© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

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 Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXVII. Bd. 1. Mai 1907. № 10.

Inhalt: **Haberlandt**, Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption. — **Brandt**, Über den Schwanz des Mammuts (*Elephas primigenius* Blmb). — **Hatscheck**, Die Generaltültheorie.

Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption.

Von G. Haberlandt.

Mit 1 Textfigur.

I.

Die Perzeption der Lichtrichtung seitens des transversal-heliotropischen Laubblattes wird nach der von mir begründeten Auffassung durch die obere Epidermis der Blattspreite vermittelt. Insbesondere sind es die mit vorgewölbten Außenwänden versehenen Epidermiszellen, welche dazu in hervorragendem Maße geeignet sind: sie stellen lichtkonzentrierende Sammellinsen vor. Bei senkrechtem Lichteinfall entsteht in der Mitte der Innenwand jeder Zelle, die von der lichtempfindlichen Plasmahaut bedeckt ist, ein hell erleuchtetes Mittelfeld, das von einer dunklen Randzone umgeben ist. Bei schrägem Lichteinfall rückt das helle Mittelfeld zur Seite, die dunkle Randzone wird einerseits schmäler, 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 Lichtlage zurückführen.

Das Wesentliche dieser Auffassung besteht nun nicht in der Annahme, dass das bei senkrechtem Lichteinfall, d. i. in der heliotropischen Gleichgewichtslage hell beleuchtete Mittelfeld der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Plasmahaut auf hohe, die ringsum gleich breite dunkle Randzone dagegen auf geringe Lichtintensität abgestimmt ist. Auch ist es für meine Auffassung nicht wesentlich, dass gerade das Mittelfeld hell beleuchtet, die Randzone dagegen verdunkelt wird. Entsprechende optische Einrichtungen vorausgesetzt, könnte ebensogut die umgekehrte Intensitätsverteilung des Lichtes die Laubblattspreite über die Richtung des einfallenden Lichtes orientieren.

Das Wesentliche der Theorie besteht vielmehr darin, dass die Änderung der Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden, die Umwandlung der zentrischen in eine exzentrische Lichtverteilung als tropistischer Reiz empfunden wird. Die Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute ist es, auf die es in erster Linie ankommt[1]).

Der experimentelle Beweis für die Richtigkeit der vorgetragenen Auffassung war durch vollkommene Ausschaltung der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen zu erbringen. Dies geschah zunächst durch Untertauchen der Blätter unter Wasser, dessen Lichtbrechungsvermögen ungefähr ebenso groß ist, wie das des wässerigen Zellsaftes. Die Versuche wurden mit den Blättern von *Humulus Lupulus*, *Ostrya vulgaris*, *Begonia discolor* und *Tropaeolum majus* angestellt[2]). Waren die Blattstiele auf geeignete Weise verdunkelt, so zeigten die schräg beleuchteten, untergetauchten Blattspreiten nicht die geringste Neigung, in die günstige Lichtlage einzurücken, sie konnten die Lichtrichtung nicht perzipieren. Da gegen diese Art der Versuchsanstellung Einwände erhoben wurden, so habe ich den Versuch in der Weise abgeändert[3]), dass nur die Oberseite der Blattspreite mit Wasser benetzt und dann mit einem dünnen Glimmerplättchen bedeckt wurde; die Unterseite und der Blattstiel dagegen waren nach wie vor von atmosphärischer Luft umgeben. Als Versuchsobjekte dienten jugendliche Pflänzchen von *Begonia semperflorens*. Bei schräger Beleuchtung in der heliotropischen Kammer war das Ergebnis folgendes: nur die unbenetzten Blattspreiten konnten in die neue fixe Lichtlage einrücken, die benetzten waren dies nicht imstande. Letztere zeigten nach vier Tagen noch dieselbe Lage wie zu Beginn des

1) Dementsprechend habe ich in der „Zusammenfassung" meiner Theorie (die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, p. 120 ff.) sowie in einer späteren Mitteilung (Über einen experimentellen Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan, Ber. d. d. bot. Ges. 1906, p. 361) die verschiedene Reizstimmung der Mittelfelder und der Randpartien der Plasmahäute überhaupt nicht erwähnt.

2) Vgl. die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 86 ff.

3) Vgl. G. Haberlandt, Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan, Berichte d. d. bot. Gesellsch. 1906, p. 361 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Versuches. Ich erblicke darin einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung.

In einer vor kurzem in dieser Zeitschrift erschienenen Arbeit teilt H. Kniep[1]) die Ergebnisse von ähnlichen Versuchen mit, die er mit den Laubblättern von *Tropaeolum minus*, *Begonia discolor* und *heracleifolia* angestellt hat. Behufs Ausschaltung der Lichtkonzentration durch die papillösen Epidermiszellen benetzte er aber die Oberseite der Blattspreiten nicht mit Wasser, sondern mit Paraffinöl, dessen Brechungsexponent 1,476 betrug, also den des Wassers, resp. Zellsaftes um 0,143 übertraf. Aus der Tatsache, dass auch die mit Paraffinöl bedeckten Blattspreiten trotz Verdunkelung der Blattstiele mehr oder minder vollkommen in die fixe Lichtlage einzurücken vermochten, zieht Kniep die Folgerung, „dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion der untersuchten Laubblätter keine Bedeutung hat.“

Es soll nun geprüft werden, ob diese Folgerung richtig ist.

Infolge der Benetzung der Blattoberseite mit Öl wirkt die über jeder einzelnen papillösen Epidermiszelle befindliche Ölschicht als Zerstreuungslinse; Kniep drückt das nicht ganz richtig mit den Worten aus: „aus der Sammellinse ist infolge des auf der Epidermis befindlichen Öles eine Zerstreuungslinse geworden.“ Seine schematische Zeichnung (Fig. 2), welche das darstellen soll, ist aber insofern unrichtig konstruiert, als im Hinblick auf den verhältnismäßig geringen Unterschied im Lichtbrechungsvermögen des Öles und des Wassers die parallel zur optischen Achse einfallenden Strahlen viel zu stark gebrochen erscheinen. Selbst wenn die Zelle anstatt Wasser Luft enthielte, wäre die Brechung noch zu stark dargestellt, wie die Nachkonstruktion mittels der „Methode der zwei Kreise“ lehrt. In umstehender Figur habe ich den Strahlengang unter genauer Berücksichtigung des Brechungsverhältnisses beim Übertritt der Lichtstrahlen aus Paraffinöl in Wasser eingetragen. Es ergibt sich daraus, was ja ohnedies hinlänglich bekannt ist, dass eine einzelne Zerstreuungslinse keineswegs eine „inverse Beleuchtung“ mit dunklerem Mittelfeld und hellerer Randzone herbeiführt[2]); denn auch die Konkavlinse lenkt die Randstrahlen stärker ab als die Zentralstrahlen, was natürlich zur Folge hat, dass die darunter befindliche Fläche in der Mitte etwas stärker beleuchtet wird als am Rande. Der Intensitätsunterschied ist selbstverständlich bedeutend geringer, als unter einer Konvexlinse, die Helligkeitsabnahme erfolgt aber im gleichen Sinne.

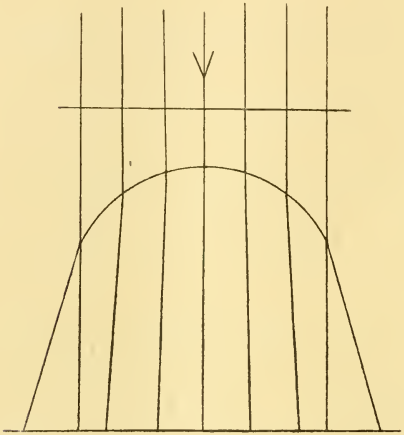
Führt man nun mit einer papillösen Laubblattepidermis, die

1) Über die Lichtperzeption der Laubblätter, Biol. Centralbl. Bd. XXVII, 1907, Nr. 4 u. 5.

2) Kniep, l. c. p. 100.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit einer Schicht von Paraffinöl und einem Deckglassplitter bedeckt ist, den „Linsenversuch“ [1]) aus, so beobachtet man auf den Innenwänden der Epidermiszellen nicht etwa die eben besprochene Intensitätsverteilung des Lichtes, sondern tatsächlich die von Kniep beschriebenen „inversen Beleuchtungsverhältnisse“: das Mittelfeld jeder Innenwand empfängt weniger Licht, als die Randpartien Diese umgeben als helle Ringe, deren Breite von der Form und Höhe der Zellen resp. ihrer Papillen abhängt, die dunkleren Mittelfelder. Diese Lichtverteilung ist die Folge des Umstandes, dass die der papillösen Epidermis aufliegenden Zerstreuungslinsen ein ganzes System von lückenlos nebeneinander gelagerten Linsen darstellen. Die äußeren Randstrahlen werden so weit abgelenkt, dass sie nicht mehr auf die Innenwand der unter der betreffenden Zerstreuungslinse gelegenen Epidermiszelle treffen, sondern auf die radialen Seitenwände derselben. Hier werden sie zum Teile reflektiert, zum größeren Teile aber dringen sie in die Nachbarzellen ein und treffen auf die Randpartien ihrer Innenwände. Diese Randpartien werden also gleichzeitig von zwei Seiten her beleuchtet und erscheinen deshalb heller. Man kann das auch so ausdrücken: die über den Seitenwänden der Epidermiszellen befindlichen leistenförmigen Vorsprünge der Ölschicht wirken lichtsammelnd. Die Konstruktion des Strahlenganges (unter Zugrundelegung der obigen Figur) gibt sofort Aufschluss darüber, wie das zu verstehen ist.



Strahlengang in einer papillösen Epidermiszelle, die mit einer Paraffinölschicht bedeckt ist.

Bei senkrecht einfallendem Lichte ist also auf den Innenwänden der mit Paraffinöl bedeckten Epidermis die Intensitätsverteilung des Lichtes wieder eine zentrische: die helle Randzone, welche das dunklere Mittelfeld umgibt, ist ringsum gleich breit. Die einzelne Epidermiszelle, resp. die Blattspreite befindet sich also in einer analogen Gleichgewichtslage, wie ein parallel-

1) G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 52ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

otroper (positiv heliotropischer) Stengel, der nicht von zur Längsachse parallelen Strahlen, sondern von der Seite her, senkrecht zur Längsachse, ringsum gleichmäßig beleuchtet wird. Was geschieht nun, wenn man die von Öl benetzte Epidermis einer schrägen Beleuchtung aussetzt? Führt man zur Feststellung der nunmehr herrschenden Beleuchtungsverhältnisse den Linsenversuch aus und schiebt man nach Entfernung der Zylinderblende den Planspiegel des Mikroskopes drehend zur Seite[1]), so sieht man, wie die früher zentrische Lichtverteilung auf den Epidermisinnenwänden sich in eine exzentrische umwandelt. Das dunklere Mittelfeld verschiebt sich nach derselben Seite, nach der der Spiegel verschoben wurde, tatsächlich aber wegen der Bildumkehrung nach der entgegengesetzten Seite. Die helle Randzone ist jetzt ungleich breit, auf der dem Spiegel abgekehrten Seite breiter, auf der entgegengesetzten Seite schmäler. (Tatsächlich ist natürlich das Umgekehrte der Fall.) Die Konstruktion des Strahlenganges lehrt dasselbe wie die unmittelbare Beobachtung.

Durch Benetzung der papillösen Laubblattepidermis mit Paraffinöl wird demnach zwar die Sammellinsenfunktion der Epidermiszellen ausgeschaltet, nicht aber ihre Linsenfunktion überhaupt. Diese letztere wird nur entsprechend abgeändert; es kommt wieder zu einer zentrischen, resp. exzentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden, welche das Blatt über die Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren vermag. Das Ergebnis der Kniep'schen Versuche widerspricht also nicht der Annahme, dass die Linsenfunktion der oberen Epidermiszellen für die Perzeption der Lichtrichtung seitens der Blattspreite von maßgebender Bedeutung ist.

In meiner Arbeit über „die Lichtsinnesorgane der Laubblätter" habe ich angenommen, dass das plasmatische Mittelfeld der Innenwand jeder papillösen Epidermiszelle der Blattoberseite auf hohe, die Randpartie auf niedrige Lichtintensität abgestimmt sei. Diese verschiedene Reizstimmung ist aber, wie ich jetzt annehmen muss, keine den verschiedenen Teilen der Plasmahäute angeborene und unveränderliche Eigenschaft, sondern nur eine erworbene Adaptationserscheinung[2]); 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. Bewirkt man durch Bedeckung der Epidermis mit Paraffinöl eine „inverse Beleuchtung" der Innenwände, so wird ein Stimmungswechsel eintreten, die stärker be-

1) Vgl. die Lichtsinnesorgane, p. 55.
2) Analog der lokalen Adaptation der menschlichen Retina.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leuchteten Randpartien der Plasmahäute werden dann hell adaptiert, die dunkleren Mittelfelder dunkel adaptiert sein. Für den Perzeptionsvorgang sind diese verschiedenen Reizstimmungen von keiner unmittelbaren Bedeutung.

Das ausschlaggebende Moment für die Perzeption der Lichtrichtung ist vielmehr die Empfindlichkeit für die Art der Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Plasmahäuten der Epidermisinnenwände. Eine zentrische Intensitätsverteilung entspricht der heliotropischen Gleichgewichtslage; die Blattspreite befindet sich in der fixen Lichtlage. Die exzentrische Intensitätsverteilung bei schräger Beleuchtung wird als tropistischer Reiz empfunden, der die entsprechende Bewegung auslöst. Es liegt also eine Unterschiedsempfindlichkeit vor, die sich einerseits auf den Unterschied zwischen Hell und Dunkel, andererseits auf den Unterschied zwischen zentrischer und exzentrischer Lichtverteilung bezieht. Diese Unterschiedsempfindlichkeit kommt in allen Fällen zur Geltung, mag nun das plasmatische Mittelfeld der Epidermisinnenwand auf eine andere Lichtintensität abgestimmt sein als die Randzone, oder mag die Plasmahaut in ihrer ganzen Ausdehnung hell oder dunkel adaptiert sein. Inwiefern behufs Auslösung der zweckentsprechenden Drehungen und Krümmungen des Bewegungsorgans die verschiedenen lichtempfindlichen Teile der Plasmahaut spezifisch verschiedene „Lokalzeichen" besitzen dürften, habe ich in einer früheren Arbeit[1]) auseinandergesetzt.

Die papillösen Epidermiszellen und „Ocellen" der transversal-heliotropischen Blattspreite verhalten sich demnach als Lichtsinnesorgane analog wie das menschliche Auge[2]), das sich dann in der heliotropischen Gleichgewichtslage befindet, wenn das Bild des fixierten Gegenstandes, z. B. einer Flamme, auf die macula lutea fällt. Dies entspricht der zentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Epidermisinnenwänden. Rückt das Bild auf die rechte oder linke Seite der Netzhaut (exzentrische Intensitätsverteilung), so dreht sich das Auge, bis das Bild wieder auf die macula lutea fällt.

Zu dieser teilweise veränderten Auffassung — verändert insofern, als ich jetzt von der verschiedenen Lichtstimmung des Mittelfeldes und der Randpartien der Plasmahäute gänzlich absehe — bin ich hauptsächlich durch die Versuche H. Kniep's geführt worden. Dieselben sind demnach, wie ich gerne anerkenne, für die Weiterentwickelung meiner Theorie von gewisser Bedeutung. Übrigens hat bereits Kniep die Möglichkeit angedeutet, dass es sich bei der Lichtperzeption seitens des transversal-heliotropischen Laubblattes

1) Lichtsinnesorgane, p. 128, 129.

2) Diesen treffenden Vergleich hat mir Herr Professor Dr. Ernst Mach brieflich mitgeteilt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur um die Intensitätsverteilung auf den Epidermisinnenwänden handeln könnte. In einer nachträglichen Anmerkung (l. c. p. 140, 141) sagt er bei Besprechung meines oben angeführten Versuches mit *Begonia semperflorens* folgendes: „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 Widerspruches 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.“ Hätte Kniep die in diesen beiden Sätzen enthaltenen Erwägungen schon früher angestellt und vor allem daran festgehalten, dass es in bezug auf die optische Wirkung durchaus nicht gleichgültig ist, ob man das Blatt mit Wasser oder mit Paraffinöl bedeckt, so wären die Folgerungen, die er aus seinen Versuchen gezogen hat, wohl anders ausgefallen.

II.

Will man die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen wirklich ausschalten und eine möglichst gleichmäßige Beleuchtung der Epidermisinnenwände bei senkrechtem wie bei schiefem Lichteinfall herstellen, so muss man die Blattoberseite mit Wasser benetzen, dessen Brechungsvermögen mit dem des Zellsaftes meist ziemlich genau übereinstimmt. Dass auf diese Weise tatsächlich eine gleichmäßige Beleuchtung erzielt wird, davon kann man sich bei Verwendung hierzu geeigneter Epidermen mit Hilfe des Linsenversuchs leicht überzeugen.

Wie ich bereits in einer früheren Arbeit[1]) betont habe, sind zu solchen Versuchen mit benetzten Blattspreiten keineswegs alle Pflanzenarten geeignet, deren obere Epidermis papillös ist. Ausgeschlossen sind zunächst alle Pflanzen, bei denen die Sammellinsen aus stark lichtbrechenden Zellwandverdickungen bestehen, ausgeschlossen sind ferner jene Arten, bei denen die Innenwände der oberen Blattepidermis nicht eben, sondern gegen das Mesophyll zu ansehnlich vorgewölbt sind. In diesem sehr häufigen Falle können sich die zur Perzeption der Lichtrichtung führenden Helligkeitsunterschiede auf ihnen auch dann einstellen, wenn die Blätter benetzt sind und die Linsenfunktion der Epidermispapillen ausgeschaltet ist. Die Helligkeitsunterschiede werden selbstverständlich geringer sein, sie können aber die Reizschwelle erreichen. Vorausgesetzt wird ferner, dass der Brechungsexponent des Zellsaftes tatsächlich ungefähr der des Wassers ist, dass die Blattoberseite benetzbar ist, dass die Unterschiedsempfindlichkeit der Plasmahäute für Hellig-

1) Lichtsinnesorgane, p. 87.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

keitsunterschiede an den papillösen Außenwänden nicht groß genug ist, um allein schon die Reaktion auszulösen und dass endlich die Blätter durch mehrtägige Benetzung ihrer Oberseiten keinen Schaden leiden. Nur wenn diese Bedingungen sämtlich erfüllt sind, wird man bei Benetzung der Blattoberseite mit Wasser und Verdunkelung des Blattstieles erwarten dürfen, dass bei schräger Beleuchtung das Einrücken in die günstige Lichtlage unterbleibt und daraus die Folgerung ableiten, dass dieses Unvermögen auf der Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen beruht.

Wie bereits oben erwähnt wurde, haben meine im Mai und Juni mit Keimpflanzen von *Begonia semperflorens* ausgeführten Experimente ergeben, dass mit Wasser benetzte und mit Glimmerblättchen bedeckte Blätter keinen Versuch machen, in die fixe Lichtlage einzurücken; sie können die Lichtrichtung nicht perzipieren. Ich habe nun im März l. J. diese Versuche mit ausgewachsenen Topfpflanzen wiederholt und zwar mit dem gleichen Ergebnis. Da die Laubblattspreiten nicht ganz eben sind, so wurden sie, wie dies schon Kniep getan hat (l. c. p. 134) nach erfolgter Benetzung mit dünnem Seidenpapier bedeckt. Die grüne Blattfläche schimmerte durch das Papier lebhaft durch, so dass die Intensität der Beleuchtung sicherlich groß genug war[1]). Die Blattstiele befanden sich in lockerem Stanniolverband. Die Aufstellung des Versuchsobjektes erfolgte in einer an einem Nordwestfenster des botan. Institutes stehenden heliotropischen Kammer, deren vordere Schubwand aus einer Glasscheibe bestand. Zur Herstellung der nötigen Luftfeuchtigkeit war der Boden der Kammer mit einer Wasserschicht bedeckt. Das Versuchsblatt befand sich jedesmal in bezug auf die Richtung des schräg einfallenden Lichtes in der Flankenstellung; dem Topf wurde eine solche Stellung gegeben, dass sich die Spreite zu Beginn des Versuches annähernd in horizontaler Stellung befand. Da die Stengel stark positiv heliotropisch sind, so mussten sie durch Anbinden an Holzstäbe fixiert werden. Zuweilen wurden sie auch mit einem Stanniolverbande versehen. Die Temperatur betrug 18—20° C.

Während die unbenetzten Vergleichsblätter schon nach zwei, längstens drei Tagen vollkommen in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, befanden sich die mit Wasser benetzten Blätter nach 4—5 Tagen noch immer in der ursprünglichen ungünstigen Lichtlage; von einer Drehung gegen das Licht zu war nichts zu bemerken. In einem Falle wurde der Versuch 9 Tage lang fortgesetzt, um dem Einwande Kniep's zu begegnen, dass durch die Benetzung mit Wasser möglicherweise nur

1) Das verdunstete Wasser wurde von Zeit zu Zeit mit Hilfe eines nassen Pinsels ersetzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Reaktion stark verlangsamt, nicht aber völlig verhindert wird. Am 9. Tage befand sich dieses Blatt noch immer in der gleichen ungünstigen Lichtlage, wie zu Beginn des Versuches. — In allen Fällen senkten sich die benetzten Blattspreiten im Laufe des Versuches durch epinastisches Wachstum um 20—30°, ohne dass sie dadurch (was selbstverständlich ist) in eine günstigere Lichtlage gelangen konnten[1]).

Wenn die benetzten Blätter, die während der Dauer der Benetzung keine transversal-heliotropischen Bewegungen ausführten, schließlich trocken gelegt wurden, so rückten sie im Laufe mehrerer Tage allmählich in die fixe Lichtlage ein, ohne aber dieselbe vollständig zu erreichen. Auch das vorhin erwähnte Blatt, welches 9 Tage lang benetzt blieb, war 28 Stunden nach seiner Trockenlegung schon merklich gegen die fixe Lichtlage vorgerückt, stellte aber am dritten Tage seine Bewegung ein. Dieses verspätete und wenig exakte Einrücken vorher benetzt gewesener Blätter in die günstige Lichtlage habe ich bereits an den Keimpflanzen von *Begonia semperflorens* beobachtet und in hypothetischer Weise darauf zurückgeführt[2]), „dass sich infolge der mehrtägigen Benetzung die lichtempfindlichen Plasmahäute der Epidermisinnenwände bis zu einem gewissen Grade an die gleichmäßige Beleuchtung gewöhnt hatten". Dem entgegen meint Fitting[3]), dass durch die Benetzung der Blattoberseite möglicherweise „tiefgreifende Störungen im Leben des Blattes" hervorgerufen werden. Eine solche Annahme ist aber schon von vornherein höchst unwahrscheinlich, denn eine viele Tage lang andauernde Benetzung der Blattoberseite kommt beispielsweise im tropischen Regenwalde oft genug vor, ohne das Blatt zu schädigen. Um aber den Einwand Fitting's auch experimentell zu entkräften, habe ich folgenden Versuch ausgeführt. Wenn schon die Benetzung der spaltöffnungslosen Blattoberseite, die dem Regen so häufig ausgesetzt ist, schädigend wirken sollte, so müsste diese Schädigung noch weit intensiver sein, wenn die spaltöffnungsführende Blattunterseite länger benetzt wird, die ja vom Regen in der Regel verschont bleibt. Es wurde daher die Unterseite einer jüngeren, aber schon ausgewachsenen Blattspreite mit Wasser-Seidenpapier bedeckt und dann nach Verdunkelung des Blattstieles mit Stanniol in der heliotropischen Kammer schräg von oben beleuchtet. Beginn 10 Uhr vorm. Schon nach 24 Stunden war die in der Flankenstellung befindliche Blattspreite

1) Es wäre also eine unrichtige Aufstellung der Versuchspflanze, wenn sich das Blatt in der Medianstellung mit gegen das Licht gekehrter Blattspreite befände. Die epinastische Senkung der Spreite würde dann das Einrücken in die günstige Lichtlage vortäuschen.

2) Berichte d. d. bot. Gesellsch. 1906, p. 364.

3) Bot. Zeitung, 1906, p. 360.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

merklich gegen das Fenster zu gedreht; nach zwei Tagen war die neue fixe Lichtlage schon nahezu, nach drei Tagen vollständig erreicht. Die Lamina hatte dabei eine Drehung um ca. 60° ausgeführt. Das unterseits dauernd benetzte Blatt wird also in Bezug auf seine heliotropische Empfindlichkeit und sein Reaktionsvermögen nicht im geringsten geschädigt. Das oberseits benetzte Blatt wird sich in dieser Hinsicht nicht anders verhalten. Wenn die Reaktion dennoch ganz ausbleibt, so kann dies nur auf der Ausschaltung der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen beruhen.

Um das Verhalten benetzter Blätter von *Begonia semperflorens* bei Beleuchtung mit intensivem künstlichen Lichte zu prüfen, wurde auch ein Versuch in der Dunkelkammer ausgeführt, wobei als Lichtquelle eine Auerlampe diente, die in einer Entfernung von ca. 50 cm von dem betreffenden Blatte aufgestellt war. Zur Kühlung war zwischen der heliotropischen Kammer und der Lampe eine mit Wasser gefüllte Küvette eingeschaltet. Das Licht fiel unter spitzem Winkel auf die mit Wasser-Seidenpapier bedeckte horizontale Blattspreite. Der Stengel, sowie der Blattstiel befanden sich im Stanniolverbande; außerdem war ersterer noch von einem schwarzen Schirm beschattet. Die Beleuchtungsdauer betrug täglich 9—10 Stunden. Nach vier Tagen hatte das Blatt seine Lage in bezug auf den Lichteinfall nicht im geringsten verändert.

Schließlich wurde noch ein Versuch mit einem Blatte ausgeführt, dessen Oberseite mit Paraffinöl-Seidenpapier bedeckt war. Der Stiel befand sich im Stanniolverband und auch alle übrigen Versuchsbedingungen waren dieselben wie bei den im Tageslicht ausgeführten Versuchen. Während nun die mit Wasser benetzten Blattspreiten nicht imstande waren, in die günstige Lichtlage einzurücken, verhielt sich die mit Paraffinöl bedeckte Blattspreite genau so, wie ein normales, trockenes Blatt; nach einem Tage begann die Drehung gegen das Licht zu und nach drei Tagen war die fixe Lichtlage vollkommen erreicht.

Aus all diesen Versuchen geht nochmals mit Bestimmtheit hervor, dass die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen auf der Blattoberseite von *Begonia semperflorens* für die Perzeption der Lichtrichtung unentbehrlich ist. Unter normalen Verhältnissen handelt es sich um Sammellinsen; durch Bedeckung mit Paraffinöl werden Zerstreuungslinsen geschaffen: in beiden Fällen tritt bei schräger Beleuchtung eine exzentrische Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden auf, die als tropistischer Reiz wirkt. Wird die Linsenfunktion gänzlich ausgeschaltet, was durch Benetzung der Epidermis mit Wasser geschieht, so unterbleibt auch die Perzeption der Lichtrichtung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In anatomischer Hinsicht wäre noch zu erwähnen, dass bei *Begonia semperflorens* nicht nur die Außenwände, sondern auch die Innenwände der großen oberen Epidermiszellen der Blattspreite etwas vorgewölbt sind. Diese Vorwölbung ist aber nicht groß genug, um bei der gegebenen Unterschiedsempfindlichkeit für sich allein die Perzeption der Lichtrichtung zu ermöglichen. Doch wäre es denkbar, dass unter bestimmten Kulturbedingungen jene Verwölbung der Innenwände stärker wird, oder dass die Empfindlichkeit für Helligkeitsunterschiede auf diesen Innenwänden zunimmt; dann wäre es auch möglich, dass trotz der Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen die Lichtrichtung perzipiert werden könnte. Bei meinen Versuchspflanzen war aber die Linsenfunktion völlig unentbehrlich.

Es möge nun ein Versuch beschrieben werden, den ich mit einem noch nicht ausgewachsenen Blatte von *Begonia discolor* anstellte. Der Topf mit der betreffenden jungen Pflanze befand sich vorher im Hintergrunde des Gewächshauses; die in der fixen Lichtlage befindliche Lamina des Versuchsblattes war schräg nach abwärts geneigt. Nach Bedeckung der Lamina mit Wasser-Seidenpapier und Verdunkelung des Stengels und Blattstieles mit Stanniol wurde der Topf in der heliotropischen Kammer um 45° gedreht aufgestellt, so dass jetzt das Tageslicht schräg auf die Lamina einfiel. Beginn 10 Uhr vorm. Am nächsten Tage hatte sich die Lamina etwas gesenkt, am dritten Tage wieder gehoben. Die Orientierung zum Lichte war am Abende des dritten Tages noch ebenso ungünstig, wie zu Beginn des Versuches. Nun wurde die Lamina trocken gelegt. Am nächsten Tage vorm. 9 Uhr war die Lichtlage schon merklich günstiger; am Tage darauf war sie abends nahezu vollständig erreicht. Es folgt daraus, dass auch bei *Begonia discolor* zur Perzeption der Lichtrichtung die Linsenfunktion der Epidermiszellen unentbehrlich ist. Doch gilt dies nur mit derselben Einschränkung, welche oben für *B. semperflorens* gemacht wurde; auch bei *B. discolor* sind nämlich die Innenwände der Epidermiszellen häufig etwas vorgewölbt.

Da sich im Gewächshause des botanischen Gartens zur Zeit der Ausführung dieser Versuche einige Topfexemplare von *Tropaeolum majus* befanden, so konnte auch mit den Laubblättern dieser Pflanze experimentiert werden. Ich benützte dazu abgeschnittene Blätter. Da die Oberseite der Lamina einen Wachsüberzug besitzt, so musste sie erst künstlich für Wasser benetzbar gemacht werden. Dies geschah, wie bei meinen früheren Versuchen[1]) durch Bepinseln mit verdünntem Alkohol und nachherigem raschen Abspülen mit Wasser. Die Verdunkelung des Blattstieles erfolgte

1) Lichtsinnesorgane, p. 92.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

in seinem oberen Teile, der seitens der Lamina dirigierbar ist, mittelst einer 25 mm langen und 15 mm weiten Röhre aus mattschwarzem Papier, auf die an einem Ende lichtdicht eine schwarze Papierscheibe geklebt war, die in der Mitte ein kreisrundes Loch von ca. 2 mm Durchmesser besaß. Durch dieses Loch wurde der Blattstiel gezogen und dann die Papierscheibe an der Unterseite der Lamina festgeklebt. Der untere Teil des Blattstieles steckte in einer von schwarzem Papier umhüllten Glasröhre, deren oberes Ende in die Papierröhre hineinragte; das untere Ende wurde mittelst eines durchlöcherten Korkes in einem mit Wasser gefüllten Glasfläschchen befestigt. Ueberdies wurde vorsichtshalber vor dem Blatte noch ein schwarzer Papierschirm aufgestellt. Nach Benetzung der Blattoberseite mit Wasser wurde ein Glimmerblättchen darüber geschoben und über die Ansatzstelle des Stieles eine kleine schwarze Papierscheibe von ca. 5 mm Durchmesser gelegt, um die Beleuchtung des obersten Teiles des Stieles durch die Lamina hindurch zu verhindern. Das Versuchsverfahren lehnte sich also an das von Kniep ersonnene an.

Das Versuchsblatt wurde in der heliotropischen Kammer so aufgestellt, dass es sich in der Flankenstellung befand und die Lamina horizontal war. Die schräge Beleuchtung erfolgte durch Tageslicht, in einem Falle durch das Licht einer vor dem Blatte aufgestellten Auerlampe.

Als Ergebnis stellte sich heraus, dass auch die mit Wasser benetzte Blattspreite unserer Pflanze die Lichtrichtung zu perzipieren vermag. Bei Beleuchtung mit Tageslicht war gewöhnlich nach 24 Stunden eine schwache Neigung der Lamina gegen das Licht zu wahrnehmbar. Der Neigungswinkel nahm allmählich zu und betrug nach 48 Stunden 6—15°. Eine weitere Bewegung trat nicht mehr ein; die günstige fixe Lichtlage war damit natürlich noch lange nicht erreicht. Bei dem Versuche, in welchem Auerlicht verwendet wurde, war eine schwache Neigung der Spreite gegen die Lichtquelle schon nach 3 Stunden bemerkbar; nach 6 Stunden betrug der Neigungswinkel ca. 12° und erreichte am nächsten Tage 20°. Eine weitere Bewegung fand nicht statt.

Dieses bei normaler Beleuchtung verspätete und sehr unvollkommene Einrücken der mit Wasser benetzten Lamina in die fixe Lichtlage erfolgt also tatsächlich bei Ausschluss der Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen. Doch steht dieses Ergebnis mit meiner Theorie nur scheinbar in Widerspruch. Bei *Tropaeolum majus* sind eben nicht nur die Außenwände, sondern auch die Innenwände der oberen Epidermiszellen des Blattes vorgewölbt; bei den zu den Versuchen benützten Blättern war diese Verwölbung oft sogar sehr auffällig. Die zur Perzeption der Lichtrichtung führenden Helligkeitsunterschiede konnten sich also auf ihnen auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach Ausschluss der Linsenfunktion einstellen. Die *Tropaeolum*-Arten gehören sonach zu jenen Pflanzen, die für Benetzungsversuche überhaupt nicht geeignet sind. Übrigens weist das verspätete und sehr unvollständige Einrücken der benetzten Blätter in die fixe Lichtlage darauf hin, dass unter normalen Verhältnissen die Linsenfunktion der Epidermiszellen durch Verstärkung der Helligkeitsunterschiede auf den Innenwänden die Lichtperzeption begünstigt[1]).

Die vorstehend beschriebenen Versuche mit *Tropaeolum*-Blättern lehren eindringlich, wie vorsichtig man bei der Beurteilung der Ergebnisse solcher Benetzungsversuche sein muss. Wie ich schon in meiner Hauptarbeit nachdrücklich hervorgehoben habe, stehen der oberen Blattepidermis als Lichtsinnesorgan außer der Sammellinsenfunktion ihrer Zellen noch andere Hilfsmittel zu Gebote, um auf Grund verschiedener Intensitätsverteilung des Lichtes die Richtung desselben wahrzunehmen. Zunächst die schon mehrmals erwähnte Vorwölbung der Innenwände, die beim Typus der „glatten Epidermis“[2]) das alleinige Hilfsmittel darstellt, durch welches die Epidermis die Lichtrichtung perzipieren kann. Dann die verschiedene Intensitätsverteilung des Lichtes an den vorgewölbten Außenwänden der Epidermis, die gleichfalls durch Benetzung des Blattes mit Wasser nicht alteriert wird. Das wichtigste und wirksamste optische Hilfsmittel ist aber die Sammellinsenfunktion der päpillösen Epidermiszellen. Es gibt im ganzen Blatte von der Oberseite bis zur Unterseite keine optische Einrichtung, die das Blatt in gleich verlässlicher und sicherer Weise über die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zu orientieren vermöchte.

Über den Schwanz des Mammuts (Elephas primigenius Blmb.).

Von Prof. Alexander Brandt (Charkow).

Dazu 4 Figuren.

Das seit mehr als einem Jahrhundert so viel umstrittene Mammutproblem ist bekanntlich neuerdings seiner endlichen Lösung zugeführt. Den Anstoß hierzu gab der glückliche Fund eines Mammutkadavers im fernen Nordosten Sibiriens, am Ufer der Beresowka, eines Nebenflusses des Kolymastromes. Unter unsäglichen Strapazen gelang es dem von der Akademie der Wissen-

1) Weshalb bei meinen früheren Versuchen mit submersen Laubblättern von *Tr. majus* (Lichtsinnesorgane, p. 92 ff.) die transversal-heliotropische Bewegung unterblieb, kann ich nicht sagen. Vielleicht war die Vorwölbung der Epidermisinnenwände, oder die Unterschiedsempfindlichkeit eine geringere; vielleicht war auch, wie Kniep vermutet, den submersen Blättern eine zu große Arbeitsleistung bei der Reaktion zugemutet.

2) Vgl. Lichtsinnesorgane, p. 44 ff.

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): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis fuÌˆr die Lichtperzeption. 287-301