auch histologische Merkmale nennen; sie sind qualitativ.
 - b) Reaktionsmerkmale. Ebenfalls qualitative Merkmale, bestehend in spezifischen Reaktionsmodi (geotropische, heliotropische Einstellungsweisen u. s. w., Bewegungsmodi).
3. Physikalisch-chemische Merkmale. Elastizität, Leitungsvermögen, mikrochemische Reaktionen, Farbstoffspeicherungsvermögen etc.

Solche Merkmale besitzt nicht nur das ausgebildete Soma, sondern auch jedes Stadium der Somaentwicklung und die Keimzelle.

Die taxonomischen „Artmerkmale“ sind nicht nur darin rein konventionell, dass sie nur Formmerkmale sind, sondern auch in der Hinsicht, dass sie nur vom ausgebildeten Soma abgenommen werden. Diese Einschränkung des systematischen Begriffs des Artmerkmals hat allerdings seinen ganz bestimmten und wohlberechtigten

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans

Artikel/Article: [Über die Lichtperzeption der Laubblätter. 129-142](#)