

heit auftritt. Vielmehr scheint die Lage der Kotyledonen im Samen das Maßgebende zu sein. Fig. 3 zeigt einen Längsschnitt durch einen keimenden Samen, Fig. 4 einen jungen Keimling, dessen „feeder“ aus dem Endosperm herauspräpariert wurde.

Die Kotylen liegen im Samen (parallel zueinander) dem „Rücken“ des Feeder auf. Diese Lageverhältnisse dürften die Anisokotylie bedingen. Es herrschen ja hier anscheinend ähnliche Verhältnisse wie bei gewissen Kruziferen, insofern hauptsächlich bei jenen Angehörigen der genannten Familie, deren Embryo notorrhiz oder orthoplok ist, die Erscheinung der Anisokotylie zu beobachten ist.

Die untere Kutikula des *Taxus*-Blattes — ein Lichtreflektor.

Von **Franz v. Frimmel** (Wien).

(Mit Tafel IV und 4 Textabbildungen.)

Bei der Betrachtung der Anatomie des Blattes von *Taxus baccata* L. fällt eine histologische Struktur auf, deren Bedeutung klarzustellen ich mit nachfolgenden Zeilen versuchen will¹⁾.

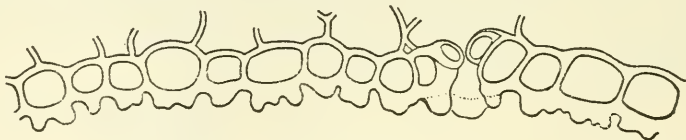


Abb. 1. Querschnitt durch die untere Blattepidermis in der Querrichtung des Blattes.

Es handelt sich um papillöse Vorwölbungen der Kutikula²⁾ der unteren Blattepidermis. Die Kutikula der Unterseite ist von der der Oberseite dadurch verschieden, daß im Gegensatze zu der glatten Oberseite unterseits die Kutikula papillös erscheint. Die Zellen der Epidermis sind der Längsrichtung des Blattes nach gestreckt, die Außenwand ist stark kutinisiert und mit annähernd halbkugelligen Papillen besetzt, die in der Querrichtung meist zu zweit, in der Längsrichtung etwa zu fünf bis zehn der Zelle dicht aneinander gedrängt aufsitzen, so daß die Oberfläche nirgends eben ist. Die Spaltöffnungen sind von wallförmigen Erhebungen der Kutikula umgeben, die uns in dem Zusammenhange nicht weiter

¹⁾ Auf diese Struktur machte mich im vorigen Jahre (1910) meine geschätzte Studienkollegin Frl. Helene Sperber aufmerksam und regte mich dadurch an, über die Bedeutung derselben mir Klarheit zu verschaffen.

²⁾ Kutikula im kollektiven Sinne von Kutikula im engeren Sinne und kutinisierten Schichten.

interessieren (Abb. 1, 2). Welche Bedeutung haben nun diese Papillen? Bei dem Versuche, diese Frage zu beantworten, drängte sich mir folgende Vermutung auf, die die genauere Untersuchung bestätigte. Die Papillen bewirken, daß das von oben her ins Blatt gelangte Licht unten nicht hinausgelassen, sondern wieder dem Blatte nutzbar gemacht wird. Denken wir uns einen Lichtstrahl auf eine der schiefen Wände der Papillen auffallen, so ist von vornherein zu erwarten, daß, infolge der Verschiedenheit des Brechungsvermögens der Kutikula und Luft, Totalreflexion eintreten muß; der Strahl wird in die Papille zurückgeworfen, an der Grenze der Kutikula und Luft wieder total reflektiert und so in das Innere des Blattes zurückgeleitet. Ist diese Vermutung richtig, dann hätten wir es mit einer Einrichtung zu tun, die geeignet ist, das Licht intensiver auszunützen, wir hätten es also mit einem Lichtsparorgan zu tun. Um nun den Beweis für diese Vermutung zu erbringen, muß erstens wahrscheinlich gemacht werden, daß es für *Taxus baccata* tatsächlich von Vorteil wäre, wenn sie eine derartige Einrichtung besäße; zweitens muß auf Grund einer Kon-

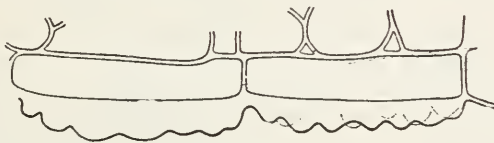


Abb. 2. Querschnitt durch die untere Blattepidermis in der Längsrichtung des Blattes.

struktion des Strahlenganges, die sich auf Messung des Brechungsquotienten der Kutikula und genauer Zeichnung der Papillen stützen müßte, dargetan werden, daß die optischen Verhältnisse tatsächlich so sind, wie vermutet wurde; drittens müßte auf Grund folgenden Gedankenganges ein Experiment die bisherige Beweisführung stützen. Wenn dem Prinzipie der Totalreflexion folgend die Lichtstrahlen an der Grenze von Kutikula und Luft nicht aus dem Blatte hinausgelassen werden, so ist es nur notwendig, ein stark lichtbrechendes flüssiges Medium, das die Kutikula benetzt, über die Papillen zu geben und die Totalreflexion muß aufgehoben sein, das heißt die Epidermis wird durchscheinender; ist dies der Fall, dann kann die ursprüngliche Vermutung als erwiesen gelten.

Was nun die ökologischen Verhältnisse der Eibe anlangt, so ist es leicht, die Behauptung Kirchners und Schröters¹⁾, daß *Taxus* ein Schatten liebender Baum ist, durch eigene Beobachtung zu bestätigen. Die Standortsverhältnisse der Eibe sind wirklich derartige (Unterholz in dichten Wäldern), daß die Pflanze nie an

¹⁾ Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, I., p. 62.

Lichtüberschuß leidet, sondern mit einem Minimum an Licht auskommen muß; es ist daher klar, daß unter solchen Umständen Einrichtungen, die eine Erhöhung des Lichtgenusses herbeiführen, für die Pflanze von großem Nutzen sind. Die Stellung der Blätter je nach der Lage des betreffenden Sprosses im Raume ist auch wirklich eine derartige, daß daraus allein sich schon ein gewisser Lichthunger erschließen läßt. Ferner ist die flächige Verbreiterung der bei Koniferen doch so häufig nadelförmigen Blätter gewiß ein analoges Argument. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn auch der anatomische Bau der Epidermis das Bedürfnis der Pflanze nach möglichster Ausnützung des in so geringen Mengen gebotenen Lichtes zum Ausdrucke bringt. Ich glaube daher, mit der Behauptung, daß eine Lichtspareinrichtung der Eibe wirklich zum Vorteil gereicht, nicht im Irrtum zu sein.

Und nun zu der Einrichtung selbst. Mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates habe ich die Konturen der Papillen einer beliebig gewählten Partie des Blattquerschnittes zeichnerisch festgehalten, die Zeichnung dann mittels Pantograph vergrößert und so das Substrat für die Konstruktion des Strahlenganges erhalten. Die Bestimmung des Brechungsquotienten der Papillen verdanke ich der Güte des Herrn Priv.-Doz. Dr. Alfred Himmelbauer, nachdem schon früher einmal Herr Prof. Dr. M. Stark in dieser Hinsicht mir mit wertvollem Rat an die Hand gegangen ist. Der Brechungsquotient beträgt 1.53. Auf Grund dieser Messung konnte ich nun mit Hilfe der Zeichnung den Strahlengang konstruieren und fand unter der Annahme, daß im Innern des Blattes keine bestimmte Lichtrichtung vorherrscht, folgendes. Ein Großteil der Strahlen wird tatsächlich total reflektiert und trifft, nachdem Totalreflexion einmal eingetreten ist, immer in einem den Grenzwinkel der Totalreflexion nicht erreichenden, also spitzen Winkel, auf die Grenze beider Medien, so daß die Totalreflexion noch so oft statthat, bis der Strahl eine Richtung erhält, die ihn in das Blattinnere wieder zurückfallen läßt. Abbildung 3 stellt die Beantwortung der Frage dar, wie viele Strahlen verschiedener Richtung aus dem Blatte austreten und wie viele infolge der Totalreflexion wieder zurückgeworfen werden. Ich habe in gleichen Abständen die Punkte $a-o$ an der Oberfläche der Papille fixiert und ebenso eine Gerade, die die Grundlinie der Wölbung der Papille darstellt, durch die Punkte $\alpha-\lambda$ unterteilt. An jedem der bezeichneten Punkte der Papille trug ich nun die Grenzwinkel der Totalreflexion ein; dieser Winkel beträgt 41° ¹⁾. Man braucht nun bloß jeden bezeichneten

$$1) \quad n = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}; \quad n = 1.53; \quad \alpha = 90^{\circ}.$$

$$1.53 = \frac{\sin 90^{\circ}}{\sin \beta}.$$

$$\sin \beta = \frac{1}{1.53} = 0.65359; \quad \beta = 40^{\circ} 50' \neq 41^{\circ}.$$

Punkt der Grundlinie mit jedem bezeichneten Punkt der Papille zu verbinden, um sofort zu ersehen, ob der so gerichtete Strahl total reflektiert wird oder nicht. Die Strahlen nun, die sich auf Grund dieses Verfahrens als der Totalreflexion unterliegend dar-

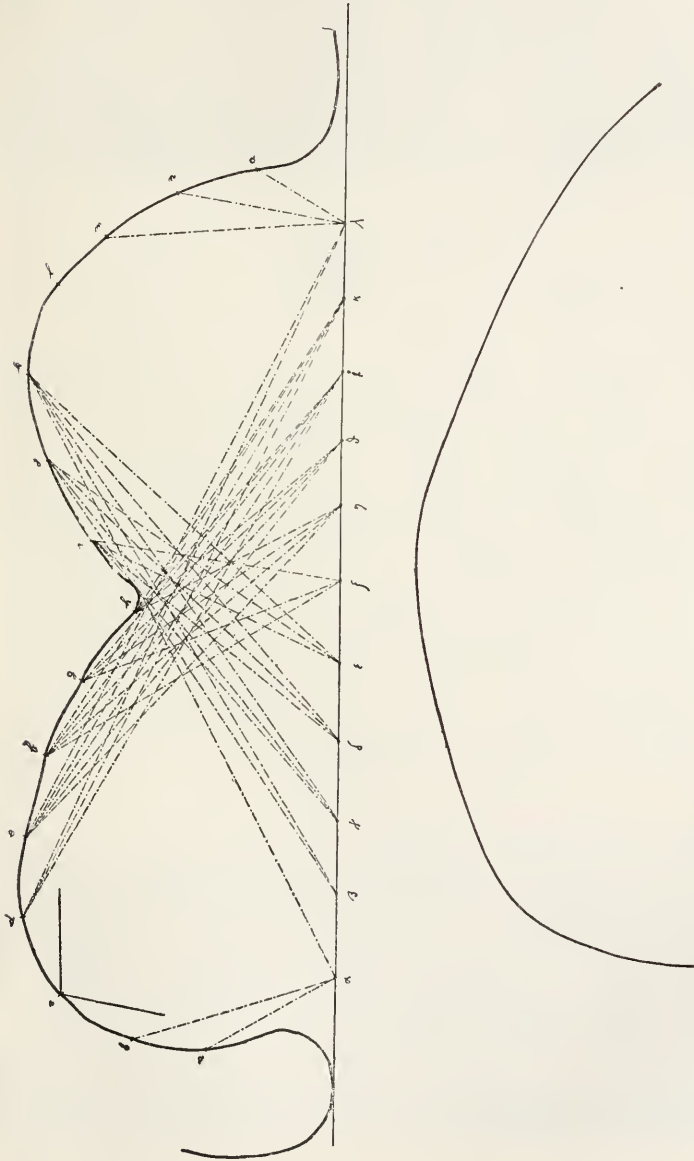


Abb. 3. (Erklärung im Text.)

stellen, habe ich eingezeichnet, die anderen, die aus dem Blatte austreten, habe ich aus Gründen der Übersichtlichkeit weggelassen. Abbildung 4 stellt den Strahlengang verschiedener Strahlen, die der Totalreflexion unterliegen, dar, und ich glaube, dazu nichts bemerken zu sollen. Die Konstruktion also erweist, daß tatsächlich ein Teil des Lichtes in der schon geschilderten Weise am Austritte aus dem Blatte gehindert wird.

Diese Tatsache läßt sich nun auch, wie ich schon oben angedeutet habe, experimentell beweisen. Ich verfuhr dabei so. Zunächst verschaffte ich mir dadurch, daß ich das Blattgewebe der Einwirkung von Schwefelsäure aussetzte. Präparate, die nichts anderes darstellten, als die von H_2SO_4 nicht angreifbare Kutikula.

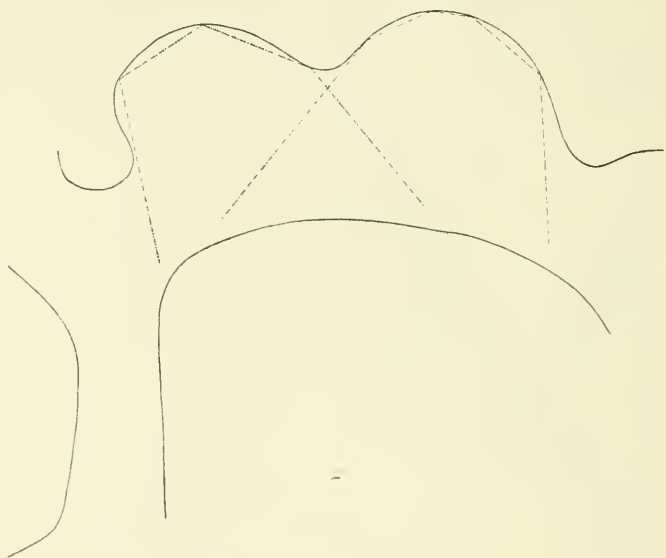


Abb. 4. (Erklärung im Text.)

Stücke der unterseitigen Kutikula wurden nun so auf ein Deckglas und dieses auf den Tisch des Mikroskopes gelegt, daß die frei in die Luft ragenden Papillen nach oben zu liegen kamen; nun wurde mit dem Planspiegel von unten beleuchtet. Die Seitenwände der so präparierten Papillen erscheinen nun dunkel, weil in Nachahmung der natürlichen Verhältnisse auch jetzt das Licht an den Seitenwänden total reflektiert wird; die Scheitel der Papillen erscheinen heller. Bestreicht man nun vorsichtig das Präparat mit einer stark lichtbrechenden Flüssigkeit etwa Zedernöl, so erscheinen sämtliche Teile der Papillen in gleicher Helligkeit; das Präparat wird also, da die Totalreflexion aufgehoben wird, durchscheinender (*q*, *e*, *d*). Es war nun mein Wunsch,

dieses Experiment auf der photographischen Platte festzuhalten. Mit gütiger Erlaubnis des Herrn Prof. v. Wettstein hatte nun Frl. A. Mayer die Liebenswürdigkeit, im Atelier des botanischen Institutes die diesbezüglichen Aufnahmen zu machen. Phot. Nr. 1 (auf Tafel IV) stellt bei der beschriebenen Versuchsanordnung die trockenen Papillen bei 5" Expositionsdauer dar; daran ist ersichtlich, daß die Papillen tatsächlich für den einfallenden Strahlenkegel undurchlässig sind; Phot. Nr. 2 (auf Tafel IV) stellt dasselbe Präparat bei derselben Expositionsdauer mit von Zedernöl befeuchteten Papillen dar. Die Papillen sind vollkommen durchscheinend. Selbstverständlich ist von den Umwallungen der Spaltöffnungen bei der Betrachtung der Bilder zu abstrahieren. Da nun sowohl die physikalische Konstruktion als auch das Experiment meine Deutung der Papillen bestätigt haben, glaube ich diese daher für richtig halten zu dürfen.

Es war mir nun ungemein wertvoll, aus der Literatur zu ersehen, daß das physikalische Prinzip der Totalreflexion im Pflanzenreiche auch der Konstruktion anderer Einrichtungen unterliegt. Als erster zeigte Stahl in seiner Arbeit über bunte Laubblätter¹⁾, daß die Papillen der Blattoberseite der sogenannten Samtblätter Licht, welches sehr schräg einfällt, dem Blatte nutzbar machen, indem das in die Papillen eingedrungene Licht an den schiefen Wänden der Papillen total ins Blatt reflektiert wird. Gaulhofer²⁾ zeigte, daß bei einer Anzahl von Pflanzen die Lichtrichtung in der Weise perzipiert wird, daß infolge der Totalreflexion an den Wänden der Randtüpfel, bzw. Randspalten in den betreffenden Zellen der Oberhaut beleuchtete und unbeleuchtete Partien entstehen, die sich je nach der Richtung des einfallenden Lichtes gegenseitig verschieben und so eine Perzeption der Lichtrichtung ermöglichen. In ganz anderem Zusammenhange zeigten F. und S. Exner³⁾, daß die an der Oberseite der Corollblätter mancher Blüten befindlichen Papillen den Zweck haben, einen Teil des Lichtes infolge Totalreflexion an den schiefen Wänden der Papillen nicht aus dem Blatte zu lassen, sondern die Strahlen zu zwingen, wiederholt die Farbstofflösung des Zellsaftes zu passieren, wodurch eine größere Sättigung der Farbenwirkung zustande kommt.

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, daß, einmal auf Lichtspareinrichtungen aufmerksam geworden, ich die, wie ich glaube, begründete Meinung habe, daß *Taxus* nicht die einzige Schattenpflanze ist, die eine auf diesem Prinzip beruhende Ein-

¹⁾ Stahl, Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin du Beutenzorg, vol. VIII.

²⁾ Gaulhofer, Die Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte mit Hilfe der Randtüpfel, Randspalten und der windschiefen Radialwände. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Bd. CXVII, Abt. I, Februar 1908.

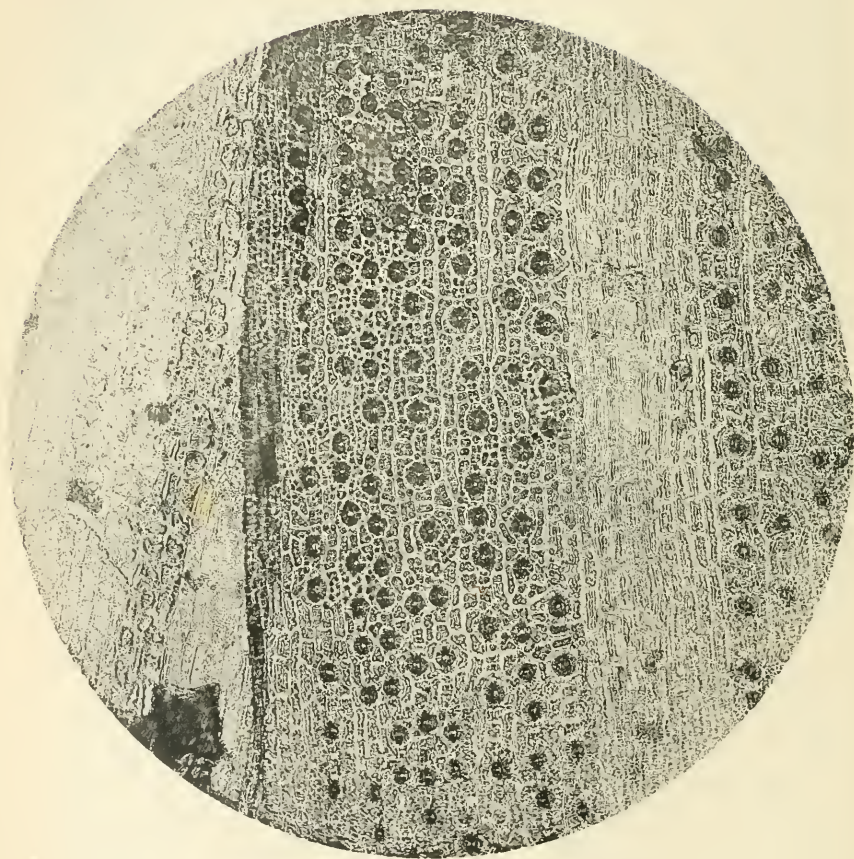
³⁾ Franz und Sigmund Exner, Die physikalischen Grundlagen der Blütenfarben. Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Bd. CXIX, mathem.-naturw. Klasse, Heft II, p. 191 ff.

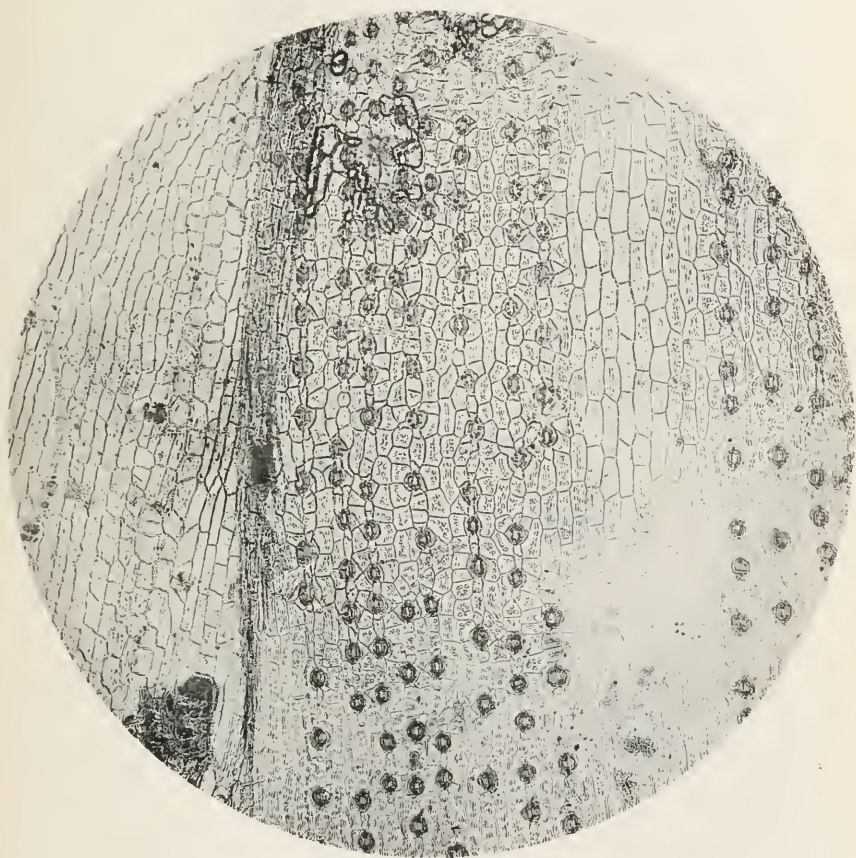
richtung zur möglichst intensiven Ausnützung des Lichtes besitzt. Die der Eibe nahe verwandte *Taxus parvifolia* Wender. verhält sich genau so wie *T. baccata* L. Ob bei *Torreya nucifera* Sieb. et Zucc. die der Längsrichtung des Blattes nach orientierten Vorwölbungen der unterseitigen Blattepidermis in unserem Sinne zu deuten sind, möchte ich künftigen Untersuchungen überlassen. Ebenso weise ich nur mit Vorsicht auf die Blätter von *Torreya grandis* Fort., *californica* Torr. und *taxifolia* Arn. hin. Eine Vermutung ist es auch, wenn ich den Versuch mache, an *Abies concolor* Lindl. et Gord. eine Lichtspareinrichtung zu beschreiben. Auch bei *Abies concolor* sind die Epidermiszellen der Länge nach gestreckt, im Querschnitt nach außen gewölbt, im Längsschnitt eben, also rinnenförmig. An der Innenseite der stark verdickten Außenwand befinden sich kugelförmige Wandverdickungen in großer Zahl, die ins Zellumen hineinragen. Ich vermute nun, daß diese papillösen Verdickungen der Membran die Bedeutung haben, daß das Licht, aus dem Innern des Blattes kommend, an den schiefen Wänden der Papillen stark gebrochen wird und nun in einem Winkel, der unter dem Grenzwinkel der Totalreflexion liegt, an die Grenze von Kutikula und Luft kommt, so daß auch hier eine Einrichtung zum Sparen des Lichtes vorläge. Die Keimlinge von *Fagus silvatica* L. haben in dem Schwammparenchym ihrer Kotyledonen eine Einrichtung, die neben der Funktion, die Transpiration zu fördern, ganz gewiß auch die Bedeutung hat, gleichsam als rauher Spiegel zu wirken, das ins Innere des Blattes eingedrungene Licht also diffus zu reflektieren (Totalreflexion an den schiefen Wänden der an die Lufträume grenzenden Parenchymzellen). Vergleicht man die Lichtdurchlässigkeit normaler Kotyledonen mit solchen, bei denen man die Luft aus den Lufträumen des Schwammparenchyms vertrieben und an ihre Stelle eine Flüssigkeit gesetzt hat, so ergibt sich, daß die normalen undurchsichtig, die luftlosen durchscheinend sind. Die Totalreflexion wurde eben auch hier durch das Hinzutreten der Flüssigkeit aufgehoben.

Bezüglich der Wachüberzüge der Blattunterseiten vieler Koniferen möchte ich die Vermutung aussprechen, daß ihnen, abgesehen von ihrer Bedeutung als Transpirationsschutz in manchen Fällen auch die Bedeutung der Lichtersparnis zugesprochen werden muß. Interessant ist in diesem Zusammenhange folgendes Zitat aus einer Abhandlung von Thomas¹⁾: „Legt man Nadeln von *Abies Nordmanniana* oder *Tsuga Brunnoniana* in schwachen Alkohol, so verschwindet, nachdem vollständige Benetzung stattgefunden, das weiße Ansehen; dasselbe kommt beim Trocknen derselben wieder zum Vorschein. Es findet eben nur eine Annäherung der Brechungsvermögen der innig gemischten Medien statt; während {das äußerst fein verteilte Harz mit Luft gemengt

¹⁾ Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Koniferenblätter. Pringsheims Jahrbücher, IV, p. 23.

THE COMMISSION
OF THE
FEDERAL GOVERNMENT





THE LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA

dem Lichte nicht den Durchgang gestattet, ist dies der Fall, wenn an die Stelle der Luft jener schwache Weingeist getreten.“

Die physikalische Grundlage ist also prinzipiell ähnlich dem Falle von *Fagus*; daß die biologische Bedeutung auch in allen Fällen von unterseitig weiß erscheinenden Überzügen dieselbe ist (bei *Abies bracteata* Hook. gewiß), möchte ich nur vermuten; es bliebe der Untersuchung jedes einzelnen Falles vorbehalten, eine sichere Entscheidung zu treffen.

Bevor ich die Abhandlung abschließe, möchte ich noch allen jenen meinen Dank zum Ausdruck bringen, die die Güte hatten, mich bei der Ausführung der Arbeit zu unterstützen. Vor allem sage ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. R. v. Wettstein meinen besten Dank für vielfache Unterstützung und insbesondere für die gütige Erlaubnis, die Mittel des botanischen Institutes uneingeschränkt benutzen zu dürfen. Herrn Priv.-Doz. Dr. Alfred Himmelbauer für die große Gefälligkeit, die er mir durch Bestimmung des Brechungsindex der Kutikula erwiesen hat, auch an dieser Stelle zu danken, ist mir eine angenehme Pflicht. Ebenso dankbar bin ich Frl. A. Mayer, die so liebenswürdig war, die zu der Arbeit notwendigen Photographien herzustellen. Ferner möchte ich noch den Herren Priv.-Doz. Dr. O. Porsch und F. Vierhapper sowie meinem väterlichen Freunde Herrn R. Schrödinger und Herrn Konservator J. Brunntaler für wertvolle Anregungen und Überlassung literarischen Materials aufs herzlichste danken.

Adnotationes lichenographicae.

Von Julius Steiner (Wien).

(Schluß.)¹⁾

7. *Buellia (Diploicea) leptina* Stnr.

Hab.: Gomera, leg. Prof. May super lavam.

Thallus insularis inter thallum *Caloplacae Gomeranae*, parvus ad 1 et 1.5 mm dilatatus, squamose sublobulatus, squamis ca. 0.5—1 mm latis et ca. 0.27 mm crassis, ubique adpressus, subglauco v. saepius subargillaceo pallidus. Squamae v. fossulis laevae intrusae et separatae v. areolatim congestae et rimis separatae, varie rotundato-angulosae et h. i. crenatae et paullo incisae, in peripheria h. i. etiam distinctius lobulatim elongatae et crenatae sunt. Reag. solitis thallus non coloratur.

Cortex superior ca. 18—30 μ crassus et in medio squamarum adhuc crassior, incolor et mediocriter granose inspersus ex hyphis ramosis dense intricatis, cellulosus, cellulis p. p. suborbicularibus minus distinctis formatur. In vicinitate apotheciorum stratum exterius emortuum et incolor adest ca. 8—18 μ crassum. Gonangia

¹⁾ Vgl. Nr. 5, S. 177.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [061](#)

Autor(en)/Author(s): Frimmel Fanz von

Artikel/Article: [Die untere Kutikula des Taxus-Blattes - ein Lichtreflektor. 216-223](#)