

Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen

von

A. J. Kluyver.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Wiener Universität Nr. 24 der zweiten Folge.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 30. November 1911.)

I. Historisches.

Über die vernichtende Wirkung, die die ultravioletten Strahlen auf Bakterien und andere niedere Organismen ausüben, ist in den letzten Jahren schon eine große Menge von Arbeiten erschienen.

Während die älteren Forscher sich nur mit der Einwirkung des Lichtes überhaupt beschäftigten, gelang es Strebel¹ zuerst zu zeigen, daß speziell auch der ultraviolette Teil des Spektrums eine derartige bakterizide Wirkung in hohem Grade besitzt. Nachher haben die glänzenden Untersuchungen Finsen's² hier viele neue Ergebnisse gebracht. Er war der erste, der bei seinen Versuchen zur Konzentrierung des Lichtes einen Apparat mit Bergkrystallinsen verwendete, da letztere Substanz im Gegensatze zu dem Glase speziell für die ganz kurzwelligen Strahlen sehr viel durchlässiger ist. Als Lichtquelle benützte er das elektrische Bogenlicht, das verhältnismäßig reich an ultravioletten Strahlen ist und es gelang Finsen auf diese Weise, einen erheblichen Unterschied in der bakteriziden Wirkung zu konstatieren, je nachdem er sich der Quarzlinse oder der Glaslinse bediente; einen Unterschied, den man also auf Rechnung der ultravioletten Strahlen stellen muß.

Auch später haben sehr viele Forscher, so verschiedene Schüler Finsen's, sich weiter mit der tötenden Wirkung des ultravioletten Teiles des Spektrums beschäftigt; aus der Fülle dieser Arbeiten möchte ich nur diejenigen von

¹ Deutsch. Med. Wochenschr. Nr. 47 (1901).

² Zitiert nach Jesionek, Lichtbiologie; Braunschweig (1910).

Hertel¹ hervorheben, weil er sich nicht nur auf die Bakterien beschränkte, und von Thiele und Wolf,² weil sie die ersten waren, die ein sogenanntes »Ultraviolettfilter« benützten und so imstande waren, in einem für das Auge ganz dunklen Raume, Bakterien mit »Lichtstrahlen« abzutöten.

In den letzten Jahren sind es mehrere französische Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten und sich hierzu der kräftigsten bis jetzt bekannten Quelle von ultravioletten Strahlen, nämlich der Quecksilberdampfquarzlampe, bedienten. Es sind besonders Courmont und Nogier,³ die auf diesem Gebiete äußerst bemerkenswerte Resultate bekommen haben. So zeigte sich bei ihren Experimenten, daß eine Wasserschicht von 30 *cm* Tiefe nach einigen Momenten der Bestrahlung ganz sterilisiert war. Miquel fand sogar später, daß Wasser, das pro Liter 128,000,000 *Bacillus mesentericus* enthält, ungeachtet seiner so resistenten Sporen in weniger als einer Minute sterilisiert werden konnte.

Dies sind nur einige Beispiele für die biologische Wirkung der ultravioletten Strahlen; bedenkt man ferner, wie Finsen auf die kräftige Einwirkung dieser Strahlen auf höhere tierische Organismen seine jetzt so verbreitete Lichttherapie begründete, dann darf es wohl als berechtigt erscheinen, auch nach der Einwirkung dieser Strahlen auf höhere Pflanzen zu fragen.

Allerdings sind verschiedene von den hier zu behandelnden Fragen schon in anderen Untersuchungen gestreift worden, aber eine spezielle Behandlung haben diese Fragen nur gefunden in der später zu erwähnenden Arbeit von Maquenne und Demoussy. Auch mit Rücksicht auf die zahlreichen bekannt gewordenen chemischen Prozesse, die durch ultraviolettes Licht eingeleitet werden, erschien es eine lohnende Aufgabe, einmal zu untersuchen, inwieweit möglicherweise die einzelnen Zellbestandteile höherer Pflanzen durch ultraviolette Strahlen beeinflußt werden.

Bezüglich der jetzt schon so ausgedehnten Literatur über die chemischen Wirkungen des ultravioletten Lichtes verweise ich auf die schöne Zusammenfassung, die A. Kailan⁴ hierüber in seinem Vortrage »Über Reaktionen im ultravioletten Lichte« gibt und ferner auf die Übersicht von Daniel Berthelot,⁵ der selber mit Gaudechon auf diesem Gebiete sehr schöpferisch tätig war.

Was endlich die Literatur über die Einwirkung des ultravioletten Lichtes auf höhere Pflanzen anlangt, muß als die älteste Angabe ein Vortrag von Siemens

¹ Zeitschr. f. allgem. Physiologie (1904 bis 1906); man vergl. auch R. F. Fuchs: »Hertel's Untersuchungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen.« *Biolog. Zentralbl.* XXVII, 510 (1907).

² *Archiv f. Hygiene*, LVII, 29 (1906).

³ Man vergl. hierzu z. B. die Zusammenfassung von Courmont: »La stérilisation de l'eau par les rayons ultraviolets«, *Revue générale des Sciences* 30 Avril 1911.

⁴ Vierteljahresber. d. Wiener Vereines z. Förd. d. physik. und chem. Unterrichtes. XVI, 5 (1911).

⁵ *Revue générale des Sciences*. 30 Avril 1911.

in »The British Association for the advancement of Science« im Jahre 1881¹ bezeichnet werden.

Dieser berichtet darin über seine Versuche, die er angestellt hat, um zu entscheiden, inwieweit man günstige Resultate bekommt, wenn man über Nacht das Treibhaus mit Hilfe einer künstlichen Lichtquelle, einer elektrischen Lampe, beleuchtet. Seine Versuche sind überaus günstig ausgefallen, nur hebt er ausdrücklich hervor, daß die Lampe in eine Laterne von farblosem Glase gestellt werden mußte, denn wenn »die Pflanzen dem bloßen elektrischen Lichte exponiert waren, zeigten sie bald ein verwelktes Aussehen«. Bedeckte er jedoch die Pflanzen teilweise mit einer Glasplatte, dann konnte man am folgenden Tage scharf die Grenze zwischen der geschrumpften und ungeschrumpften Stelle beobachten. Obgleich der Verfasser von der Wirkung der »elektrischen Strahlen« spricht, ist man zweifellos berechtigt, diese Wirkung auf Rechnung der ultravioletten Strahlen zu stellen.

Bonnier und Mangin² zeigten im Jahre 1886, daß die ultravioletten Strahlen noch eine allerdings geringe assimilatorische Wirkung ausüben. Inwiefern aber die Durchlässigkeit des bei diesen Versuchen verwendeten dunklen violetten Glases sich tatsächlich auf die unsichtbaren Strahlen beschränkt, erscheint mir im Lichte unserer heutigen Kenntnisse sehr fraglich.

Aus dem Jahre 1898 liegt eine Mitteilung vor von Maquenne und Demoussy,³ nach welcher Chlorophyll im Ultraviolett geschwärzt wird. Auf dieses Ergebnis komme ich bei der Besprechung der neueren Arbeiten dieser Verfasser unten zurück.

In neuerer Zeit sind es besonders die Versuche von E. Hertel,⁴ die berechtigtes Interesse erregt haben.

Hertel arbeitete außer mit Bakterien und anderen Mikroorganismen auch mit *Elodea canadensis*. Seine Experimente waren so eingerichtet, daß er die Bestrahlung mit Licht von 280 μ Wellenlänge (Magnesiumlinie) direkt unter dem Mikroskop vornahm, so daß er die Wirkung der Strahlen jeden Moment kontrollieren konnte. Er konstatierte bei *Elodea canadensis* eine Verzögerung der Protoplasmaströmung, bei längerer Bestrahlung eine Abtötung. Er arbeitete aber auch mit Strahlen von anderer Wellenlänge und vor allem ist als wichtigstes Resultat seiner Untersuchungen hervorzuheben, daß die vernichtende Wirkung nicht eine spezielle primäre Funktion der kurzwelligen Teile des Spektrums ist, sondern daß man in der Absorption dieser Strahlen durch die Zellen den wirksamen Faktor zu sehen hat.

Indem er mit Hilfe der sogenannten Sensibilisatoren (z. B. Eosinlösung) die Bedingungen auch für die Absorption der gelben Strahlen schuf, konnte er die schädliche Wirkung der letzteren auch überzeugend nachweisen. Aus diesen Versuchen schließt Hertel, daß zwei weit auseinanderliegende Spektralbezirke

¹ Vergl. Bot. Zentralbl. VIII, 189 (1881).

² Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 102, 123 (1886).

³ Annales agronomiques, VII, 551 (1898).

⁴ L. c.

von gleicher Gesamtintensität, deren physiologische Wirkung große Differenzen aufweist, bei gleicher Absorption, sowohl in bezug auf die Stärke als auch auf die Art der Wirkung, auch annähernd gleiche physiologische Effekte zeigen.

Die im Jahre 1904 von A. Köhler¹ veröffentlichten »Mikrophotographischen Untersuchungen mit ultraviolettem Lichte« enthalten keine direkt physiologischen Beobachtungen, sind aber durch die vielen Angaben bezüglich der Durchlässigkeit für ultraviolettes Licht der verschiedenen Pflanzenmaterialien äußerst wertvoll.

So fand Köhler z. B. bei seinen Aufnahmen (er benützte die Cadmiumlinie von 275 $\mu\mu$ Wellenlänge), daß verholzte Zellwände sehr undurchlässig sind, ebenso Kork, während die Cuticula sogar in den allerdünnsten Stellen fast vollkommen undurchlässig ist.

Aus dem Jahre 1907 sei dann noch erwähnt eine Arbeit von W. Figdor,² der bei seinen Untersuchungen über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen sich einer Quecksilberdampfquarzlampe bediente und bei den verschiedensten Keimlingen eine durchaus schädliche Wirkung der ultravioletten Strahlen konstatierte, jedoch ohne sich eingehender mit dieser Schädigung zu beschäftigen.

Maquenne und Demoussy, die schon früher über die Schwärzung der Blätter im Lichte der elektrischen Bogenlampe berichteten und die diese damals einer Schwärzung des Chlorophylls zuschrieben, kommen in einer neuen Abhandlung³ auf dieses Resultat zurück. Sie benützten bei ihren neuen Experimenten eine Quecksilberdampflampe von der Firma Heraeus und überzeugten sich von der tötenden Wirkung der ausgesandten Strahlen für die Epidermis der Pflanzen. Die Strahlen rufen den Tod des Protoplasmas hervor und hieraus ergeben sich weitere Wirkungen, z. B. eine Schwärzung, die sich in mehreren Fällen beobachten ließ.

Ausdrücklich heben die Verfasser hervor, daß eine direkte schädigende Wirkung auf das Chlorophyll niemals konstatiert wurde. In einer zweiten Abhandlung⁴ kommen sie ausführlich auf die beobachtete Schwärzung zurück und zeigen, daß sie keine spezifische Wirkung der ultravioletten Strahlen ist, sondern daß dieselbe von jeder Tötung (z. B. durch Chloroformierung) bewirkt wird.⁵

¹ Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, XXI, 129 und 273 (1904).

² Wiesner-Festschrift, 287 (1907).

³ Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 149, 756 (1909).

⁴ Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 149, 957 (1909).

⁵ In einer dritten Abhandlung (Comptes rendus de l'Acad. des Sc., 151, 178 [1910]) haben Maquenne und Demoussy diese Tatsache benützt, um die ungemeine Gifigkeit sehr verdünnter Schwermetallösungen den grünen Blättern gegenüber nachzuweisen.

Erwähnt seien noch zwei Arbeiten von Pougnet,¹ worin dieser nachweist, daß bei Cumarinpflanzen, bei denen Cumarin bekanntlich erst nach dem Tode durch Fermente gebildet wird,² die Bestrahlung mit der Heraeuslampe genügt, um den Geruch hervorzurufen. Dasselbe gilt für den Vanillingeruch der grünen Vanillefrüchte. Hier hat man also Beispiele, daß die Zellen getötet werden, ohne daß die Fermente noch merkbar beeinflußt erscheinen, obschon die Arbeiten von Green, Schmidt-Nielsen u. a.³ nachgewiesen haben, daß die ultravioletten Strahlen auch die verschiedensten Fermente in ihrer Wirkung sehr beeinträchtigen.

Schließlich hat Joh. Schulze⁴ sehr interessante physiologische Beobachtungen gemacht, indem er die Einwirkung von Lichtstrahlen der Magnesiumlinie (280 $\mu\mu$ Wellenlänge) auf mikroskopische Objekte direkt unter dem Mikroskop studierte. Er benützte denselben Apparat, der von Köhler bei seinen mikrophotographischen Studien verwendet wurde und machte ebenfalls wertvolle Beobachtungen über die Durchlässigkeit der verschiedenen Pflanzenteile dem Lichte von 280 $\mu\mu$ gegenüber. So konstatierte er, daß die von einem Ficusblatte abgezogene Epidermis und ebenso die Cuticula an dünnen Querschnitten dieses Blattes sich fast ganz undurchlässig zeigten. Er glaubt demnach sagen zu können: »wir haben in diesen Hautschichten ein wirksames Schutzmittel gegen die schädigenden ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes zu sehen«.

Ich möchte sofort in diesem Zusammenhange bemerken, daß man mit dem Begriffe »ultraviolette Strahlen« in der neueren Literatur sehr verwirrend umgeht, und daß man viele Undeutlichkeiten und Differenzen hierauf zurückführen muß; denn dieser Begriff umfaßt ein sehr weites Spektralgebiet und man ist nicht berechtigt, Teilgebiete mit dem ganzen zu verwechseln. Dazu kommt dann noch, daß man in Absorptionsfragen auch bei den einzelnen Strahlengattungen niemals vergessen darf, daß die Dicke der absorbierenden Schicht eine große Rolle spielt.

Wenn also Schulze sagt, daß die Epidermis eines Ficusblattes undurchlässig ist für Strahlen von 280 $\mu\mu$ (eine Angabe, die meine Versuche durchaus bestätigen konnten) und man gleichzeitig in Betracht zieht, daß das Sonnenspektrum sich in den extremsten bis jetzt beobachteten Fällen, also bei hohem Sonnenstand und auf beträchtlicher Höhe nur sehr wenig bis unter 300 $\mu\mu$ erweitert,⁵ so mahnt dies schon zur großen Vorsicht. Das Folgende möge dies noch etwas erläutern:

¹ Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris. 151, 566 (1910); id. 152, 1184 (1911).

² Vergl. H. Molisch und S. Zeisel, Ber. Deutsch. bot. Ges., VI, 383 (1888).

³ Man vergleiche z. B. H. Euler, Allgemeine Chemie der Enzyme. Wiesbaden (1910).

⁴ Beihefte Bot. Zentralbl. XXV, 30 (1909).

⁵ Man vergleiche z. B. Chwolson, Lehrbuch der Physik, Bd. II, 506 (1904) und weiter auch das neulich erschienene Buch von C. Dorno »Studie über Licht und Luft im Hochgebirge«, Braunschweig (1911).

Schanz und Stockhausen¹ haben bei ihren spektroskopischen Untersuchungen mit künstlichen Lichtquellen gezeigt, daß die gewöhnliche Glashülle der verschiedenen Lampen nur die Strahlen mit einer Wellenlänge von weniger als 300 $\mu\mu$ absorbiert.² Dem Lichte von 280 $\mu\mu$ gegenüber erscheint also das Glas ebenso undurchlässig wie die Ficus-epidermis, während doch die ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes ungehindert durchdringen können. Ich glaube, daß man a priori nicht berechtigt ist, für die Epidermis ein anderes Verhalten wie beim Glase anzunehmen, und daß man überdies Angaben über Durchlässigkeit der verschiedenen Pflanzenteile im Lichte von 280 $\mu\mu$ niemals eine biologische Bedeutung zuerkennen darf.

Ein zweites Beispiel einer solchen Verallgemeinerung der Eigenschaften der ultravioletten Strahlen findet man in der Abhandlung von J. Stoklasa und W. Zdobnický »Photochemische Synthese der Kohlenhydrate usw.«³ Die zweifellos sehr interessanten Resultate dieser beiden Chemiker bekommen aber darin eine physiologische Erweiterung, die mir weniger berechtigt erscheint. So sagen sie: »die Aufgabe des Chlorophylls bei dem Assimilationsprozesse besteht in der Absorption der ultravioletten Strahlen«. Diese Hypothese wäre gewissermaßen begründet, wenn die in ihren Versuchen verwirklichte Photosynthese von dem Teile des ultravioletten Spektrums, der noch in dem von der Atmosphäre geänderten Sonnenlichte vorkommt, bewirkt wäre. Aber die Autoren heben ausdrücklich hervor, daß ihr Reaktionsgefäß nur von einer das Licht durchlassenden Quarzplatte abgesperrt wurde. Wenn die Wirkung auch den Sonnenstrahlen zukommt, so müßte man anstatt der Quarzplatte auch eine Glasplatte verwenden können oder wenigstens die Quarzplatte mit einer dünnen Glasschicht bedecken können, ohne die Synthese zu hindern. Allerdings steht ein solcher Versuch noch aus, doch wird dieser sehr wahrscheinlich kein positives Resultat geben.⁴

¹ Elektrotechnische Zeitschrift, XXIX, 777 (1908).

² Ich glaube, diesen Beobachtungen große Bedeutung beilegen zu können, weil in einer Debatte über die schädigenden Wirkungen der künstlichen Lichtquellen, an der sich viele Autoritäten auf diesem Gebiete (z. B. die wissenschaftlichen Arbeiter der Firma Heraeus, Schott usw.) beteiligten, die für die Beleuchtungstechniker so unangenehme Tatsache der schädigenden Wirkung der Strahlen von 300 bis 400 $\mu\mu$ heftig bestritten wurde, jedoch keiner den Einwand erhob, daß das gewöhnliche Glas diese Strahlen schon ausreichend absorbiert. Man vergl. Elektrot. Zeitschr., XXIX, 846 (1908).

³ Biochem. Zeitschr., XXX, 433 (1911).

⁴ Aus der erwähnten Zusammenfassung von Daniel Berthelot über die chemische Wirkung der ultravioletten Strahlen zitiere ich z. B. p. 324: »Parmi les radiations ultraviolettes, celles comprises entre 0.40 — 0.30 μ n'ont d'activité chimique que dans un petit nombre de cas.«

Hierzu ist zu bemerken, daß man doch im Assimilationsprozesse ein Beispiel hat für eine photochemische Reaktion, bewirkt durch Strahlen von einer Wellenlänge $> 300 \mu\mu$. Ich möchte aber nur hervorheben, daß eine

Nach dieser Übersicht über die wichtigste bis jetzt mir bekannte Literatur möge die Beschreibung der eigenen Versuche folgen.

II. Eigene Versuche.

Allgemeines über die Versuche.

Benützt wurde eine Quecksilberdampfquarzlampe der Firma Heraeus, die für 220 Volt Netzspannung eingerichtet war und mittels eines regulierbaren Vorschaltwiderstandes beliebig auf Spannungen von 90 bis 220 Volt eingestellt werden konnte. Bei den meisten Versuchen wurde eine Spannung von 100 Volt eingehalten, die sehr bald nach dem Anzünden erreicht wurde und dann weiter konstant blieb. Die Stromstärke belief sich dann auf $3\frac{1}{2}$ Ampère.

Die Lampe war in der Dunkelkammer aufgestellt und war von einem geschwärzten Holzkasten umgeben. Die Versuchspflanzen wurden immer draußen vor die Öffnung des Holzkastens in verschiedenen, noch zu erwähnenden Distanzen aufgestellt. Die Zahlen geben immer die Distanz bis zum Quarzrohre an.

Die Temperatur schwankte zwischen 20 bis 25° C. Ein nächst den Versuchspflanzen angebrachtes Thermometer zeigte höchstens eine Temperaturerhöhung von etwa 4° C. an, während Berührung dieses Thermometers keine beträchtliche Temperaturerhöhung konstatieren ließ.

Das Spektrum der Lampe weist noch bei 230 μ eine deutliche Linie auf, sendet aber unter speziellen Bedingungen noch Strahlen kürzerer Wellenlänge aus, während der sichtbare Teil sich ins Gelbe ausdehnt.¹

Die Versuchspflanzen wurden vor der Bestrahlung immer frisch begossen und nach Beendigung sofort in das Glashaus gebracht.

A. Versuche mit Blättern.

Aucuba japonica.

Als erste Versuchspflanze diente *Aucuba japonica*, und zwar ein junges, etwa 20 cm hohes Exemplar. Dieses wurde in horizontaler Lage auf eine Distanz von 35 cm aufgestellt (die Entfernung der Blattkrone von der Lampe gerechnet).

Nach $2\frac{1}{2}$ stündiger Bestrahlung wurde sie in das Glashaus gebracht und als sich nach einigen Stunden noch nichts Auffallendes zeigte, wurde sie aufs neue durch drei Stunden bestrahlt.

photochemische Zerlegung der Kohlensäure außerhalb der Pflanze, mit Hilfe von Lichtstrahlen, die auch im natürlichen Sonnenlichte vorhanden sind, jedenfalls noch nachgewiesen werden muß.

¹ Näheres über die Lampe in den Arbeiten von Kuch und Retschinsky, Ann. d. Physik., 20, 176 (1906); 20, 563 (1906); 22, 595 (1907); 22, 852 (1907).

Den nächsten Tag zeigten die ganz jungen Blätter eine merkbare Krümmung und Schwarzfärbung. Die älteren Blätter, die aber meistens von den jüngeren geschützt waren, hatten ein normales Aussehen. Die jungen Blätter (speziell die schwarzen Stellen) wurden jetzt anatomisch untersucht, die Querschnitte zeigten ganz das normale Bild, nur waren die Epidermiszellen der Oberseite abgestorben und mit einer schwarzbraunen Masse ganz ausgefüllt. Vergl. Fig. 1.

Ein Flächenschnitt gab in zehnpromzentiger KNO_3 -Lösung keine Plasmolyse, wohl aber in den bei dicken Schnitten dar-
unterliegenden Parenchymzellen, die, wie ausdrücklich hervor-
gehoben sei, auch im Querschnitte nichts Abnormales zeigten. Die Bestrahlung hatte also nur eine Tötung der Epidermis bewirkt.

Diese Pflanze wuchs später noch sehr gut weiter, aber die geschädigten Blätter fingen an, sich sehr stark zu krümmen, weil die gesunden Teile des Blattes weiterwuchsen, die geschädigten sich aber an diesem Wachstum nicht beteiligen konnten.

Man könnte die alleinige Abtötung der Epidermis darauf zurückführen, daß die ultravioletten Strahlen auf die anderen Gewebeteile keine Wirkung ausüben¹ oder, was von vornherein auch wahrscheinlicher ist, daß die Epidermis die tötenden Strahlen ganz absorbiert, so daß die Parenchymzellen keinem schädigenden Einfluß ausgesetzt sind. Der direkte Versuch, um nach der vorsichtigen Entfernung der Epidermis eine unmittelbare Bestrahlung der Parenchymzellen vorzunehmen, ließ sich nicht machen, da ich mich überzeugte, daß an solchen Stellen sogar beim Aufbewahren im feuchten Raume das Parenchym abstirbt. Indirekt ließ sich die Richtigkeit dieser zweiten Auffassung dadurch beweisen, daß man ein Stück der Epidermis abschnitt und diese dann vorsichtig auf eine andere Stelle des Blattes wieder aufklebte. Das Aufkleben geschah mit Hilfe eines gewöhnlichen Leimes, aber so, daß der Leim nur eine äußerst kleine Stelle der Epidermis bedeckte, der übrige

¹ Durch die Untersuchungen von Hertel hatte auch diese Deutung eine gewisse Wahrscheinlichkeit, s. u.

Teil des Epidermisschnittes befand sich also ganz frei auf dem Blatte. Als ich dieses Blatt nun fünf Stunden auf eine Distanz von 35 *cm* bestrahlte, war es den nächsten Tag ganz braun geworden. Überall war die Epidermis getötet. Als ich aber das aufgeklebte Epidermisstück abriß, kam eine unbeschädigte ganz grüne Stelle zum Vorschein; die aufgeklebte Epidermis hatte also alle schädlichen Strahlen absorbiert.

Diesen Versuch konnte ich allerdings erst anstellen, nachdem ich mich überzeugt hatte, daß die Wirkung der Strahlen streng lokalisiert war und diese sich nicht, was ja möglich war, auch auf nebenliegende Zellen erstreckt.

Es war mir bei diesen Versuchen schon aufgefallen, daß tiefer gestellte Blätter, die von den oberen teilweise beschattet waren, nach der Bestrahlung einen sehr deutlichen scharfen Schatten zeigten.

Um die streng lokale Wirkung ganz deutlich zu demonstrieren, machte ich folgenden Versuch: Von einem etwas größeren jüngeren Blatte (denn anstatt einer ganzen Pflanze sind einzelne in Wasser gestellte Blätter sehr gut zu verwenden) wurde die Hinterseite (vergl. weiter unten) mit einer Blechschablone, woraus das Wort »Licht« in einzelnen Buchstaben ausgestanzt war, bedeckt und mit Reisinägeln lose auf einem Holzbrette befestigt.

Das Ganze wurde wieder in einer Entfernung von 35 *cm* während acht Stunden der Bestrahlung ausgesetzt. Nach der Entfernung der Schablone trat das Wort »Licht« in scharf ausgeprägten Buchstaben braun auf grünem Grunde hervor. Den nächsten Tag hatte die Intensität der braunen Farbe bedeutend zugenommen, ohne daß aber die Schärfe der Abgrenzung auch nur irgendwo vermindert war.

Wie ich mich überzeugte, läßt sich das Blatt auch ganz gut konservieren, ohne daß die Deutlichkeit irgendwie beeinträchtigt wird. Die von Hugo de Vries¹ angegebene Methode zur Konservierung, wobei mit salzsäurehaltigem Alkohol die grünen Gewebe sich entfärben und braun gefärbte Stellen ungeändert bleiben, ließ sich leider nicht anwenden: de Vries erwähnt selber schon, daß die Blätter von *Aucuba japonica* den einzigen Fall bilden, wobei die Methode versagt und die grünen Teile sich schwärzen. Für meinen Zweck

¹ Ber. Deutsch. Bot. Ges., VII, 298 (1889).

aber gab ein $1\frac{1}{2}$ bis 2 Minuten langes Eintauchen in siedendes Wasser und unmittelbar darauffolgende rasche Trocknung zwischen Filtrierpapier ein ganz befriedigendes Resultat. Man erhält das Blatt an den unverletzten Stellen ganz schön grün, während die bestrahlten Epidermiszellen sich ungeändert braun abheben.

Die Fig. 2 gibt eine im durchfallenden Lichte aufgenommene Photographie dieses Blattes wieder. Die schwarzen Partien der Photographie stellen die bestrahlten Teile dar, die rundlichen Flecke in der hellen Partie rühren von der Panaschüre des Blattes her.

Ich hatte in der Schwärzung, die bei der Tötung der Epidermiszellen bei *Aucuba japonica* auftritt, ein sehr geeignetes Reagenz, um mich über die Wirkung der ultravioletten Strahlen noch etwas näher zu orientieren. Zuerst möchte ich aber noch ausdrücklich betonen, daß man in dieser Schwärzung keine spezifische Wirkung der ultravioletten Strahlen zu sehen hat, sondern daß jede den Tod der Epidermis hervorrufende Ursache eine solche erzeugt, allerdings mit der Beschränkung, daß man nicht zu gleicher Zeit mit der Zelle auch die darin enthaltenen Fermente zerstört. Denn schon die Tatsache, daß die Schwärzung erst nach längerer Zeit deutlich wird, macht es wahrscheinlich, daß man hierin eine Fermentwirkung zu erblicken hat und die Erhaltung der grünen Farbe nach kurzem Eintauchen in siedendes Wasser spricht auch für diese Auffassung. Ich habe diese Ansicht auch bei Maquenne und Demoussy¹ vorgefunden. Unsere Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht gut überein.

Nur in einem kann ich den genannten Autoren nicht beistimmen, nämlich wenn sie sagen: »L'action diastasique dont nous venons de parler résulte évidemment du mélange des sucres cellulaires rendus diffusibles par la mort des tissus, donc l'enzyme et le principe chromogène des feuilles noircissantes sont dans la vie normale, isolés à l'intérieur de cellules distinctes.« Für diese Meinung bringen die Autoren keine spezielle Begründung bei und verweisen nur auf die von Guignard² nachgewiesene Lokalisation des Emulsins und des Myrosins in ganz bestimmten Zellen der betreffenden glukosidhaltigen

¹ L. c.

² Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 110, 477 (1890).

Pflanzen. Diese Auffassung ist später von anderen französischen Forschern erweitert worden. Sie trifft aber bei *Aucuba japonica* ganz gewiß nicht zu, und zwar aus folgenden Gründen. Wenn man ein *Aucuba*-Blatt in einer schiefen Stellung der Quecksilberlampe auf eine Distanz von 35 *cm* z. B. vier Stunden lang aussetzt, so beginnt die Schädigung an einzelnen Zonen aufzutreten. Ein solches Blatt zeigt nämlich den nächsten Tag keine absolute Schwärzung, sondern es treten an bestimmten Zonen nur braune Pünktchen auf. Macht man jetzt einen Flächenschnitt der Epidermis, dann gelingt es sehr bald, solche Stellen zu finden, wo man nur eine braune Zelle umgeben von farblosen Zellen sieht. Beobachtet man diese Stelle in zehnprozentiger KNO_3 -Lösung, dann kann man bei dickeren Schichten beobachten, daß sowohl die umgebenden Epidermiszellen als auch alle darunterliegenden Parenchymzellen plasmolysiert werden, also lebendig sind. Das die Schwärzung hervorriefende Ferment muß also mit dem Chromogen innerhalb derselben Zelle vorhanden sein; solange die Zelle lebt, sind beide getrennt, erst postmortal prallen beide aufeinander.

Nachdem also festgestellt war, daß die erste Folge der Bestrahlung sich auf die Epidermis beschränkte, war es wünschenswert zu sehen, inwiefern bei längerer Bestrahlung möglicherweise unter der Epidermis liegende Schichten auch beeinflußt würden. So wurde ein Blatt während dreier Tage (weil während der Nacht die Lampe nicht brennen durfte) unter denselben Bedingungen je 8 bis 10 Stunden bestrahlt, also insgesamt 28 Stunden. Der Querschnitt zeigte, daß auch jetzt noch immer die Wirkung auf die Epidermis beschränkt war, also die tote Epidermis die ultravioletten Strahlen genügend absorbierte. Nur an sehr wenigen Stellen war ein Absterben der nachstanliegenden Parenchymschicht bemerklich. Ausdrücklich sei hervorgehoben, daß eine Desorganisation der Chlorophyllkörner nicht zu konstatieren war und nur die braune Farbe des Zellinhaltes eine Tötung verriet.

Dann wurde untersucht, ob sich die Epidermis der Unterseite den ultravioletten Strahlen gegenüber auch so empfindlich erweist. Bald zeigte sich, daß diese sogar an Empfindlichkeit die Oberseite übertraf.

Mikroskopisch wurde festgestellt, daß bei genügender Bestrahlungsdauer die Schließzellen der Spaltöffnungen auch getötet wurden. Bekanntlich haben Leitgeb¹ für Wärmeschädigung und Fäulnis, Molisch² für tiefe Temperaturen und Kindermann³ für chemische Einflüsse und Austrocknung eine auffallende Widerstandskraft der Schließzellen diesen schädlichen äußeren Einflüssen gegenüber im Vergleich mit den anderen Epidermiszellen nachgewiesen. Ich war daher begierig zu sehen, ob ein ähnliches Verhalten auch für Lichtschädigungen zutrifft. Wenn man ein Blatt wieder schief beleuchtet und so in verschieden starker Intensität geschädigte Zonen bekommt, findet man in der Tat leicht eine Zone, wo die gewöhnlichen Epidermiszellen einen braunen Inhalt haben, getötet sind und außerdem sieht man dazwischen die ungebräunten Schließzellen fast immer umgeben von vier ungebräunten »Nebenzellen«. Solereder gibt in seiner »Systematischen Anatomie der Dikotyledonen« bezüglich *Aucuba* an: »die Spaltöffnungen sind von keinen besonderen Nebenzellen begleitet« und auch ich konnte keine anatomisch ausgebildeten Nebenzellen auffinden, aber da auch Kindermann in vielen Fällen fand, daß die Nebenzellen in ihrer Resistenz mit den Schließzellen übereinstimmen, so könnte man hier an Nebenzellen denken, die sich zwar nicht gestaltlich, wohl aber chemisch als Nebenzellen zu erkennen geben. Eine andere Erklärung jedoch könnte sich auf die bereits zitierten Versuche Hertel's gründen. Dieser Forscher beobachtete, daß die hemmende Wirkung der Strahlen von 280 μ Wellenlänge auf die Protoplasmaströmung bei *Elodea canadensis* sehr beeinträchtigt wurde durch gleichzeitige Beleuchtung mit gewöhnlichem weißen Lichte. Er erklärte diese Erscheinung mit der Annahme (wofür auch einige seiner Beobachtungen sehr sprechen), daß die schädigende Wirkung auf einem Sauerstoffentzug des Protoplasmas beruhe. Da nun das gewöhnliche Licht eine kräftige Assimilation, also Sauerstoffabscheidung bewirkt, wird der Schädigung

¹ Zitiert nach Molisch; s. d.

² Unters. über das Erfrieren der Pflanzen, p. 30, Jena (1897).

³ Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CXI (1902).

entgegengewirkt. Bedenkt man nun, daß die Quecksilberdampflampe noch viele sichtbare Strahlen aussendet und das Blatt also auch assimilieren wird, so werden infolgedessen die den Spaltöffnungen naheliegenden Zellen relativ sauerstoffreicher, d. h. im Sinne der Hertel'schen Hypothese resistenter werden.

Versuche darüber, innerhalb welcher Zeit schon eine Schädigung erfolgt.

Es wurde zunächst, nachdem die Lampe konstant brannte, auf eine Distanz von 40 cm vom Quarzrohre die Lichtintensität nach der Wiesner'schen¹ Methode in Bunsen-Roscoe'schen Einheiten auf 0.082 bestimmt und dann zwei größere Aucubablätter mit der Unterseite nach dem Lichte aufgestellt. Nach 10, 20, 30, 40, 50 Minuten, 1, 1 $\frac{1}{4}$, 1 $\frac{1}{2}$, 1 $\frac{3}{4}$, 2 und 2 $\frac{1}{2}$ Stunden wurde jedesmal ein Streifen der Blätter mit schwarzem Papier verdeckt. Die Expositionszeiten der respektiven Zonen sind also durch die oben erwähnten Zeiten gegeben.

Nach Beendigung des Versuches war von einer Schädigung gar nichts zu sehen. Den nächsten Tag aber war schon eine geringe Schwärzung bei der Zone von 1 $\frac{3}{4}$ Stunden zu bemerken und noch deutlicher bei den länger exponierten Teilen. Nach drei Tagen hatte die Schwärzung sehr zugenommen und alle Zonen, die 40 Minuten oder länger exponiert waren, waren geschädigt, allerdings zeigte die Zone von 40 Minuten nur ganz vereinzelt geschädigte Zellen. Auch später behielten die kürzer beleuchteten Zonen ihre frische grüne Farbe.

Es war nicht ohne Interesse, zu wissen, welchem Teile des ultravioletten Spektrums diese vernichtende Wirkung zukommt. In Zusammenhang mit den bereits bekannten Untersuchungen war es wahrscheinlich, daß hier der ganz kurzwellige Teil der eigentlich wirksame Faktor sei, eine Ansicht, die auch durch die folgenden Versuche gestützt wird. Die Versuche von Schanz und Stockhausen² zeigten, daß eine 2 mm dicke Glasplatte nur die Strahlen von 300 $\mu\mu$ und kürzerer Wellenlänge absorbiert. Die längerwelligen werden vom Glase

¹ Vergl. z. B. Zeitschr. f. Elektrochemie, XIV, 502 (1908).

² L. c.

in sehr beträchtlichem Maße durchgelassen. Ich bediente mich nun eines Deckgläschens von etwa 0.15 mm Dicke und da bekanntlich die Absorption mit der Potenz der Dicke zunimmt, konnte ich gewiß sein, daß bei dieser geringen Dicke die Strahlen von $300\text{ }\mu\mu$ und höher nur einer sehr geringen Absorption unterliegen; auch entnahm ich weiter den Versuchen Köhler's,¹ daß ein Deckgläschen die Strahlen von $280\text{ }\mu\mu$ fast vollkommen absorbiert.

Das Resultat war sehr befriedigend: ein Deckgläschen, das auf ein *Aucuba*-Blatt angeklebt wurde (nur an einer Ecke mit ein wenig Leim befestigt), schützte auch bei einer Expositionszeit von 20 Stunden vollständig; immer bekam man ein Blatt mit brauner Epidermis mit einem dem Deckglasumriß entsprechenden grünen Fleck. Ich glaube, mit diesem Versuche bewiesen zu haben, daß ultraviolette Strahlen jedenfalls von $300\text{ }\mu\mu$ und größerer Wellenlänge keine schädigende Wirkung ausüben und kann diese Tatsache auf alle von mir untersuchten Fälle ausdehnen. Da das an ultravioletten Strahlen so reiche Sonnenspektrum sich nur über diese Wellenlängen ausdehnt, ist eine Schädigung durch die ultravioletten Strahlen der direkten Sonnendestralung ausgeschlossen.

Echeveria sp.

Eine junge, etwa 8 cm hohe *Echeveria*-Pflanze wurde mit der Rosette gegen die Lampe auf eine Distanz von 40 cm in horizontaler Lage während 6 Stunden beleuchtet. Die Intensität wurde auf $0.091\text{ B. R. Einheiten}$ bestimmt. Den nächsten Tag wurden die Blätter untersucht. Die älteren Blätter, die jetzt eine schwach braune Farbe angenommen hatten, zeigten das normale Aussehen, nur war die Epidermis kollabiert und, wie aus den Flächenschnitten hervorging, der Inhalt der Epidermiszellen auch braun gefärbt.

Die jungen Blätter in der Nähe der Knospe zeigten nichts Ungewöhnliches, wahrscheinlich weil das Licht nur schief auf sie fiel.

Nach zwei Wochen waren fast alle älteren Blätter (also die, deren Oberfläche bei der Bestrahlung senkrecht zu den einfallenden Strahlen gestellt war) abgefallen, ein Beweis, wie verhängnisvoll das Absterben der Oberhaut zumal bei einer für gewöhnlich so schwach transpirierenden Pflanze wird. Die Pflanze

¹ L. c.

wuchs übrigens vorzüglich weiter und war sonst durchaus nicht von der Kontrollpflanze zu unterscheiden.

Ein zweiter Versuch hatte einen ganz ähnlichen Verlauf.

Sempervivum sp.

Unter ähnlichen Bedingungen wie bei *Echeveria* wurde eine *Sempervivum*-Pflanze 5 Stunden lang bestrahlt und 36 Stunden nach der Bestrahlung untersucht: Die Epidermis hatte wieder eine dunklere Farbe angenommen, einzelne Stellen hatten einen mehr gelben, andere einen mehr braunen Inhalt.

Diese Beobachtungen gelten auch wieder nur für die senkrecht (oder nahezu senkrecht) zu den einfallenden Strahlen gestellten Blätter. Nach 3 Tagen sah man auf den Blättern dunkle Punkte hervortreten, die von den unter der Oberhaut liegenden abgestorbenen Gerbstoffidioblasten herrührten. Dies darf aber nicht einer spezifischen Wirkung der Bestrahlung zugeschrieben werden, denn sie kann durch andere Todesursachen, z. B. durch Ammoniakdampf ebenfalls hervorgerufen werden.

Verhalten des Anthokyans im ultravioletten Lichte.

Die anthokyanhaltigen Zellen der Epidermis an der Blattspitze zeigten nach der Tötung im Vergleich mit den anderen Zellen einen meist etwas dunkleren Inhalt und unterm Mikroskop oft blauschwarze Körnchen.

Dies regte mich an, das Verhalten anderer anthokyanhaltiger Zellen genauer zu verfolgen und zu untersuchen, ob das Licht eine direkte Zersetzung des Anthokyans hervorruft oder ob vielmehr ein eventuelles Verschwinden des Anthokyans als eine sekundäre Wirkung infolge der Abtötung des Protoplasmas und der hiermit zusammenhängenden Desorganisation aufzufassen sei.

Zunächst wurde die Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf eine Anthokyanlösung studiert. An erster Stelle wurde eine aus den Blüten von *Viola tricolor* dargestellte violettblaue Anthokyanlösung benützt. Die Lösung wurde in zwei Teile geteilt: der eine blieb intakt, dem anderen wurde soviel Oxalsäure zugefügt, als eben für eine deutliche Rotfärbung notwendig war. Von diesen beiden Lösungen (also der schwach sauren und der neutralen) wurden je drei Proben genommen: eine wurde in einer offenen Petrischale unter das Leuchtrohr der Lampe gestellt, die zweite ebenso in einer geschlossenen Petrischale, während die dritte im Finstern aufgehoben wurde.

Nachdem in den drei aufeinanderfolgenden Tagen je 8 Stunden beleuchtet worden war, konnte in keinem Falle eine Abnahme der Intensität konstatiert werden. Auch ein mit der Anthokyanlösung gesättigter Streifen Filtrierpapier, der mit dem unteren Ende in die Lösung tauchte, wo also das Anthokyan in sehr dünner Schicht vorhanden war, zeigte kein Ausbleichen der Farbe nach der Bestrahlung. Eine aus den Blüten von *Pelargonium zonale* dargestellte Anthokyanlösung verhielt sich ebenso.

Begonia discolor.

Um so mehr aber wunderte es mich, bei der Bestrahlung der deutlich rot gefärbten Unterseite der Blätter von *Begonia discolor* feststellen zu können, daß hier die rote Farbe zweifellos verschwindet. Verdunkelt man bei der Beleuchtung die eine Hälfte der Blätter, so ist nach der Bestrahlung die eine geschützte Hälfte natürlich noch schön rot, während die bestrahlte die grüne Farbe des darunterliegenden Parenchyms durchblicken läßt. Die Epidermis selbst ist farblos geworden. Eine Ausnahme allerdings bilden die Blattnerven, die ihre rote Farbe ungeändert behalten. Der Grund für dieses abweichende Verhalten ist der, daß das Anthokyan in den Nerven in den tieferliegenden Schichten vorkommt und überdies noch von einer Kollenchymschicht umgeben ist. Die Untersuchung des Blattquerschnittes zeigte, daß die anthokyanführende Epidermis abgestorben und daß das Anthokyan als solches verschwunden war.

Molisch¹ hat in einer Abhandlung »Über den Farbenwechsel anthokyanhaltiger Blätter bei rasch eintretendem Tode« eine Reihe von Fällen angeführt, wo rotgefärbte Blätter bei raschem Eintauchen in siedendes Wasser ihre rote Farbe verlieren, ohne daß sich das Wasser dabei rot färbt. Werden aber Blatt und Wasser mit einer Spur irgendeiner verdünnten Säure behandelt, dann werden beide intensiv rot gefärbt, ein Beweis dafür, daß das Anthokyan teilweise im Blatte, teilweise im Wasser in einer geänderten Form vorhanden ist. Dieselbe Erscheinung tritt ein, wenn man das Blatt in einem Luftbade auf 70° erwärmt, wahrscheinlich weil der Zellsaft nach der Tötung mit dem alkalischen Protoplasma in Berührung kommt, wodurch das Anthokyan grün bis gelb, ja sogar nahezu farblos wird. Eine Stütze für diese Auffassung findet Molisch darin, daß bei Pflanzen mit stark sauer reagierendem Zellsafte die Erscheinung niemals beobachtet werden konnte; hierbei erwähnt er ausdrücklich *Begonia*.

¹ Bot. Zeitung. 47, 17 (1889).

Auch ich konnte konstatieren, daß ein *Begonia*-Blatt, auf 70° erhitzt, noch zweifellos rotgefärbtes Anthokyan enthält. Wenn daher bei der Bestrahlung das Anthokyan verschwindet, muß dasselbe hierbei einer Änderung unterliegen.

Ich wiederholte diese Versuche mehrmals, immer mit dem gleichen Resultat. So fand ich, daß eine Bestrahlungsdauer von 2 1/2 Stunden genügte, um die Epidermis vollständig zu entfärben. Legte man die Schnitte in verdünnte Salzsäure, dann konnte man nicht die geringste Rotfärbung beobachten, daher konnte hier das Verschwinden des Anthokyans nicht durch eine von vornherein schon unwahrscheinliche alkalische Reaktion erklärt werden. Auch mit einer verdünnten Ferrichloridlösung konnte weder Anthokyan noch irgendeines seiner Zersetzungsprodukte nachgewiesen werden.

Dieser Fall der wahrscheinlich indirekten¹ Zersetzung des Anthokyans ist jedoch ganz alleinstehend. Ich bestrahlte mehrere anthokyanhaltige Blüten, z. B. eine Rose, *Centaurea Cyanus*, ohne jedoch ein Verschwinden des Anthokyans feststellen zu können. Dagegen läßt sich das Absterben der Zellen und eine Änderung der Farbe beobachten. So zeigten die Zellen einer intensiv roten Rose nach achtstündiger Beleuchtung eine deutlich schmutzigblaue Farbe und eine teilweise Speicherung des Farbstoffes im Protoplasma und Kern.

Saxifraga sarmentosa.

Endlich wurde während 4 Stunden auf eine Distanz von 40 cm die schön rote Unterseite eines Blattes von *Saxifraga sarmentosa* bestrahlt, weil dies eine der Pflanzen war, bei der Molisch beim Absterben ein Farblos- und nach Ansäuern wieder Rotwerden beobachtet hatte. In ultraviolettem Lichte konnte ganz dasselbe konstatiert werden.

Das Chlorophyll im ultravioletten Lichte.

Nachdem also im allgemeinen die Beständigkeit des Anthokyans den ultravioletten Strahlen gegenüber festgestellt war, wurde das Verhalten einer Chlorophylllösung geprüft. Dieselbe

¹ Man kann sich diese Zersetzung z. B. so denken: Durch die Bestrahlung wird irgendeiner der Zellbestandteile chemisch geändert, wobei Stoffe entstehen, die zersetzend auf das Anthokyan einwirken. Die vorhergehenden Versuche mit der Anthokyanlösung machen eine direkte Zersetzung sehr unwahrscheinlich.

wurde bereitet, indem Gras mit siedendem Wasser getötet und dann mit 80prozentigem Alkohol extrahiert wurde.

Die Lösung wurde, wie für die Anthokyanlösung angegeben ist, unter beständigem Ersatz des verdunstenden Alkohols bestrahlt. Als ich dann die Lösung eintrocknen ließ, das Chlorophyll wieder mit 80prozentigem Alkohol aufnahm, war, gleiches Volum vorausgesetzt, keine Änderung zu beobachten, weder in der Intensität der Farbe noch in dem Absorptionsspektrum dieser Rohchlorophylllösung.

Es ist dies eine Tatsache von großer Wichtigkeit, die mit meinen übrigen Versuchen in vollem Einklang steht, denn ich konnte nirgends bei grünen Blättern eine Abnahme der Intensität der grünen Farbe beobachten. Die oft postmortal auftretende Färbung der Epidermis machte die Beurteilung nicht immer leicht, aber in den meisten Fällen war unmittelbar nach der Bestrahlung die Epidermis noch farblos und dann zeigten bestrahlte und unbestrahlte Teile niemals einen Unterschied. Wir haben schon gesehen, daß die ganz kurzwelligen Strahlen nicht bis ins Blattgrünparenchym dringen; die übrigen ultravioletten Strahlen könnten dies jedoch wohl tun, aber auch, wenn dies so wäre, muß eine Zersetzung des Chlorophylls bestimmt verneint werden.

Von größerer Bedeutung für unsere Frage sind die Versuche von Schulze,¹ der bei längerer Bestrahlung mit Strahlen von 280 $\mu\mu$ keine Entfärbung verschiedener Algen konstatierte, weil bei diesen Versuchen die Gewißheit existiert, daß die Strahlen das Chlorophyll auch tatsächlich erreichen.

Ich möchte in diesem Zusammenhang auf E. Stahl's² Angaben hinweisen.

Im Abschnitte «Wechselnder Chlorophyllgehalt der Assimilationsorgane» vertritt Stahl die Anschauung, daß unter gewöhnlichen Verhältnissen das Licht, entgegen der sehr verbreiteten Annahme, keine Zerstörung des Chlorophylls in den Chromatophoren hervorruft und daß in den Fällen, wo durch konzentriertes Sonnenlicht eine nachweisbare Zerstörung eintritt,³ es richtiger sei, statt von Zerstörung des Chlorophylls vielmehr von Regulierung seines Gehaltes im Dienste der Regulierung der Strahlenabsorption zu sprechen.⁴

¹ L. c.

² Zur Biologie des Chlorophylls. Jena (1909), p. 79 f.

³ Pringsheim, Jahrb. f. wissensch. Botanik, XII, 288.

⁴ Zitiert nach Stahl, l. c., p. 95. Vgl. die ausführlichen Auseinandersetzungen Stahl's auch in den vorhergehenden Abschnitten.

Schulze's und auch meine Versuche, denen zufolge die sonst chemisch wirksameren Strahlen auch bei stärkerer Intensität keine Herabsetzung des Chlorophyllgehaltes zur Folge haben, scheinen diese Auffassung zu bestätigen.

Man soll jedoch bedenken, daß das Sonnenlicht auch neben dem violetten Teil des Spektrums rote Strahlen enthält. Nun hat schon Cossa¹ gezeigt, daß eben diese Strahlen eine alkoholische Chlorophylllösung im Gegensatz zu den violetten rasch entfärben und das ist auch beim Chlorophyll in den Chromatophoren nicht ausgeschlossen. Außerdem geben in neuester Zeit Bierry und Languier de Bancels² an, bei fortgesetzter Bestrahlung mit zwei Quarzlampen eine Entfärbung der alkoholischen Chlorophylllösung beobachtet zu haben.³

Ich möchte auch noch einmal ausdrücklich betonen, daß die Ergebnisse physiologischer Versuche mit Strahlen von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge niemals auf die Verhältnisse in der Natur übertragen werden dürfen, weil diese Strahlen im gewöhnlichen Sonnenlicht überhaupt nicht vorkommen. Ich wiederhole dies noch einmal, weil diese Tatsache oft vernachlässigt wird. Stahl verweist z. B. auf die Resultate von Hertel,⁴ der gefunden hat, daß chlorophyllführende Organismen oder mit solchen in Symbiose lebende Organismen den Strahlen von 280 $\mu\mu$ gegenüber viel resistenter seien als farblose, allerdings wenn gleichzeitig auch sichtbares Licht einfällt. Wenn auch diese Tatsache speziell zur Erklärung für die vernichtende Wirkung der ultravioletten Strahlen von Bedeutung ist, eine biologische Bedeutung würde diesen Versuchen erst zukommen, wenn nachgewiesen würde, daß auch das Sonnenlicht eine derartige nachteilige Wirkung entfalten könnte. Es will mir dann auch scheinen, daß, wenn Stahl schreibt (p. 94): »Der Umstand, daß grüne Paramäcien, bei vorherigem Aufenthalt im Dunkeln, ebenso schnell wie farblose getötet werden, ist in biologischer

¹ Ber. Deutsch. Chem. Ges. 7 (1874).

² Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 153, 124 (1911).

³ Dagegen hat auch Stoklasa, in seiner am Schlusse kurz erwähnten Arbeit, keine Änderung einer Rohchlorophylllösung im ultravioletten Lichte beobachten können.

⁴ L. c.

Beziehung ohne Bedeutung, da dieser Fall in der Natur kaum eintreten dürfte, da der Einwirkung des ungeschwächten, gefährlichen Sonnenlichtes stets mehr oder weniger lange diffuse Beleuchtung vorangeht«, er vergißt, daß das, was Hertel für Strahlen von $280\ \mu\mu$ nachwies, nicht ohne weiteres auf das Sonnenlicht übertragen werden darf.

Wenn Stahl¹ übrigens die Wahrscheinlichkeit hervorhebt, daß viele Pflanzen in der Cuticula einen Schirm besitzen, der die ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes stark abschwächt, dann wird man ihm gern beistimmen, obschon sein Hinweis auf die Publikation von Köhler, die nur Absorptionsangaben für Strahlen von $275\ \mu\mu$ enthält, nicht berechtigt ist. (Man bedenke nur wieder, daß in diesem Lichte ein gewöhnliches Deckgläschen undurchlässig erscheint, während Strahlen von 300 bis $400\ \mu\mu$ Wellenlänge fast vollkommen durchgelassen werden.)

Es schien mir von Interesse, zu untersuchen, wie weit diese von Stahl betonte absorbierende Wirkung der Cuticula geht und ob sie vielleicht so vollständig ist, daß auch die schädlichen kurzwelligen Strahlen sogar nicht einmal auf die Epidermiszellen ihre vernichtende Wirkung ausüben können; obschon — es sei noch einmal hervorgehoben — auch diesen Versuchen keinerlei biologische Bedeutung zukommt.

Die Bedeutung der Cuticula.

Ficus elastica.

Als erstes Versuchsobjekt diente ein Blatt von *Ficus elastica*, das auf 35 cm 8 Stunden beleuchtet wurde, während ein Teil des Blattes von einem Deckgläschen geschützt war. Nach Beendigung des Versuches war noch nichts Auffallendes zu bemerken, den nächsten Tag sah man jedoch die geschützte Stelle sich durch eine etwas reinere grüne Farbe deutlich von dem übrigen abheben. Ein Flächenschnitt der Epidermis eben auf der Grenze der beiden Gebiete zeigte in 10prozentiger KNO_3 -Lösung einen deutlichen Unterschied: an den bestrahlten Stellen hatten die Zellen einen hellbraunen Inhalt und waren offenbar tot; an den geschützten Stellen waren die Zellen ganz normal und zeigten deutliche Plasmolyse. In diesem Falle bietet also die Cuticula keinen ausreichenden Schutz; dagegen die ganze Epidermis wohl, wie schon aus den Intaktsein des Parenchyms hervorging. Ich demonstrierte dies aber noch

¹ L. c., p. 90.

deutlicher, indem ich das empfindliche *Aucuba*-Blatt mit einem Stückchen *Ficus*-Epidermis bedeckte und bestrahlte. Die bedeckte Stelle blieb immer grün.

Homogyne discolor.

Als weiteres Versuchsobjekt dienten die lederartigen Blätter von *Homogyne discolor*, die, als Alpenpflanze in 2000 *m* Höhe wachsend, ein intensives, an ultravioletten Strahlen verhältnismäßig reiches Licht gewöhnt ist und für die die Möglichkeit vorlag, daß ihre Cuticula eine mit Rücksicht auf die Transpiration wichtige selektive Lichtabsorption bewirkte.

Doch auch hier waren die Epidermiszellen nach fünfstündiger Bestrahlung mit einer intensiv braunen Masse ausgefüllt und abgestorben. Wenn daher Schroeter in seinem Buche »Das Pflanzenleben der Alpen«¹ »die Verstärkung der Cuticula« als ein allgemeines Charakteristikum der Alpenpflanzen angibt² und deren Bedeutung in einer Schutzeinrichtung gegen eine schädliche Lichtwirkung sucht, dann muß betont werden, daß dieser Schutz sich nur auf das Sonnenlicht beschränkt und kein absoluter ist.

Hedera helix.

Als dritte Art von Blättern mit starker Cuticula wurden diejenigen von *Hedera helix* und speziell die älteren dunkelgrünen genommen. Während die jungen Blätter bald anfangen zu welken, schließlich aber auch eine Bräunung aufweisen, ist dies bei den älteren Blättern nicht so deutlich und es zeigt erst die mikroskopische Untersuchung den eingetretenen Tod der Epidermis an. Auch hier wurde wieder die schützende Wirkung eines Deckgläschens festgestellt.

Ferner wurden Fälle untersucht, wo die gelbe Farbe der Cuticula schon eine stärkere Absorption der violetten Seite des Spektrums vermuten läßt und hierbei wurden mit Rücksicht auf die Angaben von Stahl³ die Nadeln von *Taxus baccata* und die Blätter von *Nerium Oleander* gewählt.

Taxus baccata.

Zuerst wurden die dunklen, über ein Jahr alten Nadeln während 8 Stunden auf 30 *cm* Entfernung bestrahlt. Nach Beendigung der Bestrahlung und auch den nächsten Tag war keine Schädigung aufzufinden, die Nadeln verhielten sich auch später geradeso wie unbestrahlte. Dasselbe fand ich dann für die lichtgrünen einjährigen Nadeln; wurden dagegen die Unterseiten dieser Nadeln

¹ Zürich (1908), p. 670.

² Diese Tatsache wird jedoch bestritten von Wagner, diese Sitzungsberichte, Bd. CI (1892).

³ L. c., p. 90.

der Bestrahlung ausgesetzt, dann trat nach längerer Zeit eine Bräunung auf. Nur die Blattränder, an denen die Epidermiszellen bekanntlich dickwandiger sind, waren unverletzt. (Vgl. Fig. 3.)

Nerium Oleander.

Bei *Nerium Oleander* konnte ich weder bei den älteren noch bei den jüngeren Blättern bei Beleuchtung der Oberseite eine Schädigung bemerken; die Bestrahlung der Unterseite bei jüngeren Blättern hatte eine Schädigung der Epidermiszellen zur Folge; eine Ausnahme bildeten meist nur die tief gestellten Spaltöffnungsapparate, die ja auch noch von den Haaren geschützt sind. Die Haare selber aber waren meist geschrumpft.

Zusammenfassend kann man also sagen: daß in einigen Fällen die gelb gefärbte Cuticula in der Tat eine Schutzeinrichtung gegen die ganz kurzwelligen Strahlen darstellt.

Außerdem wurden noch die Blätter der folgenden Pflanzen einer Untersuchung unterzogen:

Phaseolus multiflorus.

Blätter einer jungen Keimpflanze wurden auf 35 cm Entfernung während 2 Stunden bestrahlt. Der Blattquerschnitt zeigte wieder, daß die Epidermis kollabiert, das Parenchym jedoch intakt war; das Blatt wies einen eigentümlichen Glanz auf. Ein solches Blatt blieb oft noch eine Woche lang turgeszent; länger bestrahlte vertrockneten rascher.

Coryllus Avellana.

Die Blätter hatten den nächsten Tag eine deutlich gebräunte Epidermis, blieben aber lange Zeit noch frisch.

Ficus carica.

Die Blätter zeigten bald eine geringe Schwärzung und vertrockneten rasch. Auch in den letzten drei Fällen wurde nochmals die schützende Wirkung des Deckgläschens konstatiert.

Schließlich wiederholte ich die Versuche von Pougnet¹ über das Auftreten des Cumaringeruches bei der Bestrahlung

¹ L. c.

von *Asperula odorata*. Ganz dasselbe Resultat erhielt ich nach Einwirkung von ultraviolettem Licht auf *Ageratum Mexicanum*.¹

Mimosa pudica.

Zum Schlusse seien noch einige Beobachtungen über das Verhalten von *Mimosa pudica* den ultravioletten Strahlen gegenüber mitgeteilt.

Ein noch junges, kräftiges, etwa 25 cm hohes Exemplar von *Mimosa pudica* wurde im Juli zuerst einige Tage zur Abhärtung im kalten Glashaus aufgestellt.

Dann wurde es in die Dunkelkammer übertragen, in horizontaler Lage durch eine Glasplatte geschützt, vor der Lampe aufgestellt und gewartet, bis die Blätter sich völlig entfaltet hatten. Hierauf wurde die Glasplatte entfernt. Dies hatte zur Folge, daß innerhalb einer halben Stunde sämtliche beleuchteten Blätter in die Reizstellung übergegangen waren. Dann wurde der Versuch beendet und die Pflanze wieder in das Glashaus zurückgestellt.

Den nächsten Tag hatten die Blätter sich wieder entfaltet, waren aber viel weniger empfindlich. Die Pflanze wurde jetzt wieder ungeschützt der Lampe ausgesetzt; die jüngsten Blätter kamen wieder in die Reizstellung, die älteren aber zeigten bald eine vollständige Starre, eine große Unempfindlichkeit insbesondere für mechanische Reize. Nach 3 Viertelstunden dauernder Bestrahlung begannen mehrere Fiederblättchen abzufallen.

Der Versuch wurde eingestellt, den nächsten Tag waren alle Blättchen im Gewächshause nebst den primären Blattstielen abgefallen, nur die ganz jungen Blätter blieben gesund und entwickelten sich auch später weiter.

B. Versuche mit Stengeln.

Phaseolus multiflorus.

Von einer jungen Keimpflanze wurde der Stengel bis auf eine Höhe von 12 cm, in einer Entfernung von 30 cm von der Lampe, während 6 Stunden bestrahlt. Auch hier trat die schädliche Wirkung deutlich hervor, erstens bekam die bestrahlte Seite des Stengels eine braune Farbe und zweitens traten oft an dieser Seite schwach sauer reagierende Tröpfchen auf, die wohl als eine Infiltration des Zellsaftes durch das tote Gewebe aufzufassen sind. Ein Querschnitt zeigte, daß hier schon vier Zellschichten abgetötet waren. Die Zellen waren ganz kollabiert im Gegensatz zur normalen Schattenseite. Jetzt wurde versucht, ob eine längere Bestrahlung noch tiefer eindringende Schädigungen

¹ Vgl. H. Molisch und S. Zeisel, l. c.

hervorruft. Dies war wirklich der Fall: Der Stengel einer Keimpflanze wurde in einer Höhe, wo das primäre Holz bereits gut ausgebildet war, durch 3 Tage im ganzen durch etwa 30 Stunden beleuchtet. Die Pflanze zeigte eine tiefbraune Farbe an der bestrahlten Seite, wuchs aber ungestört weiter.

Im Querschnitt einer anderen, auf gleiche Weise behandelten Pflanze zeigte sich aber, daß die ganze Rinde bis auf die Holzgefäße an der bestrahlten Seite kollabiert war (vgl. Fig. 4). Nun wurde geprüft, inwieweit die Strahlen auch noch die Holzgefäße beeinflußt hatten und es war sehr bemerkenswert, daß die Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure an der unbeleuchteten Seite intensiver war als an der anderen.

Dieser Unterschied war besonders ausgeprägt bei den Bastgruppen: Die an der intakten Seite gaben eine deutliche, die im abgetöteten Gewebe liegenden keine Reaktion. Ich komme p. 1162 auf diese Erscheinung zurück.

Zea Mais.

Von einer jungen Keimpflanze wurde der Stengel, 40 cm von der Lampe entfernt, 5 Stunden beleuchtet. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß die Epidermis und die drei bis fünf unmittelbar darunterliegenden Schichten des Rindenparenchyms kollabiert und getötet waren. Die Schattenseite war ganz frisch.

Hedera helix.

Weiter wurde noch untersucht der Stengel von *Hedera helix*, der von einer stark entwickelten Cuticula umgeben ist. Von vornherein sollte man erwarten, daß hier keine Schädigung eintreten würde; doch hat das Experiment dies nicht bestätigt. Schon makroskopisch zeigte der Stengel eine deutliche Bräunung an der beleuchteten Seite und mikroskopisch war zu konstatieren, daß die Epidermiszellen abgestorben waren und einen braunen Inhalt gebildet hatten.

C. Versuche mit Wurzeln.

Außerdem wurde die Einwirkung der ultravioletten Strahlen auf einige Wurzeln studiert, doch lieferten diese Versuche wenig Auffallendes. Um einer Schädigung durch erhöhte Transpiration und Mangel an Feuchtigkeit gänzlich vorzubeugen, wurde die Bestrahlung unter Wasser vorgenommen.

Die Versuche von Courmont und Nogier demonstrieren sehr deutlich die gute Durchlässigkeit des Wassers auch für die äußersten ultravioletten Strahlen; überdies machte ich noch den Versuch, ein *Aucuba*-Blatt unter Wasser zu beleuchten und konstatierte auch jetzt wieder eine Schwärzung,

die durch bloßes Auflegen eines Deckgläschens verhindert wurde.

Zwar ist, wie auch aus den neueren Versuchen von Tian¹ hervorgeht, eine geringe Bildung von Wasserstoffsuperoxyd zu beobachten, aber die gebildete Quantität ist so gering, daß sie nach mehrfachen Untersuchungen auch für die bakterizide Wirkung ganz außer Betracht bleibt.²

Da übrigens die Schädigungen nur auf der dem Lichte zugewandten Seite auftreten, kann dieser Faktor ganz vernachlässigt werden.

Die Versuchsanordnung war wie folgt: Die zwischen feuchtem Papier zur Keimung gebrachten Samen wurden, nachdem deren Wurzeln eine Länge von etwa 4 bis 6 cm erreicht hatten, mit den Kotyledonen auf einem Objektträger befestigt; über einen Teil der Wurzel kam ein von vier Paraffinsäulchen gestütztes Deckgläschen, welches die Wurzel nirgends berührte. Bei einigen Objekten wurde die Wurzelspitze, bei anderen ein mittlerer Teil bedeckt. Die Bestrahlung dauerte meist 7 bis 9 Stunden; die Wurzeln wurden entweder sofort oder den nächsten Tag untersucht, nachdem sie zwischen feuchtem Filterpapier ins Dunkle gestellt worden waren.

Im allgemeinen konnte festgestellt werden, daß die Schädigungen an solchen ziemlich transparenten Geweben meist unerwartet gering waren. Daß die schädlichen Strahlen beträchtlich absorbiert werden, davon überzeugte ich mich, indem ich die Keimlinge auf ein *Aucuba*-Blatt legte und unter Wasser bestrahlte; ich bekam dann scharfe Schattenbilder der Keimlinge auf dem sonst geschwärzten Blatte.

Zea Mais.

Bei *Zea* beobachtete ich, daß die Haare und meistens auch die äußerste Schicht abgestorben war; eine tiefergehende Schädigung beobachtete ich niemals.

Die Würzelchen wuchsen vorzüglich weiter.

Oft bemerkte ich, daß einen Tag nach der Bestrahlung sich auf der beleuchteten Seite Anthokyan gebildet hatte, und zwar vorwiegend auf den geschützten Stellen. Das Anthokyan befand sich in tieferliegenden Schichten.

¹ Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 152, 1012 (1911).

² Man vergleiche z. B. Jesionek, l. c., p. 63.

Phaseolus multiflorus.

Bei *Phaseolus multiflorus* war die einzige auffallende Erscheinung eine Bräunung der Wurzeln an der beleuchteten Seite, die wahrscheinlich auf dem Absterben der äußersten Schichten beruhte. Das Resultat war hier aber, obwohl mehrere Versuche angestellt wurden, nicht ganz eindeutig.

Cucurbita Pepo.

Hier dagegen war das Absterben der äußersten Zellschicht sehr prägnant.

Verhalten verschiedener organischer Substanzen.

Wie die oben geschilderten Versuche mit Stengeln von *Phaseolus multiflorus* ergaben, waren Andeutungen für eine Zersetzung der Holzsubstanz unter dem Einflusse der ultravioletten Strahlen vorhanden. Um die Sache genauer zu verfolgen, mußte ein Objekt gewählt werden, wobei die verholzten Zellwände unmittelbar den Strahlen ausgesetzt waren. Als solches wurde in erster Linie Holzstoffpapier, und zwar gewöhnliches Zeitungspapier verwendet, es wurde auf eine Distanz von 20 cm bestrahlt und immer so, daß die eine Hälfte verdunkelt war. Nach 7 Stunden war mit der Phloroglucin-Salzsäurereaktion ein sehr beträchtlicher Unterschied in der Rotfärbung der beiden Hälften des Papiers zu bemerken. Das bestrahlte Papier hatte eine gelbe Farbe angenommen.

Nun hat Wiesner in zwei Abhandlungen »Über das rasche Vergilben des Papiers«¹ (im Gegensatz zu einer Vergilbung nach längerer Dauer = Humifikation) schon konstatiert, daß dieses rasche Vergilben durch die Einwirkung des Lichtes bedingt ist. Mit Hilfe der Senebier'schen Glocken konnte er schon feststellen, daß diese Wirkung speziell den stärker brechbaren Strahlen zukommt und daß infolgedessen die Wirkung des elektrischen Bogenlichtes die der Gasflamme sehr stark übertrifft.

Ein einfacher Versuch demonstriert aber, wie ich fand, daß eben auch den äußersten ultravioletten Strahlen diese Wirkung in hervorragendem Maße zukommt. Bestrahlt man

¹ Dingler's Polyt. Journal, 261, 386 (1886); 266, 181 (1887).

ein Stück Zeitungspapier, das teilweise von einer 2 mm dicken Glasplatte geschützt ist, dann ist nach 5 Stunden eine deutliche Abgrenzung sichtbar; der vom Glase geschützte Teil ist noch farblos, während der andere Teil schon stark vergilbt ist. In durch die Einwirkung der sichtbaren Strahlen stark vergilbtem Papier fand Wiesner, daß die Phloroglucin-Salzsäurereaktion stark zurückgegangen und die Koniferinreaktion (Blaufärbung mit Phenol, Kaliumchlorat und Salzsäure) sogar verschwunden war.

Indem ich Zeitungspapier auf beiden Seiten je 30 Stunden bestrahlte, bekam ich einen Grad der Vergilbung, wobei beide Reaktionen ganz versagten, während die bedeckt gebliebenen Kontrollhälften eine starke Reaktion gaben. Unter dem Mikroskop betrachtet, war der Unterschied sehr auffallend.

Daß in der Tat ein Verschwinden der die Holzstoffreaktion hervorruhenden Substanzen eingetreten war und die Reaktion nicht durch irgendeine neugebildete Substanz verhindert wurde, geht wohl hieraus hervor, daß das Papier, mit Chlorzinkjod behandelt, mikroskopisch deutlich violette Stellen aufwies, mithin die Zellwand an einzelnen Stellen von der inkrustierenden Substanz befreit war und die reine Zellulosereaktion gab.

Ähnliche Beobachtungen konnte ich bei längerer Bestrahlung (etwa 50 Stunden) eines Holzspanes (*Pinus sylvestris*) anstellen. Auch hier trat eine oberflächliche Vergilbung ein; machte man jetzt einen dünnen Schnitt von dieser Oberfläche, dann konnte man mit Phloroglucin und Salzsäure keine Rotfärbung mehr erzielen. An der Grenze einer vergilbten Stelle zeigte sich, daß die eine Hälfte einer Faser noch rot gefärbt wurde, während die andere Hälfte nicht mehr reagierte. Auch hier bekam man mit Chlorzinkjod an den ganz frei dem Lichte ausgesetzten Wänden eine deutliche violette Farbe.

Bei Hollundermark, das vorher eine deutliche Reaktion zeigte, genügte eine Bestrahlung von 24 Stunden, um die Holzstoffreaktion, allerdings auch nur an der Oberfläche, zu verhindern.

Nach den Untersuchungen von Wiesner, Singer und speziell auch nach den neueren Untersuchungen von Grafe¹ ist es äußerst wahrscheinlich, daß die Rotfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure auf das im Holze (nach Grafe) mit der Zellulose in ätherartiger Bindung stehende Vanillin, die Blaufärbung mit Phenol, Kaliumchlorat und Salzsäure auf Koniferin zurückzuführen ist. Wie aber auch Molisch² bei der Beschreibung seines neuen Koniferinreagenzes bemerkt, zeigen künstlich dargestellte »Koniferin- und Vanillinpapiere« die Reaktionen niemals so scharf wie gewöhnliches Holzstoffpapier.

Da aus dem Verhalten des Zeitungspapiers mit Wahrscheinlichkeit hervorgeht, daß das Vanillin von den ultravioletten Strahlen zersetzt wird, stellte ich mir ein künstliches Vanillinpapier durch Tränken reinen schwedischen Filtrierpapiers in einer alkoholischen Vanillinlösung dar. Dieses wurde nun mit der bereits auf p. 1145 erwähnten »Lichtschablone« bedeckt, dann bestrahlt und nach 30 Stunden zeigte sich das Wort Licht in tiefgelben Buchstaben auf dem weißen Papier. Zwar bekam man (wahrscheinlich durch das Auslösen des Vanillins aus tieferen Schichten) noch eine rote Farbe mit Phloroglucin-Salzsäure, aber die Vergilbung ist ohne weiteres ein Beweis dafür, daß das Vanillin jedenfalls teilweise irgendeine Umlagerung erfuhr. Daß hier die äußersten ultravioletten Strahlen wieder die bedeutendste Rolle spielen, wurde bewiesen durch die deutlich bemerkbare, allerdings nicht absolut schützende Wirkung eines gewöhnlichen Objektträgers. Selbstverständlich wurde noch festgestellt, daß das Filtrierpapier allein unter denselben Bedingungen keine Vergilbung zeigt. Doch konnte man hier bei genauerem Zusehen doch das Wort »Licht« und die Abgrenzung der Schablone erkennen. Ich überzeugte mich, daß die Zellulosereaktion mit ungeschwächter Intensität auftrat, daß aber die sehr schwache Stärkereaktion — die Papiere sind bekanntlich oft mit Stärke geleimt — verschwunden war. Ein Stück-

¹ Diese Sitzungsberichte, Bd. CXIII (1904).

² Ber. Deutsch. Bot. Ges., IV, 301 (1886).

chen, das teilweise bedeckt gewesen war, zeigte deutlich nach Behandlung mit Jodwasser eine farblose und eine blaue, scharf getrennte Hälfte. Diese Tatsache kam mir wichtig genug vor, um genauer verfolgt zu werden. Ich stellte mir darum ein stärkereicheres Papier dar, indem ich das Filtrierpapier mit einer Lösung von wasserlöslicher Stärke (Kahlbaum) tränkte. Nach längerer Bestrahlung (50 Stunden) war das Wort »Licht« wieder deutlich gelb hervorgetreten; die ganz weiße Stelle unter dem Objektträger demonstrierte deutlich die Wirkung der äußersten ultravioletten Strahlen. Ein Stückchen Papier, das teilweise bedeckt, teilweise bestrahlt war, zeigte einen erheblichen Unterschied bei der Reaktion mit Jodwasser, besonders beim Eintrocknen wurde dies sehr deutlich.

Ich glaube, aus diesen Versuchen schließen zu können, daß die Stärke bei der ultravioletten Bestrahlung zersetzt wird, und will nur noch erwähnen, daß auch Wiesner, wie ich später fand, beim Vergilben des Papiers eine Abnahme der Stärke feststellte.

Es schien mir wünschenswert, Stärkekörner der Bestrahlung auszusetzen und nachzusehen, ob auch hier Änderungen eintreten. Zu diesem Zwecke wurde Kartoffel-, respektive Maisstärke mit einem Pinsel in sehr dünner Schicht auf einigen Objektträgern ausgebreitet. Ein Teil wurde offen und ein Teil unter einem Deckgläschen unter der Lampe in einer Distanz von 15 *cm* aufgestellt und während 8 Stunden bestrahlt. Ein daselbst befindliches berußtes Thermometer zeigte am Ende des Versuches als höchste Temperatur 42° C.

Hierauf wurden die Körner mikroskopisch untersucht, ein großer Teil zeigte viele Risse und Spalten, die wahrscheinlich der Austrocknung zuzuschreiben waren. Diese Risse waren auch bei den Körnern unter dem Deckgläschen aufzufinden, allerdings in geringerem Maße. Die Reaktion mit Jodwasser rief noch eine deutliche Blaufärbung hervor, was bei der Empfindlichkeit dieser Reaktion kaum verwundern kann. Ich überzeugte mich aber, daß in allen Fällen, wo die Stärkekörner offen bestrahlt wurden, eine sehr merkbare Reduktion der Fehling'schen Lösung eintrat, während ich dies bei unbestrahlten Körnern niemals und bei den vom Deckglase geschützten nur spurenweise konstatieren konnte. Jetzt wurde noch untersucht, ob vielleicht die Temperatur-

erhöhung auf 40° C. hierfür verantwortlich gemacht werden könnte. Zu diesem Zwecke erhitzte ich die Kartoffel- und Maisstärke unter genau denselben Bedingungen in einem Trockenschranke während 8 Stunden auf 40 bis 50° C.; ich konnte aber weder eine erhebliche Spaltung der Körner noch eine Reduktion der Fehling'schen Lösung beobachten und glaube demnach, für das Auftreten der reduzierenden Substanzen bei der Bestrahlung der Stärke das Licht als einen maßgebenden Faktor betrachten zu müssen.

Wenn man die Fülle der von den ultravioletten Strahlen hervorgerufenen synthetischen sowohl als zersetzenden Reaktionen betrachtet, so braucht diese Tatsache nicht zu überraschen, denn sie ist nur ein neues Beispiel für die nach den Untersuchungen von Berthelot und Gaudechon so verbreitete Erscheinung der »Photolyse«.¹

Ich möchte zum Schlusse noch darauf hinweisen, daß es sehr wichtig wäre, sämtliche mitgeteilten Versuche in reinem ultravioletten Lichte oder, wie Bonnier und Mangin richtig sagen, »dans l'obscurité ultraviolette« zu wiederholen.

Besonders die erwähnten Versuche von Hertel, der beim Experimentieren im Lichte von 280 $\mu\mu$ Wellenlänge bei chlorophyllhaltigen Organismen eine deutliche Hemmung der Schädigung durch weißes Licht beobachtete, machen es wahrscheinlich, daß durch Ausschaltung der sichtbaren Strahlen aus dem Lichte der Quecksilberdampflampe und durch Unterdrückung der Assimilation die Resultate ausgesprochener sein werden.

Zu diesem Zwecke wird man sich der sogenannten »Ultraviolettfilter« bedienen müssen; mir sind aus der Literatur zwei solche bekannt: erstens das tief blauschwarz gefärbte Steinsalz, das Thiele und Wolf² bei ihren Versuchen benutzten, das aber sehr selten ist; und zweitens die 1903 von R. W. Wood³ empfohlene Dimethylnitrosoanilinlösung, die,

¹ Neulich fand ich, daß auch Massol bei der fortgesetzten Bestrahlung einer verdünnten wässrigen Stärkelösung ein Verschwinden der Stärkereaktion und das Auftreten reduzierender Substanzen konstatierte. Comptes rendus de l'Acad. des Sc. de Paris, 152, 902 (1911).

² L. c.

³ Phil. Mag. (6), 5, 257 (1903).

kombiniert mit einer ammoniakalen Kupfersulfatlösung (beide in Quarzgefäßen), sehr gute Dienste leisten soll.

Der Kürze der Zeit wegen konnte ich leider die Untersuchungen mit Ultraviolettfiltern nicht selbst durchführen, ich würde mich aber freuen, wenn diese Zeilen die Anregung zu einer solchen Arbeit geben würden oder wenn ich später Gelegenheit fände, sie selbst auszuführen.

Nach Beendigung dieser Arbeit erhielt ich eine neue Publikation von J. Stoklasa »Über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die Vegetation«.¹

Da sie schon nach Abschluß meines Manuskriptes in meine Hände gelangte, konnte ich sie nicht eingehend berücksichtigen. Ich möchte nur folgendes bemerken:

Bestätigen kann ich die Beobachtung, daß die äußersten (von einer 2 cm dicken Glasschicht absorbierten) ultravioletten Strahlen bei etiolierten Keimlingen von *Zea Mais* die Chlorophyllbildung nicht merkbar beeinflussen.

Auch in betreff der Beständigkeit einer Rohchlorophylllösung im Lichte der Quecksilberlampe stimmen unsere Beobachtungen überein.

Um aber einwandfreie Resultate über Chlorophyllbildung im ultravioletten Lichte zu erhalten, wird man wohl zu Versuchen mit den vorhin erwähnten Ultraviolettfiltern greifen müssen.

Was schließlich die Anschauungen des Verfassers über den Chemismus des Assimilationsprozesses betrifft, so kann ich meine seiner früheren Abhandlung p. 1142 entgegengebrachten Bedenken aufrecht erhalten.²

III. Zusammenfassung.

1. Das Licht einer Quecksilberdampfquarzlampe übt auf verschiedene höhere Pflanzen eine schädigende Wirkung aus.

¹ Diese Sitzungsberichte, Bd. CXX (1911).

² Nach Absendung dieses Manuskriptes erschien noch eine weitere Abhandlung Stoklasa's (Über den Einfluß der ultravioletten Strahlen auf die

2. Diese schädigende Wirkung ist auf die Anwesenheit von ultravioletten Strahlen mit einer Wellenlänge weniger als $300 \mu\mu$ zurückzuführen. Ein 0.2 mm dickes Glasplättchen, das diese Strahlen fast gänzlich absorbiert, genügt, um eine Schädigung zu verhüten.

3. Entgegen der Annahme Schulze's liegt kein Grund vor, bei den Pflanzen besondere Einrichtungen als Schutz gegen eine direkt schädliche Wirkung des ultravioletten Abschnittes des Sonnenlichtes anzunehmen, weil die Strahlen, die eine solche verursachen, in dem von der Atmosphäre durch Absorption modifizierten Sonnenlichte nicht vorkommen.

4. Die schädliche Wirkung der Strahlen mit einer Wellenlänge weniger als $300 \mu\mu$ beschränkt sich in allen untersuchten Fällen bei Blättern fast ausschließlich auf die Epidermis; bei den Stengeln und Wurzeln finden bisweilen tiefer gehende Schädigungen statt.

5. Die Wirkung ist jedenfalls in der ersten Zeit nach der Bestrahlung streng auf die bestrahlten Zellen lokalisiert.

6. Das Anthokyan zeigt sich im allgemeinen dem ultravioletten Lichte gegenüber unempfindlich; nur bei der Bestrahlung der Blattunterseite von *Begonia discolor* verschwindet gleichzeitig mit dem Absterben der Epidermiszellen das Anthokyan.

7. Die ultravioletten Strahlen üben keine oder eine jedenfalls nur geringe zerstörende Wirkung auf das Chlorophyll aus. Obgleich die Strahlen mit einer Wellenlänge $< 300 \mu\mu$ nicht bis ins Blattparenchym eindringen, ist dies für Strahlen mit größerer Wellenlänge nicht ausgeschlossen, doch konnte eine Zerstörung des Chlorophylls in den Chromatophoren niemals beobachtet werden.

8. In einzelnen Fällen, wo von Stahl schon die stark absorbierende Wirkung der Cuticula für den violetten Teil des Sonnenspektrums hervorgehoben wurde, genügt diese sogar, um schon die Epidermiszellen vor der schädlichen Wirkung zu schützen (*Nerium oleander*; ältere Nadeln von *Taxus baccata*).

Vegetation, Zentralblatt für Bakteriologie etc., 31. Bd., 1911, p. 477), die sich zum Teil auch mit Fragen beschäftigt, die von mir behandelt worden sind. Es war mir aber leider nicht mehr möglich, darauf einzugehen.

9. Die Blätter von *Mimosa pudica* werden durch die Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte in die Reizstellung übergeführt.

10. Bei Zellen mit verholzten Wänden wird durch die Bestrahlung mit ultraviolettem Lichte die Holzsubstanz, wie dies Wiesner auch für das Tageslicht gezeigt hat, zerstört und dies hat in einzelnen Fällen zur Folge, daß die Wände eine deutliche Zellulosereaktion zeigen. Vanillin, das nach verschiedenen Angaben für die eigentlichen Holzreaktionen verantwortlich gemacht wird, unterliegt bei Bestrahlung ebenfalls einer Zersetzung.

11. Bei der Bestrahlung von stärkehaltigem Papier kann eine deutliche Abnahme der Stärkequantität festgestellt werden. Verwendet man Stärkekörner, so kann man die Bildung reduzierender Substanzen nachweisen.

Schließlich ist es mir ein aufrichtiges Bedürfnis, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Hans Molisch für die große Bereitwilligkeit, womit er mir einen Platz in seinem Institut verliehen hat und vor allem für die vielfältige Förderung meiner Arbeit meinen besten Dank auszusprechen.

Auch den Herren Adjunkten Priv. Doz. Dr. Oswald Richter und Assistent Dr. Valentin Vouk danke ich vielmals für die Unterstützung, die ich während meines ganzen Aufenthaltes im Institut gefunden habe.

Tafelerklärung.

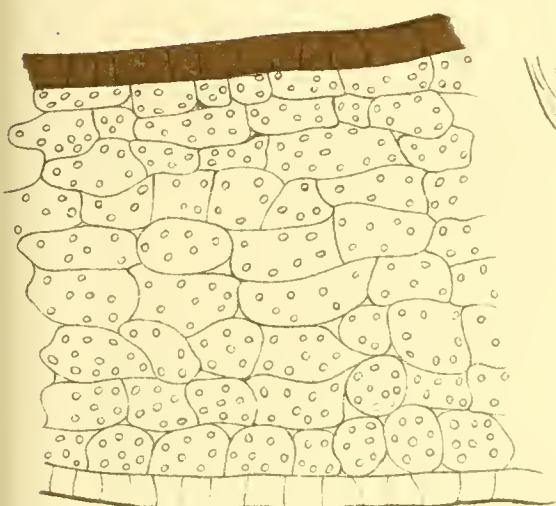
- Fig. 1 zeigt einen Querschnitt durch ein Blatt von *Aucuba japonica* nach etwa sechsstündiger Beleuchtung auf eine Distanz von 35 cm vom Quarzrohr. Man sieht ganz das normale Bild, nur hebt sich die obere Epidermis durch den braunen Inhalt der getöteten Zellen scharf von dem ganz intakten übrigen Teile ab.
- Fig. 2 zeigt eine im durchfallenden Lichte aufgenommene Photographie eines Blattes von *Aucuba japonica*, das mit einer Blechschablone, in der das Wort Licht ausgestanzt war, während der Bestrahlung bedeckt war.
- Fig. 3 stellt eine an der Unterseite beleuchtete einjährige Nadel von *Taxus baccata* dar. Wie ersichtlich, sind die Zellen der unteren Epidermis geschrumpft und haben einen gefärbten Inhalt; nur die Ränder sind unverletzt. Die übrigen Teile der Nadeln sind ganz unbeschädigt.
- Fig. 4 zeigt einen Querschnitt einer Partie eines Stengels von *Phaseolus multiflorus*. An der beleuchteten Seite ist die Rinde gänzlich kollabiert, während die beschattete Seite ganz intaktes, turgeszentes Parenchym aufweist.

Die drei Zeichnungen sind alle mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.

Kluywer, A. J.: Wirkung ultravioletter Strahlen auf Pflanzen.



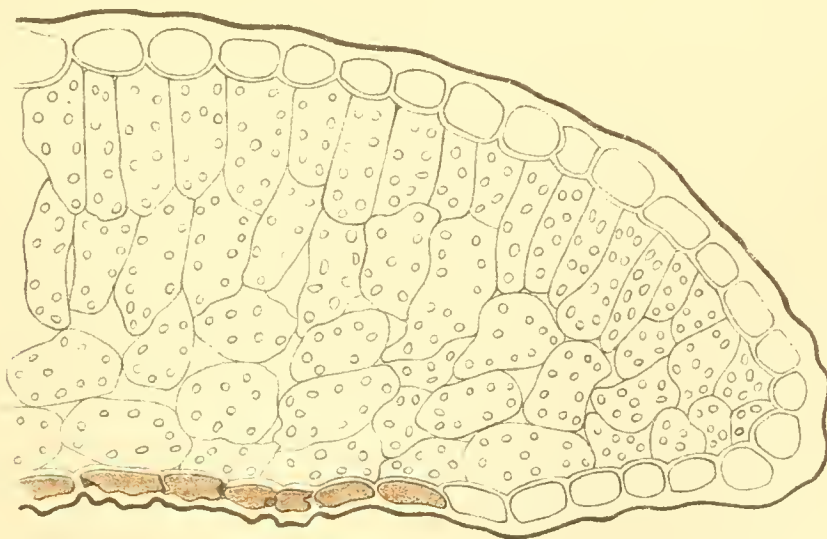
2.



1.



4.



3.

Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss., math. naturw. Klasse, Bd. CXX. Abt. III. 1911.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [120](#)

Autor(en)/Author(s): Kluyver A. J.

Artikel/Article: [Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen 1137-1170](#)