Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Von

M. Nordhausen (Kiel).

Mit 5 Textfiguren.

Die von Haberlandt der Laubblattepidermis, speziell der papillös ausgebildeten, zugeschriebene Bedeutung als lichtperzipierendes Organ ist von den verschiedensten Seiten bestritten worden. Zwar hat Haberlandt unter dem Druck der vorgebrachten Einwände seine Auffassung in gewissem Grade modifiziert, im Prinzip hält er jedoch an seiner ursprünglichen Ansicht durchaus fest. Ja, in seiner neusten Arbeit (IV), in welcher die gesamte Literatur über den experimentellen Teil der Frage im Zusammenhange besprochen wird, werden neue Beweise angeführt, die dem äußeren Anschein nach allerdings seine Stellung glänzend rechtfertigen. Daß dies tatsächlich aber keineswegs der Fall ist, haben mir Experimente gezeigt, die ich mit gleichem Material und gleicher Anordnung ausgeführt habe. Über sie, sowie über Versuche, die die ganze Frage von einer anderen Seite anfassen, soll im folgenden berichtet werden. Vorweg sei es mir aber gestattet, auf die Kritik, welche meine früheren Versuche von Seiten Haberlandts erfahren haben, etwas näher einzugehen.

I.

Die Gegnerschaft gegen die Haberlandtsche Theorie beruht bekanntlich darauf, daß Blätter, die mit Öl bezw. Wasser benetzt sind, trotzdem die Lichtlage einnehmen. Für den ersten, von Kniep angewandten Fall, wo die Lichtverteilung in der

einzelnen Zelle direkt umgekehrt wird, gibt dies auch Haberlandt unumwunden zu, aber seine neuerdings gegebene Erklärung, die ursprünglich mißverstanden sein sollte, ist ebenso unbefriedigend und selbst theoretisch zum Teil so wenig geklärt, daß eine Stellungnahme zu ihr vorläufig kaum möglich ist. Der Hinweis darauf, daß das menschliche Auge genau wie das pflanzliche Organ unabhängig vom jeweiligen Adaptationszustand in gleicher Weise einen hellen Fleck auf dunklem Grunde, wie umgekehrt einen dunklen Fleck auf hellem Grunde zu fixieren vermag, ist schon deshalb im Prinzip zu beanstanden, als hier relativ einfache Vorgänge durch die viel komplizierteren des menschlichen Organismus erklärt werden sollen. Weshalb vom Blatt sofort die richtige Richtung eingeschlagen wird, wo doch von einer durch Übung gewonnenen Erfahrung oder etwaigen Orientierungsbewegungen, wie experimentell nachweisbar, nicht die Rede sein kann, bleibt dabei vollständig ungelöst.

Bei den Benetzungsversuchen mit Wasser oder wasserähnlichen Medien, wodurch die Linsenfunktion ausgeschaltet wird, liegen die Verhältnisse so, daß auch hier der Eintritt einer Reaktion neuerdings von Haberlandt nicht mehr bestritten wird, während die Differenz gegenüber Gius, mir und Albrecht nur in der Stärke der Reaktion gipfelt, was auf Unzulänglichkeit der Methode und Mängeln des Materials beruhen soll. Die Einwände, die Haberlandt gegen meine Versuche erhebt, in welchen Gelatinegallerte als Benetzungsmedium verwandt wurde, kann ich aber nach keiner Richtung hin anerkennen. Haberlandt macht dieser Methode den Vorwurf, daß die Papillen nicht vollständig und gleichmäßig von der Gelatineschicht bedeckt werden und daher wirksam bleiben, was noch durch nicht zu vermeidendes Eintrocknen verschlimmert werden soll. Diese Auffassung hätte sich wohl ohne weiteres als Mißverständnis herausgestellt, wenn Haberlandt meine genaue Anweisung nachgeprüft und sich nicht auf frühere, nach eigenen Angaben erfolglose Erfahrungen berufen hätte (I, S. 65)[1]. Um nämlich die Verteilung einer dünnen Wasserschicht auf Sammetblättern

[1]) Von Benetzungsversuchen im Sinne meiner Methode kann ich trotz eifrigen Suchens an der von Haberlandt zitierten Stelle nichts finden; sie dürften mir somit auch nicht »entgangen« sein.

mit hohen kegelförmigen Papillen unter dem Mikroskop an Querschnittspräparaten beobachten zu können, wurde eine warme, flüssige Gelatinelösung auf die Blattoberfläche gepinselt und zum Erstarren gebracht. Natürlich mußte bei dieser für unsere Zwecke durchaus ungeeigneten Methode die dünnflüssige Gelatine sich in den Rinnen ansammeln und die oben gerügten Mängel entstehen. Wird dagegen nach meinen Angaben abgekühlte, mehr oder minder dickflüssige Lösung kurz vor dem Erstarren benutzt, so ist es ein Leichtes evtl. durch wiederholtes Auftragen die Dicke der Schicht bis zu einem Vielfachen des wirklich notwendigen Maßes zu steigern, selbst bei sehr hohen Papillen. Tatsächlich wurde in meinen Versuchen die Gelatine »reichlich« aufgetragen, sowie durch mikroskopische Kontrolle für jede Pflanzenart der Erfolg im voraus festgestellt, was Haberlandt übersehen zu haben scheint. Bei mehrmaligem Besprengen der Blätter mit dem Zerstäuber am Tage, durch reichliche Taubildung während der Nacht und stetes Anfeuchten des die Glockenwände auskleidenden Papieres war ein nennenswerter Wasserverlust gar nicht möglich. Das ganze Verfahren ist jedenfalls der Haberlandtschen Wasser-Glimmermethode, die ich aus später zu besprechenden Versuchen her praktisch genau kennen gelernt habe, in bezug auf Zuverlässigkeit durchaus ebenbürtig, ihr aber in anderer Hinsicht, z. B. durch geringere Belastung der Spreite, überlegen.

Meine Versuche zeigten, daß die Blätter nicht nur befähigt bleiben, die fixe Lichtlage einzunehmen, sondern auch in der Geschwindigkeit und Genauigkeit der Reaktion z. T. garnicht oder doch nur in geringem Grade hinter den Kontrollblättern zurückbleiben. Mit einer Hemmung innerhalb gewisser Grenzen rechne ich somit zwar auch, die aber verschwindend gering ist gegenüber der von Haberlandt in Rechnung gezogenen. Der springende Punkt der Kontroverse liegt nun in der Erklärung dieser Hemmung. Nach meiner Erfahrung sind sowohl die Belastung der Spreite mit Wasser, Glimmer, Gelatinegallerte usw. als auch Störungen in der Beleuchtung wie z. B. bei der Wasser-Seidenpapier-Methode Haberlandts (III) — von den Versuchen mit untergetauchten Blättern ganz zu schweigen (I) — als völlig ansreichende Ursachen anzusehen, die aber bei

meinem Verfahren verhältnismäßig am wenigsten schädigend wirkten. Ein Lichtverlust durch Reflexion an der benetzten, spiegelnden Blattoberfläche scheint nach den neuesten Versuchen Haberlandts keine wesentliche Rolle zu spielen (IV, S. 408).

Haberlandts Einwände beziehen sich auf zwei Punkte, die allgemein bisher nicht genügend beachtet sein sollen, einmal auf das gleichzeitige Vorkommen der von ihm beschriebenen Vorwölbungen der Epidermis-Innenwände, zum anderen auf den Umstand, daß durch Wasserbenetzung die Ausschaltung der in Betracht kommenden Lichtdifferenzen auf der Epidermis-Innenwand nicht immer vollständig erreicht wird. In der einen Gruppe der von mir behandelten Pflanzen: Tropaeolum, Fittonia und Impatiens Mariannae war von vornherein mit der Mitwirkung der genannten Faktoren innerhalb gewisser Grenzen von mir gerechnet worden. Der Unterschied in der Lichtverteilung bei benetzten und unbenetzten Epidermiszellen ist aber so außergewöhnlich groß, daß er im Versuchsergebnis in entsprechendem Maße zum Ausdruck hätte kommen müssen; aber gerade hier ließ er sich Kontrollblättern gegenüber z. T. überhaupt nicht feststellen. Während ich auf Tropaeolum in Kapitel II noch einmal zurückkommen muß, sei hier noch in bezug auf die beiden anderen Pflanzen festgestellt, daß bei erneuter Nachprüfung des »Linsenversuchs« mit benetzten Blättern für Impatiens keine, für Fittonia minimale Lichtdifferenzen festgestellt wurden. Dies gilt für Gelatine, die ihres stärkeren Lichtbrechungsvermögens wegen tatsächlich besser wirkt als Wasser, wie Haberlandt (IV, S. 399) in diesem Fall selbst zugibt, und für mittlere, nicht zu kleine Blendenöffnung. Um Wiederholungen zu vermeiden, sei die Bedeutung des letzteren Umstandes sowie des von Haberlandt wiedergegebenen Mikrophotogramms von Fittonia erst an späterer Stelle besprochen (vgl. S. 471). Beiläufig sei darauf hingewiesen, daß die Differenz unserer Beobachtungen über den Gerbstoffgehalt der kleinen Linsenzellen genannter Pflanzen noch nicht gelöst ist.

Die Zusammenstellung der anderen Gruppe: Begonia semperflorens, Begonia Schmidtiana, Humulus Lupulus, Ostrya carpinifolia, für die übrigens der zweite Einwand praktisch ganz in

den Hintergrund tritt, war direkt von Haberlandt übernommen, der mit ihnen sämtlich (exklusive Begonia Schmidtiana) Benetzungsversuche gemacht hatte, unter der Voraussetzung »daß die Innenwände der Epidermiszellen ganz oder nahezu eben seien« (Haberlandt I, S. 87). Genau so vorsichtig drückte ich mich in meiner Arbeit aus, da ich mir wohl bewußt war, daß vollkommen ebene Zellwände an jenen Stellen wohl kaum in Wirklichkeit zu finden sein würden. Diese geringen Abweichungen stellt jetzt Haberlandt in den Vordergrund, um die von mir erzielten Erfolge zu erklären. Warum blieben diese aber in seinen eigenen Versuchen aus? Dies beweist doch deutlicher als alle übrigen Einwände zum mindesten, daß die von Haberlandt angewandte Methode Störungen des Reaktionsverlaufes zur Folge hat, die präzise Schlußfolgerungen nicht gestatten[1]). Wo blieb aber die dann notwendig zu fordernde, erhebliche Hemmung in meinen Versuchen, die doch viel stärker ausfallen mußte als in der ersten Versuchsgruppe? Sie fehlte oder blieb in den geringfügigen Grenzen, die oben hinreichend erklärt werden konnten. Meine Resultate werden durch diesen Einwand also nicht berührt.

Haberlandt hat die interessante Frage zu beantworten versucht, ob die Lichtdifferenzen, welche wir mit unseren Augen bei dem Linsenversuch in den papillösen Epidermiszellen feststellen können, auch von der Pflanze wahrgenommen werden. Zu diesem Zweck stellte er mit dem Massartschen Apparat an Keimlingen und Infloreszenzachsen von 7 verschiedenen Pflanzen fest, daß heliotropische Krümmungen noch eintreten, wenn der Beleuchtungsunterschied der antagonistischen Seiten 1/12,5—1/50, in einem Falle sogar nur 1/75 beträgt. Ein Zitat nach Ebbinghaus belehrt uns, daß der Mensch Intensitätsunterschiede von 1/100—1/120[2]), im gewöhnlichen Leben aber nur von 1/30 erkennt. Haberlandt zieht hieraus den Schluß, daß die Unterschiedsempfindlichkeit bei Mensch und Pflanze ungefähr die gleiche ist. Hierin kann ich ihm nicht so ohne

[1]) Es ist zu bedauern, daß Herr Prof. Palla, der, wie Haberlandt mitteilt, Versuche mit Begonia discolor mit Erfolg ausführte, während seine eigenen stets negativ ausgefallen waren, nichts über seine Erfahrungen mitgeteilt hat.

[2]) Bei Nagel S. 250 finden sich Werte bis zu $^1/_{186}$ angegeben.

weiteres folgen. Bei seinen Versuchen handelte es sich um nicht direkt vergleichbare Reaktionen, um ganz andere Pflanzen und ganz andere Organe. Keimlinge sind aber bekanntlich besonders stark heliotropisch empfindlich, wahrscheinlich sogar wesentlich mehr als Blattorgane. Hinzu kommt, daß durch die Anwendung von Leuchtgas vermutlich die Reizbarkeit noch besonders gesteigert war (vgl. Richter, S. 329). Diesen zum mindesten sehr hoch gegriffenen Werten werden Minimalwerte auf Seiten des Menschen gegenüber gestellt. Dabei sagt Ebbinghaus in der mir allein zugänglichen 1. Auflage seines Werkes S. 208, daß in dioptrischen Apparaten die Genauigkeit bis zu 1/60—1/70 geht. Wir werden also eher annehmen müssen, daß das menschliche Auge dem pflanzlichen Blatt überlegen ist. Als wichtigstes Moment kommt aber noch hinzu, daß die Methode des »Linsenversuches« selbst eine ganz erhebliche Verschärfung des Kontrastes mit sich bringt, je nachdem bei kleiner Blendenöffnung mehr parallelstrahliges Licht oder bei großer Öffnung stärker konvergierende Lichtstrahlen Anwendung finden. In der Haberlandtschen Gebrauchsanweisung (I, S. 56) beträgt der Blendendurchmesser 1 mm, der Abstand vom Objekt 5 mm. Jede einzelne Epidermiszelle befindet sich somit in der Lage eines Blattes, das, wie Haberlandt treffend vergleicht, im Waldesinnern 5 m entfernt von einer das Himmelslicht durchlassenden Laublücke von 1 m Durchmesser steht. Der sie treffende Beleuchtungskegel hat einen Spitzenwinkel von nur 12°. Wie eine kurze Überlegung lehrt, und Haberlandt (IV, S. 388) durch eigene Beobachtungen bestätigt, werden die bestehenden Lichtkontraste auf der Epidermisinnenwand wesentlich kleiner bezw. verschwinden bei ursprünglich geringem Maße ganz, wenn mit großer Blende oder vollem Spiegel gearbeitet wird. An meinem großen Zeißstativ beträgt der Winkel dann 30°. Umgekehrt werden sie aber noch sehr viel stärker, wenn statt der Blende der Planspiegel bis auf einen Kreis von 1 cm Durchmesser durch Abdecken verkleinert wird. Jetzt ist der Winkel nur noch 8° Unter diesen Umständen ist es daher ein Leichtes, selbst am benetzten Blatt die allerfeinsten Lichtdifferenzen, wie sie durch Reflexion usw. entstehen, noch sichtbar zu machen, wie dies

Haberlandt durch zahlreiche Photogramme, unter anderem auch für Fittonia darstellt. Dabei sei dahingestellt, inwieweit die Photographie ihrerseits die Kontraste noch verschärft hat, wozu sie ja leicht befähigt ist.

Mit der Praxis hat dies alles aber nichts zu tun, denn Öffnungswinkel von 12—8° kommen außer bei Benutzung künstlichen Lichtes im Experiment für gewöhnlich niemals vor, da die Intensität zu schwach sein würde. In meinen Versuchen handelte es sich fast stets um Winkel von ca. 45 bis 60° und selbst darüber (gemessen in der Hauptkrümmungsrichtung des Blattes, d. h. in der Vertikalebene; in der Horizontalfläche waren sie meist noch größer). Ich komme also zu dem Schluß, daß, wenn am benetzten Blatt durch den »Linsenversuch« wirklich noch minimale Lichtdifferenzen nachweisbar sein sollten, solche bei der von mir angewandten Versuchsanordnung keine Rolle spielen konnten. Nicht nur waren unseren Augen durch die verfeinerte Methode viel stärkere Kontraste als der Pflanze dargeboten worden, sondern auch die Unterschiedsempfindlichkeit der ersteren dürfte größer gewesen sein als bei diesen.

In ähnlicher Weise wird die Wirkung kleinerer Vorwölbungen der inneren Epidermiswände von Haberlandt nicht nur wenig, wie er selbst zugibt, sondern ganz erheblich zu hoch eingeschätzt, wenn er seiner Berechnung der Lichtdifferenzen parallelstrahliges Licht zugrunde legt. Folgendes Beispiel erläutert die Konsequenzen. Werden zwei Flächen in der Weise einseitig beleuchtet, daß die eine senkrecht, die andere parallel zur Richtung des stärksten Lichteinfalls steht, so ist bei parallelstrahligem Licht das Intensitätsverhältnis 1 : 0. Trifft dagegen ein Beleuchtungskegel jeden einzelnen Punkt der Flächen, so ändert sich das Verhältnis mit der Zunahme des Spitzenwinkels sehr erheblich, und zwar so, daß, im Grenzfalle von 180° nach Wiesners Feststellung in diffusem Tageslicht z. B. die Zahlen 1,9 : 1 = 1 : 0,52 herauskommen (vgl. Wiesner S. 43). Dies trifft nämlich zu, wenn die beiden Flächen unter freiem Himmel dem von oben bezw. von der Seite einfallenden Licht ausgesetzt wird. Wenn auch natürlich dieses Extrem praktisch für uns nicht in Betracht

kommt, so werden doch die berechneten Werte eine Reduktion erfahren müssen, die ihnen jede praktische Bedeutung nimmt. Daß meine früheren Versuchsresultate sowieso hierdurch keine prinzipielle Veränderung erfahren, hatte ich schon an anderer Stelle gesagt.

Zum Schluß sei noch ein theoretischer Einwand gegen die Linsenfunktion der papillösen Epidermis, der schon früher einmal zur Sprache gekommen war (vgl. Albrecht S. 40), etwas näher präzisiert. Über die Leistungsfähigkeit der letzteren hat Haberlandt (I, S. 80) Berechnungen angestellt. Ausgehend davon, daß mit einer bestimmten Größe des Einfallwinkels des Lichtes die an der Linsenfläche gebrochenen Strahlen in die nächstbenachbarte Zelle übertreten und somit die Exzentrizität der bekannten Helligkeitsunterschiede wieder kleiner wird, kommt er zu dem Schluß, daß die hohen und schmalen Epidermiszellen mit großen Sammellinsen am wenigsten gut funktionieren. Auf Grund von Versuchen mit Glasmodellen und durch Berechnungen wurde festgestellt, daß in einigen Beispielen der erste Übertritt von Strahlen bei 21, 26 und 33° (Anthurium Warocqueanum) erfolgt. Viel deutlicher werden aber die letzten Konsequenzen, wenn man, wie ich es an einer Anzahl der Haberlandtschen Figuren sowie einigen konkreten Beispielen aus der Natur getan habe, den Einfallswinkel des letzten Strahles berechnet, der die eigene Zelle verläßt und in die Nachbarzelle hinüberwandert. Dieser Winkel beträgt:

48° Fig. 1.
68° Fig. 4. niedere Form, Typus: Begonia discolor.
54° Fig. 5.
31° heller Standort } Beg. semperflorens
43° schattiger Standort } (eigene Messung).

Sobald dieser Winkel überschritten wird, gelangt kein Lichtstrahl mehr nach der Innenwand derjenigen Zelle, an deren Linsenfläche er gebrochen wurde[1]). Der Linsenapparat versagt

[1]) Die oben genannten Werte beziehen sich stets auf das Lot zur ganzen Blattfläche. Sie bedeuten absolute Minima. Für kompliziertere, hohe Papillen, wie Fig. 6 und 7 betragen die entsprechenden Werte 77 und 55°, wobei allerdings die Totalreflexion im Sinne Stahls (II, S. 204) nicht berücksichtigt ist. Letztere kommt jedoch nach Haberlandt ohnehin für die Einstellung nicht in Betracht.

dann ganz. Der durch das Strahlenbündel erzeugte helle Fleck befindet sich dann in der Nachbarzelle und zwar in direkt invers-exzentrischer Anordnung. Bei niederen Zellen z. B. in Fig. 4 geschieht dies verhältnismäßig spät, bei Begonia semperflorens, wo die Sonnenblattepidermis hohe und schmale, die des Schattenblattes etwas niedrigere und breitere Zellen aufweist, tritt dies sehr früh ein, so früh, daß, wenn die Blätter auf einen derartig unvollkommenen Apparat angewiesen wären, sie ihre Hauptfunktion kaum ausüben könnten. Zwar könnte erwidert werden, daß die Vorwölbung der Innenwand allein dann ausreichte, aber die durch sie bewirkte Exzentrizität der Helligkeitsverteilung ist ja bei derartigen Einfallswinkeln ganz anders gerichtet. Sie und die Linsenwirkung arbeiten jetzt einander direkt entgegen, wobei aber die letztere vermöge ihrer schärferen Helligkeitskontraste das Übergewicht behalten muß. Wird im Experiment ein Blatt mit verdunkeltem Stiel von vornherein unter einem derartigen Winkel beleuchtet, ein Fall, der im Experiment sehr häufig vorkommt und der Einstellung zum Licht gar keine Schwierigkeiten bereitet, so wandert mit dieser der helle Fleck wieder in die eigne Zelle zurück und summiert sich hier mit der Wirkung der Innenvorwölbung, d. h. die Einstellungsbewegung erfolgt im Sinne einer Verstärkung der Exzentrizität an Stelle der von Haberlandt geforderten Abschwächung. Diese Überlegung gilt praktisch für alle Fälle, wo der Neigungswinkel des Lichteinfalls 60^0—70^0 nicht allzuerheblich überschreitet. — In ähnlicher Weise kommt ein Gegeneinanderwirken der gewölbten Innenwände und der Linsen zustande, wenn die letzteren mit Öl benetzt sind (vgl. meine frühere Mitteilung. S. 408); hier müßten sich die Helligkeitsunterschiede sogar direkt aufheben. Es sind dies Widersprüche, die auch durch die neue Hilfshypothese Haberlandts nicht beseitigt werden.

II.

In seiner letzten Arbeit berichtet Haberlandt (IV, S. 404) über eine größere Zahl von Versuchen, speziell mit Tropaeolum, die seine Theorie z. T. auf Grund einer ganz neuen Methode

unterstützen sollen. Durch eigene Beobachtungen glaube ich in der Lage zu sein, die daraus gezogenen Schlußfolgerungen in die richtige Beleuchtung setzen zu können. Es soll dies unter gleichzeitigem Eingehen auf die Kritik Haberlandts meiner früheren Versuche mit dieser Pflanze geschehen[1]).

Wie schon erwähnt, sind hier die Epidermisinnenwände stärker gewölbt, die Papillen wirken somit nach Haberlandt als »Stimulatoren«, deren Fortfall durch Wasserbenetzung zwar notwendigerweise kein gänzliches Ausbleiben, wohl aber eine sehr beträchtliche Verzögerung der Reaktion nach sich ziehen muß. Diese näher zu präzisieren dienen die Versuche Haberlandts. Es sei zunächst die erste Serie besprochen: Benetzte und unbenetzte Blätter mit horizontaler Lamina und verdunkeltem Blattstiel wurden paarweise in der heliotropischen Kammer einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Beide Blätter wurden gleich behandelt und mit Glimmer bedeckt. Von 6 solchen Versuchspaaren ergab sich, daß 1 benetztes Blatt gleich schnell, 2 gar nicht und 3 langsamer als die Kontrollblätter reagierten. Wie steht es aber mit der Beweiskraft dieser Versuchsreihe? Bei meinen früheren Gelatineversuchen hatte ich im Auerlicht die fixe Lichtlage selbst schon in der außerordentlich kurzen Zeit von 6 Stunden erreichen sehen. Da Haberlandt (I, S. 12) bei seinen Kontrollversuchen unter gleichen Bedingungen ungefähr dieselben Minimalwerte erzielt hatte, so glaubte ich von der speziellen Angabe solcher verzichten zu können, zumal bei einigen Vergleichsversuchen von einer nennenswerten Verzögerung kaum die Rede war. Mit einer solchen rechne ich aber, wie schon früher gesagt, trotzdem auch jetzt noch innerhalb gewisser Grenzen auf Grund von Fehlern, die in der Methode beruhen.

Wie sehr die Versuchsmethodik ins Gewicht fällt, zeigt ein Vergleich der Experimente Haberlandts untereinander besonders deutlich. In den allerersten bewegten sich die bewässerten Blätter überhaupt nicht, ja die Kontrollblätter mit verdunkelten Stielen nahmen niemals die fixe Lichtlage ein

[1]) Es sei hier nur auf Tropaeolum majus eingegangen, das auch ausschließlich Objekt meiner früheren und folgenden Versuche war. Ganz wenige Versuche hat Haberlandt auch mit T. minus und mit Impatiens parviflora ausgeführt.

(I, S. 12). In den jüngsten sehen wir in einem von sechs Fällen schon gar keinen Unterschied mehr gegenüber der Kontrolle. Haberlandt (IV, 398) glaubt die Ursache hierfür in günstigeren Beleuchtungsverhältnissen suchen zu müssen, in letzterem Falle war aber auch die Anordnung wesentlich verbessert, sowohl in der Blattstielverdunkelung, als auch durch besondere Belastung des Kontrollblattes mit einem Glimmerplättchen. Benachteiligt waren aber die benetzten Blätter trotz der gegenteiligen Versicherung Haberlandts, denn die Dicke und das Gewicht der Wasserschicht ist infolge von stets vorhandenen kleinen Unebenheiten der Lamina durchaus nicht zu vernachlässigen und im allgemeinen zweifellos größer als das des Glimmers. Gerade bei den so zarten Blattstielen spielt das eine sehr wichtige Rolle; manche von ihnen sind bei dieser Belastung hart an der Grenze ihrer Tragfähigkeit angelangt. Nicht außer acht zu lassen ist auch, daß durch Kapillar- und Adhäsionswirkungen Glimmerplatte und Lamina unter Umständen sehr stark aufeinander gepreßt werden können, wodurch namentlich an den schon erwähnten Unebenheiten Quetschungen und Druckschäden entstehen können. Aus diesen Gründen sowie durch die leicht störenden Schlafbewegungen, vor allem aber durch die individuellen Unterschiede in ihrem Verhalten sind, wie ich schon früher hervorhob, die Tropaeolumblätter, trotz ihres z. T. recht schnellen Reaktionsvermögens, wenig für genaue Vergleichsversuche geeignet. Gar nicht selten reagiert selbst ein Kontrollblatt schlecht oder überhaupt nicht, häufiger mindestens unregelmäßig. Dies geht auch schlagend aus den letzten Versuchen Haberlandts hervor. Unter offenbar gleichen Bedingungen erreichten die 3 durch Zahlenangaben näher ausgezeichneten Kontrollblätter Winkeländerungen von 55, 40 und 20°, also zwei von ihnen erreichten zum mindesten die fixe Lichtlage überhaupt nicht. Ein benetztes Blatt dagegen, das zu den drei langsameren gehörte, erreichte 25°! Was schließlich die zwei überhaupt nicht reagierenden Versuchsobjekte anbelangt, so vermisse ich den Nachweis, daß sie überhaupt noch reaktionsfähig waren. Dies muß nach dem oben Gesagten bezweifelt werden, solange nicht durch Trockenlegen der Spreite das Gegenteil bewiesen worden ist. Bei dieser Sachlage ist für einen

zahlenmäßigen Vergleich die geringe Zahl von 6 Versuchspaaren durchaus unzulänglich, eine Erfahrung, die im Prinzip auch schon von Kniep (S. 130) bei seinen Ölversuchen gemacht worden war.

Wichtiger als die mühselige Ausführung derartiger Versuche in großem Maßstabe erschien mir aber die experimentelle Nachprüfung der zweiten Versuchsserie Haberlandts, die mittelst einer ganz neuen, sinnreichen Methode viel augenfälliger als jene die Richtigkeit seiner Anschauung dartun würde — wenn sie wirklich beweisend wäre. Um nämlich die eben besprochene, individuelle Verschiedenheit der Blätter mit ihren störenden Begleiterscheinungen zu vermeiden, wurden die beiden Hälften ein und desselben Blattes bei horizontal stehender Lamina durch Anwendung von Spiegeln (nach Massart) von genau entgegengesetzten Seiten her schräg beleuchtet, während die eine Hälfte mit Glimmer-Wasser bedeckt, die andere Hälfte trocken war (ohne Glimmer). Folgende 3 Modifikationen kommen dabei zur Anwendung:

1. Blatthälften gleich groß, Lichtintensität und Einfallswinkel gleich groß.

2. Blatthälften gleich groß; bei nicht ganz gleichem Einfallswinkel ist die benetzte Hälfte doppelt so stark beleuchtet wie die trockene.

3. Lichtintensität und Einfallswinkel gleich groß, die benetzte Hälfte ist 2,2—4,8mal so groß wie die trockene.

Als Material dienten T. majus und minus und zwar Primärblätter. Das Ergebnis war, daß stets die trockene Hälfte für die Reaktion der Blätter ausschlaggebend war, ganz gleichgültig, ob der benetzte Teil größer war oder besser beleuchtet wurde.

Leider wurden Kontrollversuche mit unbenetzten Blättern nicht ausgeführt; solche hätten aber gezeigt, daß die obigen Resultate mit der Benetzung der Lamina nichts zu tun haben, sondern auf individuellen Verschiedenheiten der Spreitenhälften beruhen. Diese Tatsache, die ich experimentell sofort belegen werde, ist übrigens nicht so überraschend, als es auf den ersten Blick erscheinen könnte. Ebenso wie wir an normal symmetrisch gebauten Körpern morphologische Abweichungen beider Körper-

hälften zu finden gewohnt sind, steht dies auch für die physiologischen Leistungen zu erwarten. Am menschlichen Körper sind derartige Unterschiede z. B. bei den Augen, Gliedmaßen usw. ja hinlänglich bekannt. Ungleiche Größe der Blatthälften finden sich bei Tropaeolum sehr häufig, unabhängig davon gilt dies nun auch für ihre Perzeptions- bezw. Reaktionsfähigkeit gegenüber dem Licht. Für die Erreichung der günstigen Lichtlage hat es ja überhaupt nichts zu besagen, ob die eine Hälfte besser oder schlechter funktioniert als die andere, da ihnen eine weitergehende Selbständigkeit abgeht. Unentschieden bleibt es dabei, ob es sich um Unterschiede in dem Perzeptionsvermögen evtl. auch um schnellere oder langsamere Stimmungsänderung handelt (vgl. Pringsheim jun.), oder aber bessere oder schlechtere Fortleitung des Reizes in Betracht kommt. In letzterem Falle mögen Bau, Anordnung und sonstige Eigenschaften der Leitungsbahnen nicht ohne Einfluß sein.

Meine Versuche wurden mit dem Haberlandtschen Apparat, sowie in einer noch zu besprechenden neuen Anordnung ausgeführt. Ich beginne mit der Besprechung der ersteren. Die Versuchsanstellung wurde genau so gehandhabt, wie sie Haberlandt angibt, mit Einhaltung aller wichtigen Maße; auf eine genauere Beschreibung kann ich daher verzichteu. Zur ersten Orientierung genüge der Hinweis, daß direkt oberhalb des in einem großen Glasgefäß untergebrachten Blattes, durch einen horizontalen Pappeschirm getrennt, die Lichtquelle angeordnet ist, während zwei seitlich sich genau gegenüber stehende Spiegel das Licht auf die wagerechten Laminahälften werfen. Als Lichtquelle fungierte ein gewöhnlicher Auerbrenner mit aufrechtem Strumpf (Kerzenzahl ca. 70)[1]. Wo nicht anders angegeben gelten folgende Maße: Höhe der Flammenmitte 35 cm, Höhe der Spiegelmittelpunkte 18 cm über der Blattspreiten-Ebene, senkrechter Abstand der Spiegelmittelpunkte von der Flammenaxe je 22 cm; Größe der Spiegel 13 cm im Quadrat.

Die Blätter waren ebenfalls nach Vorschrift vorbereitet. Ihr Stiel steckte in Glasröhren, die durch den Korken kleiner

[1]) Haberlandt (IV, S. 407) gibt für seine Auerlampe 20 HK? an. — Übrigens bedarf es wohl kaum der Erwähnung, daß auf genaue, zentrische Anordnung des Glühstrumpfes geachtet wurde.

Fläschchen geführt waren, beides mit schwarzem Papier verdunkelt. Die Verdunklung des freien Stielendes geschah mit den von Haberlandt neu eingeführten, sich als brauchbar erwiesenen 2 Papierschürzen, die mit Gelatine befestigt wurden. Die Spreite wurde in horizontaler Lage so angeordnet, daß ihre Hälften genau je einem Spiegel zugekehrt waren. Ihre Oberseite war in ihrer ganzen Medianlinie mit einem schmalen Streifen schwarzen Papieres beklebt. Auf ihm stand lose, nur durch einen Schlitz zwischen zwei schmalen Glasstreifen am Umfallen gehindert, ein vertikaler Papierschirm, der die wechselseitige Beleuchtung der Spreitenhälften verhütete. Der erstgenannte Papierstreifen sollte verhindern, daß nicht nur Licht durch die Lamina zum Stiel gelangte, sondern auch kein Lichtstrahl durch einen etwaigen Spalt unterhalb des Vertikal-Schirmes auf die unrechte Blatthälfte fiel. — Da es mir schien, als ob leicht Klemmungen zwischen dem Glasschlitz und dem Vertikalschirm einträten, traf ich meist folgende veränderte Anordnung: An den beiden oberen Ecken des Schirmes wurden zwei langgestreckte U-förmige Ösen aus ganz dünnen Glaskapillarröhren mit je einem Armende mittelst Siegellack so befestigt, daß ein dünner an einem Stativ wagerecht fixierter Glasstab, der direkt oberhalb und parallel zum Schirm lief, von ihren Armen nach Art von Führungsschienen umschlossen wurde. Es konnten sich daher nur zwei kleine Stellen und zwar nur Glas auf Glas reiben.

Die Blätter mit ihren Hilfsapparaten waren in einem großen, durch eine Glasplatte verschließbaren Glasgefäß von 16 cm Höhe untergebracht, dessen Wände bis auf ein seitliches Beobachtungsfenster mit schwarzem Papier ausgeschlagen waren und dauernd feucht gehalten wurden. Das ganze stand in dem vollkommen schwarzgestrichenen Dunkelraum des hiesigen Institutes.

Wo eine Wasserbenetzung der Lamina zu erfolgen hatte, geschah dies unter Zuhilfenahme von Glimmerplättchen. Dies bot neben einer größeren Übereinstimmung mit den Versuchen Haberlandts den speziellen Vorteil, ein Laminastück während des Versuchs nach Belieben trocken oder feucht legen zu können. Die gesamte Spreite erfuhr zur Ermöglichung des

Benetzens die übliche Vorbehandlung mit Alkohol; dies gilt auch für den Kontrollabschnitt, der gleichfalls mit einer Glimmerplatte bedeckt wurde, eine Maßnahme, die ich bei Haberlandt vermisse. Der Glimmer wurde einerseits an dem schmalen Papierstreifen angeklebt, andererseits am Rande durch kleine Klammern aus haarfeinem Metalldraht oder Glaskapillaren an der Lamina befestigt, wodurch eine flache Ausbreitung der letzteren stets gewährleistet war. Als Material dienten mir stets Gartenpflanzen von Tropaeolum majus, die vorher einige Zeit an einem mäßig hellen Ort des Institutes gehalten worden waren

Für die Beurteilung der folgenden Ablenkungswerte ist zu beachten, daß jede Ablenkung der Lamina um einen bestimmten Winkel die Richtung des Lichteinfalls auf beiden Hälften um den doppelten Wert verändert und die Intensität zu Gunsten der Seite, nach der die Drehung erfolgt, im Verhältnis des Cosinus dieses Winkels beeinflußt. Bei ursprünglich gleicher Intensität und einem Einfallswinkel von 60^0 bewirkt bereits eine Ablenkung von 10^0 eine Differenz von ca. 1 : 2, eine solche von 20^0 ca. 1 : 4. Da so die ursprüngliche Versuchsanordnung wesentlich verändert, ja direkt umgekehrt würde, wird zweckmäßigerweise die Lamina nach einem gewissen Ausschlage während des Versuchs häufiger in die ursprüngliche Ausgangsstellung zurückgebracht, wie es von mir regelmäßig, von Haberlandt aber nur seltener geschah. In diesem Sinne sind aber auch Angaben darüber, daß der Neigungswinkel eines Blattes innerhalb eines bestimmten Zeitraumes sich z. B. von 10^0 auf 18^0, schließlich auf 45^0 oder gar bis zu 60^0 vergrößert hat, wie dies bei Haberlandt häufiger zu lesen ist, für unsere Zwecke bedeutungslos; sie sagen so ziemlich das Gegenteil aus von dem, was im Experiment angestrebt wurde.

Meine eigenen Beobachtungen begannen mit dem Versuch, in dem eine benetzte und eine trockene Blatthälfte einem Licht von gleichem Einfallswinkel und gleicher Intensität ausgesetzt wurden. Letztere wurde vorher auf photometrischem Wege kontrolliert. Die ersten beiden Versuche dieser Art zeigten zunächst die Bestätigung der Haberlandtschen Angaben, d. h. die Spreite drehte sich im Sinne der trockenen Hälfte. Auch

der dritte Versuch, den ich hier näher anführen will, begann in ähnlicher Weise: Beginn 11 Uhr^{50}. Nach ca. $1^1/_2$ Stunden geringe doch durchaus deutliche Ablenkung nach der trockenen Seite zu. Jetzt wurde aber der Zustand der beiden Blatthälften ausgewechselt: die feuchte trocken gelegt, die trockene benetzt, was besonders gewissenhaft geschehen mußte. Nach neuer Horizontalstellung erfolgt in gut 3 Stunden Ablenkung um 15° im Sinne der benetzten Seite. Jetzt wurde der ursprüngliche Zustand bei wagerechter Lage wiederhergestellt, jedoch die Spreite um 180° in der Ebene gedreht, so daß die Spiegel zur Kontrolle des ganzen Apparates gewechselt waren. Nach 2 Stunden war eine Drehung um ca. 12° im Sinne der trockenen Seite eingetreten. Ein vierter Versuch setzte gleich mit einer allerdings sehr langsamen Drehung nach der benetzten Seite ein, in 5 Stunden: 10°. Alsdann horizontal gestellt und um 180° wie oben gedreht, erfolgte in weiteren 2 Stunden keine Veränderung. Jetzt wurde der die trockene Seite beleuchtende Spiegel ganz verdunkelt. Schon nach 40 Minuten trat merkliche Drehung nach der benetzten Seite ein, die sich in ca. 2 Stunden in gleicher Richtung auf 15° verstärkte, ein Beweis, daß ursprünglich eine Art Gleichgewichtszustand geherrscht hatte, jedoch die Reaktionsfähigkeit unvermindert andauerte. Eine solche Gegenprobe ist in derartigen Fällen unerläßlich und wurde von mir auch späterhin stets ausgeführt, da der Fall nicht so ganz selten war, daß die Blätter überhaupt nicht mehr oder schlecht reagierten. Die Versuche selbst lassen schon jetzt erkennen, daß für die Reaktion die individuellen Eigentümlichkeiten der Blatthälften maßgebend sind. Die empfindlichere von beiden bewahrt diese Eigenschaft, ob trocken oder benetzt, dauernd; eine etwaige hemmende Wirkung der Benetzung fällt gar nicht ins Gewicht.

Hier seien gleich die Parallelversuche angeschlossen, die ich in einer anderen Anordnung ausführte, wozu mich der Umstand veranlaßte, daß im Haberlandtschen Apparat pro Tag immer nur ein Blatt beobachtet werden kann. Das Prinzip dieser Anordnung bestand darin, daß die Laminahälften eines Tropaeolumblattes durch besondere Vorrichtungen gleich einem halb aufgeschlagenen Buche in einen Winkel von 100—120° nach

oben gebracht und dem Licht einer Auerlampe bei einer der fixen Lichtlage des normalen Blattes entsprechenden Orientierung ausgesetzt wurden. Beide Hälften erhielten dann das Licht von entgegengesetzten Seiten schräg von außen in einem Einfalls-Winkel von 40—30° und hatten das Bestreben, die Lamina im entgegengesetzten Sinne zu drehen (vgl. Fig. 1).

Die Versuchsanstellung im Speziellen war folgende. Die Blätter steckten mit ihrem Stiel in dem gleichen Fläschchen, wie früher beschrieben. Das freie Ende des Blattstieles war mit schwarzer Gelatinegallerte bestrichen, ein Verfahren, daß sich aus früheren Versuchen her bewährt hatte (vgl. N. S. 404); doch dürfte die Methode von Gius mit Vaseline-Paraffin-Kohle (S. 1625) oder das oben beschriebene Haberlandtsche Verfahren ebensogut anwendbar sein. Die Medianlinie der Blattoberseite war wieder in ihrer ganzen Länge mit einem ca. $^1/_2$ cm breiten schwarzen Papierstreifen beklebt. Jede Blatthälfte, ob trocken oder benetzt, war zwischen zwei die Ober- und Unterseite bedeckenden Glimmerplättchen eingeschlossen, die ihrerseits am Rande durch kleine federnde Klammern aus dünnem Metalldraht oder Glaskapillarröhren zusammengehalten wurden, während die inneren Ränder der oberen Plättchen an dem erwähnten Papierstreifen angeklebt waren. Ihre definitive Stellung erhielten die Spreitenhälften durch einen aus gleichem Material (Draht oder Glas) hergestellten Winkel, dessen Schenkel auf der Blattunterseite quer zur Mittellinie entlang liefen und am Rande hakenförmig auf die Oberseite übergriffen. Bei Anwendung von Draht konnte in bequemerer Weise die eigentliche Biegung und Einstellung der Blatthälften zu einander erst zuletzt nach Montierung des Ganzen vorgenommen werden. Dank den Glimmerplättchen befanden sich die Blatthälften jede für sich genau in einer Ebene, nur unmittelbar neben der Mediane lag das eigentliche Krümmungsstück, das aber durch den Papierstreifen vom Licht abgeschlossen war. Die so vorbereiteten Blätter wurden unter Glasglocken untergebracht,

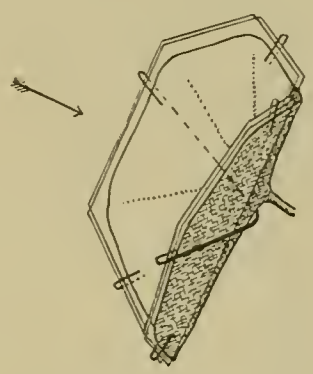


Fig. 1.

deren Wände bis auf einen mäßig breiten Spalt zum Eintritt des Lichtes mit schwarzem Papier ausgeschlagen waren und dauernd feucht gehalten wurden. Auch der Gelatinebelag des Blattstieles wurde zeitweilig mit Wasser benetzt. Mit besonderer Sorgfalt wurde darauf geachtet, daß Lichtquelle, Spalt und Blatt genau in einer Richtlinie lagen. Der Flammenabstand vom Blatt betrug ca. 35—40 cm; seitlich einfallendes Licht war ausgeschlossen. Die Blätter waren entsprechend dem schräg einfallenden Lichte so angeordnet, daß ihre Spitzen ziemlich steil abwärts gerichtet waren bei vertikaler Orientierung ihrer Symmetrieebene.

Zur genaueren Einstellung der Blätter bediente ich mich einer kleinen Hilfsvorrichtung, Der Neigungswinkel der Blatthälften wurde jedesmal auf ein Stück weißen Kartons aufgezeichnet und seine Halbierungslinie möglichst lang ausgezogen. Während ich nun schräg von hinten das eine Auge genau in die Verlängerung der Blattmediane einstellte und auf der anderen Seite des Blattes den Karton senkrecht zu dieser Linie so anordnete, daß Zeichnung und Blattkontur sich mit einander deckten, mußte dann die Halbierungslinie die jeweilige Stellung des Blattes zur Flammenmitte angeben. Nach Markierung der Flammenrichtung auf dem Karton konnte mittels Transporteurs die Ablenkung hinreichend genau abgelesen werden. In der normalen Ausgangsstellung wies die Halbierungslinie genau nach der Flammenmitte hin.

Mit dieser Methode wurden nun ebenfalls eine Reihe von Versuchen angestellt; von den beiden gleich großen Blatthälften war die eine trocken, die andere benetzt. Auch hier trat fast stets eine Stellungsänderung ein und zwar drehte sich das Blatt seitlich bald im Sinne der trockenen, bald im Sinne der benetzten Hälfte[1]). Ein Versuchsbeispiel sei hier wiedergegeben: Winkel der Spreitenhälften 115^0, Beginn: $1^1/_4$ Uhr. In ca. $3^1/_4$ Stunden Drehung nach der trockenen Hälfte zu um reichlich 15^0. Jetzt Neueinstellung unter Wechsel der Wasser-

[1]) Wird keine Neueinstellung vorgenommen, so stellt sich schließlich die eine Blatthälfte in die fixe Lichtlage ein, was in Anbetracht der günstigen Beleuchtung und des nur kurzen zurückzulegenden Weges verhältnismäßig schnell erfolgt (in einem Falle in $1^1/_2$ Stunde seitens der benetzten Spreite).

benetzung. Im Laufe der folgenden $2^1/_2$ Stunden Drehung im Sinne der benetzten Hälfte um 15^0. — Auch diese Versuchsserie bestätigt das, was oben schon gesagt wurde, daß nämlich die Reaktion unabhängig von der Benetzung der Lamina erfolgt und offenbar durch individuelle Differenzen der Spreitenhälften bedingt ist.

Bei dieser Sachlage erschien es mir weniger wichtig, die übrigen Versuche Haberlandts mit benetzten Blättern zu wiederholen, als Klarheit darüber zu gewinnen, ob und inwieweit Verschiedenheiten bereits an normalen, unbenetzten Blättern bestehen. Zu diesem Zweck gelangten die Blätter im Haberlandtschen Apparat nach den üblichen Vorbereitungen entweder ohne jede Bedeckung oder, was im Interesse einer zuverlässigen Flacherhaltung der Spreite vorzuziehen war, unter Auflegen und Befestigen eines Glimmerplättchens (vgl. S. 479) zur Verwendung; bei der anderen Anordnung war das letztere von vornherein gegeben. In beiden Versuchsreihen ergab sich das Resultat, daß bei Gleichheit der Blatthälften, der Intensität und des Einfallwinkels des Lichtes doch in der Mehrzahl der Fälle kein Gleichgewichtszustand existierte, vielmehr sich die Lamina der einen Lichtquelle zuneigte. Dabei gebrauchte ich im Haberlandtschen Apparat wieder die Vorsicht, bei der üblichen Neueinstellung das Blatt um 180^0 in der Ebene zu drehen, um die Spiegel zu wechseln. Wirkliche Gleichgewichtszustände kamen selten vor und basierten zum Teil, wie die Gegenprobe[1]) bewies, auf Starrheit des Blattes. Zahlenbeispiele dürften wohl überflüssig sein.

Nunmehr kam es mir noch darauf an, eine ungefähre, zahlenmäßige Bestimmung der existierenden Differenzen zu erhalten. Vorweg sei jedoch bemerkt, daß ich keinen Wert darauf legte, maximale Grenzwerte zu erlangen. Dies hätte nur auf Grund sehr zahlreicher Untersuchungen geschehen können. In der Methode folgte ich dabei Haberlandt, d. h. es wurden ungleich große Blattflächen bei gleicher Beleuchtung und gleiche Blattflächen bei verschiedener Beleuchtung miteinander verglichen.

[1]) D. h. durch Verdunklung des einen Spiegels, evtl. unter Fortnahme des Vertikalschirmes.

Ich beginne mit ersterer. Zunächst wurde bei gleichen Blatthälften festgestellt, welches die empfindlichere Hälfte war. Letztere wurde dann nach Neueinstellung teilweise verdunkelt. Dies geschah durch Befestigen eines schmalen Streifens schwarzen Kohlepapieres, und zwar so, daß ein Randsegment freiblieb. Benutzt wurden sowohl der Haberlandtsche Apparat[1]), als auch meine eigne Konstruktion. Je ein Beispiel sei näher ausgeführt:

1. Haberlandtscher Apparat. Beginn 1 Uhr 15. Wirksame Blatthälften zunächst gleich groß. Nach 3 Stunden Drehung um 22° im Sinne der linken Hälfte. Nunmehr Neueinstellung und Drehung um 180° sowie Verdunkelung der empfindlicheren Seite um über die Hälfte. Nach 2 Stunden deutliche Drehung nach der halbverdunkelten Seite, was sich nach Neueinstellung innerhalb von $2^1/_2$ Stunden in gleicher Weise wiederholt. Genaues, durch Kartonschablonen gewonnenes Größenverhältnis der Spreitenteile: 1 : 2,2.

2. Eigene Konstruktion. Winkel 102°. Beginn $11^1/_2$ Uhr. Bei gleicher Größe der Blatthälfte in $1^3/_4$ Stunden Drehung um reichlich 10° nach links. Neueinstellung und teilweise Verdunkelung der empfindlicheren Seite: In $5^1/_2$ Stunden Drehung um ca. 10° im Sinne der verdunkelten Hälfte. Größenverhältnis: 1 : 2.

Beide Beispiele lehren, daß selbst bei erheblicher Verkleinerung die empfindlichere Blatthälfte dauernd die Einstellung beherrschte, wenngleich eine sichtliche Verlangsamung der Reaktion erfolgte, ohne daß es jedoch zu einem Gleichgewichtszustand gekommen war. Nicht unerwähnt sei noch, daß bei einigen Versuchen die Empfindlichkeitsprobe mit gleichen Blatthälften fortfiel und die eine Seite aufs Geradewohl verdunkelt wurde, wobei naturgemäß das Risiko mit unterlief, das erste Mal die unrechte Seite zu treffen.

Bei der letzten Versuchsgruppe mit ungleicher Beleuchtung aber gleich großen Blatthälften, auf die Haberlandt besonderen Wert legt, wurde ausschließlich nur der Haberlandtsche Apparat verwertet. Entweder wurde zunächst mit gleicher Beleuchtung begonnen und nach Feststellung der empfindlicheren Blatthälfte die Intensität verändert, oder ich exponierte das Blatt sofort der ungleichen Beleuchtung; je nach dem Erfolge erwies sich dann eine Auswechselung der Spreite durch Drehung um

[1]) Eine exzentrische Anordnung des Vertikalschirmes habe ich im Gegensatz zu Haberlandt absichtlich vermieden, da hierdurch leicht Fehler zu Gunsten der verkleinerten Spreitenhälfte durch deren Mehrbelastung entstehen konnten.

180° in der Ebene als notwendig. Zwei Beispiele seien wieder ausführlicher mitgeteilt:

1. Beginn 11 Uhr. Zunächst gleiche Beleuchtung, in $2^1/_4$ Stunden nach zwischendurch erfolgter Neueinstellung je deutliche Drehung im Sinne der linken Hälfte. Jetzt Vergrößerung des linken Spiegelabstandes von 22 auf 32 cm von der Apparatmitte und Neueinstellung. In $5^1/_2$ Stunden Drehung um 18° nach links, d. h. im Sinne der schlechter beleuchteten Hälfte. Verhältnis der Beleuchtungsintensitäten 1 : 2[1]).

2. Beginn $11^1/_2$ Uhr. Beleuchtungsverhältnis von vornherein 1 : 2, Spiegelabstände links 31, rechts 22 cm. In $1^3/_4$ Stunden deutliche Drehung nach rechts, d. h. nach der helleren Seite hin. Jetzt Neueinstellung und Drehung um 180°, sehr bald schon deutliche Drehung nach links im Sinne der schwächer beleuchteten Seite; in $5^1/_4$ Stunden wurden 32° erreicht.

Auch diese Versuche zeigen also, daß selbst bei halb so starker Beleuchtung die empfindlichere Blatthälfte stets den Ausschlag gibt. Zusammenfassend können wir also den Schluß ziehen, daß die individuellen Unterschiede im physiologischen Verhalten der beiden Blatthälften gegenüber dem Licht sehr erheblich sind, so erheblich, daß auf dem von Haberlandt eingeschlagenen Wege Folgerungen für die Bedeutung der Epidermislinsen und deren Ausschaltung nicht statthaft sind. Die Frage, wie weit evtl. die Differenzen sich im Maximum verfolgen lassen, habe ich, wie schon erwähnt, nicht zu beantworten versucht, da es mir in erster Linie darauf ankam, ein Urteil über die Haberlandtschen Beobachtungen zu erlangen. Das von mir erreichte Zahlenverhältnis verdankt übrigens seine Feststellung einem kleinen Irrtum. Als ich nämlich die genaue Berechnung der Flächen längere Zeit nach Beendigung der Versuche im Winter auf Grund der sofort aufgenommenen Naturpausen durchführte, mußte ich die Entdeckung machen, daß meine ersten, oberflächlichen Schätzungen bei einer ganzen Reihe von Versuchen viel zu hoch ausgefallen waren. Es läßt sich daher auch vorläufig nicht sagen, ob der extreme Fall von 1 : 4,8, wie ihn Haberlandt angibt, erreichbar ist. Letzteren halte ich übrigens nicht für exakt bewiesen. Hier trat zunächst

[1]) In bezug auf die Berechnung der Lichtdifferenzen sei auf Haberlandt (IV, S. 411) verwiesen, dessen Maße mit den meinigen übereinstimmen. Bemerkt sei noch, daß die Einfallswinkel 58 und 48° betrugen, d. h. um 10° differierten, was bei der Helligkeitsberechnung schon berücksichtigt worden ist.

eine Drehung um 10° ein, dann unterblieb jegliche Bewegung obwohl doch die Beleuchtungsunterschiede den Gegensatz auf ca. die Hälfte herabgesetzt hatten. Am nächsten Tage wiederholte sich dasselbe Spiel, und am dritten vergilbte das Blatt wie Haberlandt besonders hervorhebt. In solchen Fällen wo ein annähernder Gleichgewichtszustand herrscht, ist es, wie ich schon früher erwähnte (S. 480) durchaus unerläßlich, durch eine Gegenprobe sich von der Reaktionsfähigkeit des Blattes zu überzeugen; das Vergilben sprach jedenfalls nicht für eine solche.

Für sehr wahrscheinlich halte ich es, daß sowohl Haberlandts als auch meine Zahlenangaben in gewisser Beziehung späterhin eine Korrektur zu erfahren haben werden, da manche Voraussetzungen, die unseren Versuchen zum Teil zugrunde liegen, sich in ihrer Tragweite noch nicht ganz überblicken lassen und erst näher geprüft werden müssen. So käme die Frage in Betracht, welche Bedeutung die Größe des Einfallswinkels für die Perzeption besitzt, namentlich mit Rücksicht auf die letzte Versuchsreihe. Ferner ist noch nicht untersucht, ob und welche Unterschiede zwischen den einzelnen Partien der Lamina in bezug auf Perzeptionsvermögen bestehen, etwa zwischen Rand und Mitte. Die Versuchsanordnung brachte es z. B. mit sich, daß die verkleinerte Hälfte relativ mehr Randpartieen enthält als die größere. Schließlich machte sich auch der Mangel jeglicher Angaben über Reaktions- und Präsentationszeit bei den heliotropischen Bewegungen der Blätter fühlbar. — Eine hinreichende Erklärung für den einseitigen Ausfall der Haberlandtschen Versuche vermag ich nicht zu geben. Da ein Spiel des Zufalls kaum in Betracht kommen kann, wäre vielleicht daran zu denken, daß unter gewissen Umständen schon bei der Entfaltung der Blätter eine bestimmte Hälfte eine andere Ausbildung erfährt als die andere. Voraussetzung wäre dabei aber, daß die Blätter im Versuch stets in gleichem Sinne orientiert waren.

III.

Im Vorstehenden glaube ich gezeigt zu haben, daß die letzte Mitteilung Haberlandts neue Beweise für eine merkliche Mitwirkung der Papillen bei der Perzeption des Lichtes nicht erbracht hat. In gleicher Weise vermochte sie nicht die

dawidersprechenden Tatsachen und Einwände zu entkräften. Trotzdem möchte ich nicht ganz die Möglichkeit bestreiten, daß die Papillen unter gewissen Umständen z. B. im Schatten eine fördernde (stimulierende) Wirkung in geringem Grade auszuüben vermögen, eine Feststellung, die, wenn sie exakt durchgeführt wäre, Bedeutung genug besäße. Allerdings läge hierin keineswegs ein Anerkenntnis der Haberlandtschen Theorie, denn neben der Annahme von »Stimulatoren« erscheint die weitere Voraussetzung einer gesetzmäßigen Verteilung von Licht und Schatten auf der Epidermisinnenwand, wie sie in der bekannten Weise den eigentlichen Kern der Theorie ausmacht, durchaus hypothetisch und keineswegs selbstverständlich. Gleichberechtigt damit ist der schon von Kniep (S. 141) angeregte Gedanke, daß infolge ihrer stärkeren Konzentration durch die Linsenwirkung die Lichtstrahlen auch dann noch eine Reaktion des Blattes ermöglichen, wenn die Beleuchtungsverhältnisse im allgemeinen nicht mehr dazu ausreichen[1]). Die Frage, ob die Perzeption selbst in der Epidermis oder in dem darunter liegenden Gewebe vor sich geht, bleibt vollständig unberührt.

Um unser Problem weiter zu fördern, schien es mir unumgänglich notwendig zu prüfen, ob die Epidermis überhaupt eine Rolle bei der Perzeption spielt, wobei die speziellen Eigenschaften ihrer Außen- bezw. Innenwände ganz in den Hintergrund zu treten hätten. Ich stellte mir daher die Frage, ob ein Blatt, dessen obere Epidermis entfernt bezw. abgetötet ist, das Licht noch zu perzipieren und sich zum Licht einzustellen vermag, eine Frage, die in positivem Sinne zu beantworten ist. Daß hierbei ganz erhebliche Schwierigkeiten zu erwarten waren, bedarf keiner Erwähnung. Namentlich in zweifacher Hinsicht mußten solche hervortreten, einmal in dem Auffinden einer Methode, die Epidermis in

[1]) Nicht im Widerspruch damit steht, daß gleichzeitig mit der Lichtkonzentration ein Teil der perzipierenden Fläche dem Licht entzogen wird, denn es läßt sich leicht der Nachweis führen, daß eine bis auf ein drittel und darüber verdunkelte Spreite sich sehr wohl zum Licht einzustellen vermag. Unter sehr schiefem Winkel auftreffende Strahlen, die im Sinne der Stahlschen Erklärung (II, S. 204) durch Totalreflexion ins Blattinnere gelangen, können allerdings, wie Haberlandt (IV, S. 413) Kniep gegenüber richtig betont, ihres regellosen Verlaufes wegen nicht in Betracht kommen; sie sind aber auch viel zu schwach dazu.

sicherer Weise außer Funktion zu setzen, sodann in der Auswahl und geeigneten Behandlung des Pflanzenmaterials, damit die sich stets einstellenden Schädigungen auf ein Minimum beschränkt blieben. Tatsächlich bedurfte es einer größeren Zahl von Vorversuchen und Übungen, um wirklich brauchbare und zuverlässige Resultate zu erzielen. Unter diesen Umständen dürfte daher eine etwas eingehendere Beschreibung der Versuchsmethodik am Platze sein.

Da es sich sehr bald herausstellte, daß das gänzliche Entfernen der Epidermis durch Abziehen, wie es sich übrigens in leichter Weise bei dickfleischigen Blättern z. B. der Crassulaceen ausführen läßt, zu große Schädigungen zur Folge hat, ein Anästhesierungsverfahren aber nicht genügende Sicherheit bot, so blieb nur die Möglichkeit übrig, die Epidermis abzutöten. Chemische Giftmittel sowie die Anwendung von Hitze in Form von heißen Flüssigkeiten oder Dampf zeigten nicht die gewünschten Erfolge, da die Wirkung zu ungleich und nicht genügend zu kontrollieren war. Eine gewisse Ausnahme machte nur die galvano-kaustische Methode d. h. die Anwendung eines durch den galvanischen Strom erhitzten, dünnen Platindrahtes. Da sie sich aber nur für kleine Flächen eignet, so wurde sie zugunsten eines von mir definitiv angewandten mechanischen Verfahrens aufgegeben. Dieses lehnte sich an die technischen Methoden des Schleifens und Polierens von Holz und Metall an. Der leitende Gedanke war, minimale Risse und Wunden in der Epidermisaußenwand hervorzurufen und so den Tod der Zellen herbeizuführen. Im speziellen gestaltete sich die Methode in folgender Weise: ein Flöckchen Watte wurde in ein kleines Stück sogenanntes Batistleinen eingewickelt und in einen am Ende eines stäbchenförmigen, hölzernen Handgriffes befindlichen Spalt seitlich eingeklemmt. Nach Auftragen des Schleifmittels auf den noch nicht erbsengroßen Stoffballen begann dann die Schleifarbeit, die naturgemäß mit der äußersten Vorsicht ausgeübt wurde. Nur das erste Mal wurde die Watte mit Wasser befeuchtet, späterhin sorgte der überschüssige Zellsaft für Anfeuchtung und zwar so reichlich, daß der Überschuß mit Fließpapier entfernt werden mußte. Für feinere und schwierigere Stellen,

namentlich in der Nähe der Blattnerven, diente ein besonderes Instrument. Durch engspiraliges Aufrollen eines schmalen Streifens gewöhnlichen Schreibpapieres stellte ich mir ein Papierstäbchen mit möglichst feiner Spitze her. Diese wurde durch Anfeuchten mit Wasser und oberflächliches Abschaben der scharfen Kanten glatt und geschmeidig gemacht und diente zum Verreiben des Schleifmaterials.

Als Schleifmittel diente Glas- und Bimsteinpulver. Schmirgel eignete sich nur wenig, auch störte die dunkle Farbe desselben insofern, als einzelne Körnchen sich in den Epidermiszellen festsetzten und dort naturgemäß das Licht abschwächten. Sehr wichtig für das Gelingen ist die Gleichförmigkeit und der Feinheitsgrad des Materials. Selbst die allerfeinsten käuflichen Nummern mußten mehrmals geschlemmt werden.

Recht schwierig gestaltete sich die Frage nach dem Pflanzenmaterial. Daß die Blätter möglichst dick sein müssen, ist eine naheliegende Forderung, deren Verwirklichung aber deshalb schwierig ist, weil die meisten derartigen Blätter nur ein sehr geringes, selbständiges Einstellungsvermögen gegenüber dem Licht haben, wie z. B. Sedum, oder nicht transversalheliotropisch sind, wie z. B. Peperomia. Nach wenigen Versuchen zu urteilen, macht Bryophyllum hierin eine Ausnahme, das aber eine andere wichtige Forderung nicht erfüllt. Schon allein um das darunter liegende grüne Gewebe vor Verletzungen zu bewahren, ist es wünschenswert, daß die Epidermiszellen möglichst hoch und groß sind. Letztere Eigenschaft ist aber insofern noch unumgänglich notwendig, als der Erfolg der Behandlung jederzeit leicht mit bloßem Auge und mit der Lupe verfolgt werden muß, und somit erst die Gewähr für die Zuverlässigkeit der Resultate gegeben werden kann. Die Epidermiszellen von Bryophyllum sind hierzu zu klein, dagegen entsprechen den gestellten Bedingungen am meisten zwei alte Bekannte, Begonia semperflorens und Schmidtiana, mit denen ich dann auch ausschließlich arbeitete[1]). Hier sind die Blätter relativ dick und zwar hauptsächlich auf Kosten der beiderseitigen sehr großen Epidermiszellen, während das grüne Gewebe (Palisaden- und Schwamm-

[1]) Sehr geeignet für Probeversuche ist Tradescantia viridis, die aber mangels gestielter Blätter vorläufig nicht weiter berücksichtigt werden konnte.

parenchym) nur einen sehr kleinen Raum einnehmen. Die obere Epidermis ist außerdem in der bekannten Weise schwach papillös, ein Faktor, der die einzelnen Zellen noch leichter erkennbar macht. Im Gegensatz zu der als Warmhauspflanze gezogenen B. Schmidtiana ist das Material von B. semperflorens je nach der Kultur recht ungleichartig. Pflanzen, die in feuchter Luft und im Schatten gestanden hatten, besaßen sehr dünne Blätter, die auch sonst infolge ihrer Zartheit und Empfindlichkeit wenig zu unseren Versuchen geeignet waren. Es mußte daher möglichst für Abhärtung gesorgt werden, wie sie für Pflanzen, die fürs Freie oder für Zimmerkultur bestimmt sind, allgemein üblich ist. Namentlich ältere Pflanzen der letzteren Art, die zu mehreren Exemplaren in einem Topf gezogen und dementsprechend nicht so reichlich ernährt waren, eigneten sich ihrer kleineren Blätter wegen besonders gut. Ihre Sprosse gelangten entweder an der Mutterpflanze oder, was vorzuziehen war, als bewurzelte Stecklinge zur Verwendung, ein Verfahren, das ich auch ausschließlich bei B. Schmidtiana anwandte. Derartiges Material reagierte allerdings langsamer als Keimpflanzen, diese waren aber offenbar zu empfindlich. Zu beachten ist, daß das Reaktionsvermögen mancher Individuen und namentlich mancher Rassen offenbar infolge ihres sehr hohen Lichtbedürfnisses, wie Kontrollversuche zeigten, ein sehr schlechtes ist und sie für unsere Zwecke ungeeignet macht. Erwähnt sei noch, daß die Pflanzen einige Tage vor dem Versuch bei etwas gedämpftem Licht gehalten wurden, wobei auch eine möglichst flache Ausbreitung der Lamina erzielt wurde. Haarbildungen, wie sie sich bei den von mir gebrauchten Schmidtiana-Exemplaren übrigens nicht sehr reichlich fanden, störten gar nicht. Bei vielen, doch nicht allen semperflorens-Blättern erkennt man auf der Oberseite zerstreut liegende, kleinere, dunkele Punkte, die sich unter der Lupe als kleine Vertiefungen herausstellen. Mikroskopische Quer- und Flächenschnitte zeigten, daß es sich um kleine Einsenkungen, hervorgerufen durch geringe Verkürzung der Epidermiszellen, handelt, an derem Grunde je ein kleines Drüsenköpfchen sich befindet (vgl. Fellerer S. 29). Auf diese Stellen wurde naturgemäß bei der Behandlung besonders geachtet, sie boten aber keine Schwierigkeiten und verschwanden.

Die Veränderungen, die an den Blättern während und nach der Behandlung äußerlich sichtbar wurden, sind sehr charakteristisch und für die Beurteilung der Versuche wichtig. Die erste Wirkung kam darin zum Ausdruck, daß die bearbeitete Fläche bei geeigneter Haltung zum Licht direkten Spiegelglanz annahm. Eine genauere Betrachtung unter der Lupe zeigte, daß die Papillen vollkommen verschwunden und die Außenwände glatt geworden waren. Ohne weiteres Zutun veränderte sich aber das Bild ziemlich schnell, indem die Außenwände sich nach innen einbeulten; der verdunstende Zellsaft zog sie nach innen. Mikroskopische Präparate von derartigen Stellen zeigen dann bei starker Vergrößerung, daß speziell an den Ansatzstellen der Querwände Risse in der Außenwand entstanden waren, die das Austreten des Zellsaftes und den Tod der Zelle herbeigeführt hatten. Hierbei durfte die Kontrolle jedoch nicht stehen bleiben, denn die Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers oder eines Ausheilens der Wunden war nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen und wurde auch stets bis zum Schluß des Versuches im Auge behalten. Weiterer Verdunstung überlassen, sanken nunmehr die abgetöteten Epidermiszellen allmählich unter Zerknitterung ihrer Querwände ganz zusammen, bis Innen- und Außenwand sich mehr oder minder berührten. Während dieser Zeit ist strengste Beobachtung des Blattes nötig, da gegebenenfalls durch vorübergehendes Bedecken mit feuchtem Fließpapier oder auch Anfeuchten mit Wasser ein zu starkes Austrocknen verhindert werden muß was den sofortigen Tod des darunterliegenden Gewebes zur Folge hätte. Jetzt bietet es auch keine Schwierigkeiten mehr, definitiv zu entscheiden, welche Epidermiszellen tot sind und welche noch leben. Letztere bilden zu den toten, zusammengesunkenen Partien eine scharf abgesetzte Erhöhung; selbst vollständig isolierte Zellen heben sich so deutlich ab, daß sie nicht übersehen werden können. Dabei ist aber auch die außergewöhnliche Größe dieser Zellen zu berücksichtigen. Bei einer Höhe von $^1/_4$—$^1/_3$ mm und darüber nimmt die obere Epidermis mehr als die Hälfte der ganzen Blattdicke ein; in der Fläche maß ich bei B. semperflorens Zelldurchmesser von $^1/_8$—$^1/_5$ mm. Nach der ersten Bearbeitung sind solche Fehlstellen stets vor-

handen und müssen durch weitere, in zeitlichen Abständen mehrmals wiederholte Überarbeitungen beseitigt werden. Besonders die Unregelmäßigkeiten der Blattnerven und des Randes geben hierzu häufiger Anlaß.

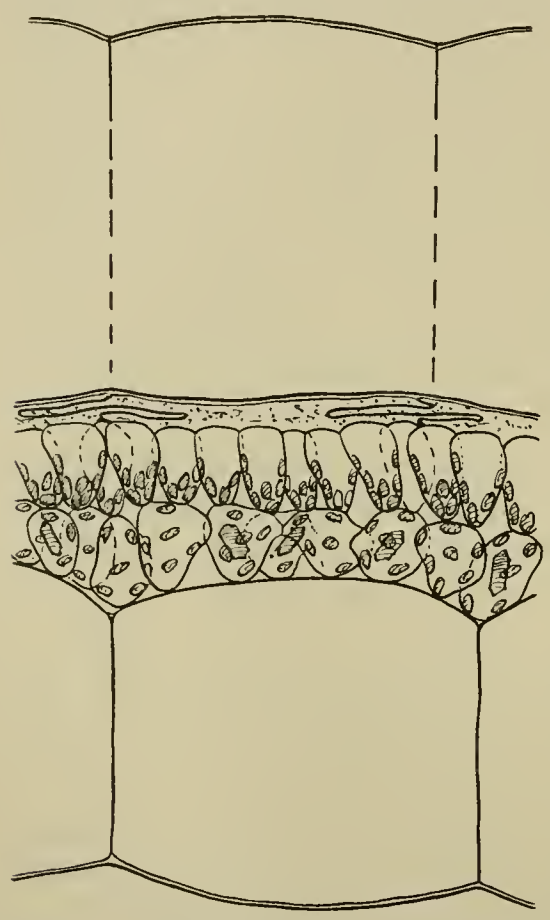


Fig. 2. Blattquerschnitt durch den abgeschliffenen Teil von Beg. semperflorens nach Beendigung des vollständigen Versuches. Das Material stammt vom Versuch 1 (S. 497). Die ursprüngliche Form der oberen Epidermis ist punktiert eingetragen (gezeichnet nach Präparaten durch den intakten Teil desselben Blattes).

Das so erhaltene Resultat ist ein definitives. Eine genaue mikroskopische Nachprüfung zeigte immer wieder, daß bis zum vollständigen Abschluß des ganzen Versuchs keine Veränderungen mehr eingetreten waren, wie dies auch schon äußerlich beobachtet werden konnte (vgl. Fig. 2). Vor allem ist wichtig, daß Regenerationserscheinungen niemals bemerkt wurden. Dies liegt zweifellos an der Art der Behandlung, sowie an der Eigentümlichkeit der Spezies. Bei Tradescantia viridis z. B. sah ich sie nach längerer Zeit häufiger von den Palisaden ausgehen; wie ich noch anderen Orts näher auszuführen gedenke, war hier aber auch nicht das Austrocknungsverfahren angewandt worden.

Die abgetöteten Blattpartien sind naturgemäß gegen Wasserverlust außerordentlich empfindlich. In einzelnen Fällen wurden daher die Pflanzen während des eigentlichen Versuchs unter feuchten Glasglocken im dampfgesättigten Raum gehalten. Empfehlenswerter ist dagegen die Anbringung eines Transpirationsschutzes durch vorsichtiges Überstreichen einer dünnen Schicht von reiner, weißer Vaseline. Derartige Pflanzen bedürfen, wie ich erst gegen Ende meiner Untersuchungen erfuhr,

keines besonderen Schutzes durch Glocken, wie ich sie vordem stets angewandt hatte. Der Gebrauch dieses Mittels, das mit den Spaltöffnungen der Blattunterseite nicht in Berührung kommen darf, bietet noch einen weiteren Vorteil. Die abgestorbene Epidermis erscheint häufig infolge des Luftgehaltes der toten Zelllumina silberglänzend, was den Strahlengang des Lichtes ungünstig beeinflussen muß. Durch die Vaseline wird diesem Übelstande abgeholfen.

Bis zur endgültigen Vollendung der Versuche blieben noch einige weitere Schwierigkeiten zu überwinden. Zunächst war die Frage nach der Größe des zu behandelnden Blattstückes zu entscheiden. Verhältnismäßig ungünstige Erfahrungen machte ich mit Blättern, deren gesamte Epidermis abgetötet war. Dies ist insofern verständlich, als zweifellos die Ausdehnung der Wunde in gewisser Proportion zu der Schädigung steht. Zu berücksichtigen ist dabei, daß nicht allein die direkte Wundwirkung, sondern vor allem auch Infektions-, Fäulnis- und Zersetzungsprozesse schädigend eingreifen und dem Blatt leicht ein vorzeitiges Ende bereiten. Auch die Behandlung des Blattrandes macht Schwierigkeiten, namentlich wenn er nicht, wie bei manchen Pflanzen, ziemlich glatt ist. Da hier die Epidermiszellen kleiner sind, wird bei gründlicher Bearbeitung das darunterliegende Gewebe leicht verletzt und der Rand stirbt ab. An und für sich schadet das nichts, ja in einigen Fällen habe ich sogar den Rand vorher mit Erfolg abgeschnitten, aber die Gefahr einer Infektion oder Fäulnis war in entsprechendem Maße vergrößert und hob den Vorteil so ziemlich auf. Unter diesen Umständen war es zweckmäßig, nur einen mittleren Teil des Blattes zu bearbeiten, dagegen einen mehr oder minder breiten Randstreifen intakt zu lassen und durch aufgeklebtes Staniol oder schwarzes Papier, das über den Rand nach der Unterseite übergriff, vor jeglicher Belichtung zu schützen.

Eine recht störende Folgeerscheinung, die sich um so mehr bemerkbar macht, je größer die abgetötete Blattfläche ist und meist besondere Gegenmaßnahmen erforderte, war das Einrollen der Blattfläche. Infolge des Turgor- und Zellsaftverlustes schrumpften beim Eintrocknen die Epidermiszellen zusammen und bewirkten ein zum Teil recht erhebliches Aufwärtsrollen

der Ränder bezw. der Spreitenhälften, zumal die letzteren sowieso nie genau in einer Ebene lagen. Bei Beg. Schmidtiana trat dies noch mehr hervor als bei B. semperflorens. Hiergegen kamen verschiedene Versteifungseinrichtungen zur Anwendung und zwar aus ganz dünnem Draht oder Glas. Der Blattunterseite angeschmiegt lief der Draht von einem Blattrande zum anderen und griff mit seinen Enden hakenförmig auf die Oberseite über, wo ihm je ein Stückchen Staniol zur Unterlage diente, sofern nicht der Rand überhaupt damit ganz beklebt war. Ein System von 2—4 solcher z. T. sich kreuzender Versteifungen hielt die Blattfläche dann hinreichend in der ursprünglichen Lage fest. Gegenüber dem Draht verdienen solche aus ganz dünnen Glaskapillaren, wie sie sich nach einiger Übung leicht

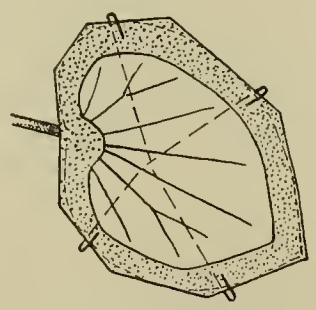


Fig. 3. Der intakt gebliebene Blattrand ist mit Staniol verklebt. Zwei Versteifungen sorgen für Flacherhaltung der Lamina.

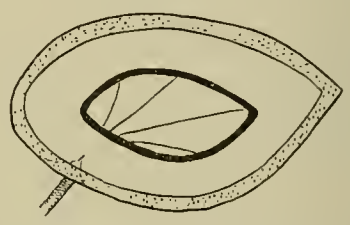


Fig. 4. Der äußerste, punktiert gezeichnete Rand ist mit Staniol verklebt. Nach innen zu folgt mattschwarzes Papier (vollkommen weiß gehalten), dessen innere Kontur durch einen schmalen, schwarz gezeichneten Kohlepapierstreifen überdeckt ist.

herstellen lassen, den Vorzug, da sie nicht schädigend wirken können und größere Steifheit besitzen.

Wesentlich erleichtert wird die Versteifung, wenn der Blattrand selbst intakt bleibt und somit als Stütze dient, um so mehr je breiter er ist (vgl. Fig. 3). Dieser Umstand wurde sogar ausschließlich in denjenigen meiner Versuche verwertet, wo die »eingefetteten« Blätter in ziemlich trockener Luft verblieben und somit einer weitgehenden Anwendung von Papier und Klebmitteln nichts im Wege stand (vgl. Fig. 4). Der ca. $^3/_4$—1 cm breite Randstreifen wurde mittels Gelatine mit mattschwarzem Papier verklebt, so daß das letztere mit seinen inneren Konturen etwas auf die abgeschliffene Fläche, die ungefähr ein drittel der ganzen Spreite einnahm, übergriff. Die herzförmig eingeschnittene und etwas trichterförmig gestaltete

Blattbasis wurde sowohl von oben als wie von unten in gleicher Weise und mit dem gleichen Material lichtdicht abgeschlossen. Zur größeren Sicherheit wurde der ganze äußere Rand noch ringsherum mit einem schmalen Streifen Staniol, der nach der Ober- und Unterseite umgeknifft war, dicht verklebt. Zu gleichem Zwecke wurde auch der innere Saum der schwarzen Papierbedeckung noch mit schmalen Streifen von Kohlepapier überdeckt; sie wurden an Stelle der etwas spröden Gelatine mit Vaseline lose befestigt, damit sie sich selbst den kleinsten etwa noch vorhandenen Spalten elastisch anschmiegen und sie verdecken konnten. Zur Aussteifung wurden noch auf der Blattunterseite kreuzweise einige schmale Papierstreifen aufgeleimt, wodurch jede Formänderung und Lockerung des Verbandes, der natürlich unter steter Kontrolle blieb, verhütet wurde. Mit diesen Maßnahmen war jedenfalls die Gewähr für vollkommenen Lichtabschluß der nicht polierten Teile durchaus gegeben. — Nicht unerwähnt möchte ich allerdings lassen, daß dieses Verfahren, obwohl nach meinen Erfahrungen das zuverlässigste, abgesehen von seiner Umständlichkeit den Nachteil in sich birgt, daß offenbar infolge von Licht- und Luftmangel die Randpartien über eine gewisse Zeit hinaus ziemlich leicht zu kränkeln beginnen.

Waren die Vorbereitungen in einer der beschriebenen Formen ausgeführt, so war es bis zur definitiven Ausführung des Versuches nur noch ein kleiner Schritt. Die Methode ist die von früher her bekannte. Die Blattstiele wurden verdunkelt und zwar meist durch mehrfaches Umwickeln mit schwarzem Kohlepapier, oder seltener mit Staniol. Am Stielansatz wurde die oberseitige Epidermis, wenn dies nicht schon früher geschehen war, stets mit einem Stückchen Staniol bedeckt, um eine Beleuchtung desselben durch die Lamina hindurch zu verhüten. Die Sproßachsen der stets in Blumentöpfen befindlichen Versuchspflanzen wurden durch mehrfaches Befestigen an Blumenstäben vollkommen unbeweglich gemacht. So vorbereitet fanden die Pflanzen Aufstellung bei einseitiger Beleuchtung mit Ausschluß direkten Sonnenlichtes und zwar entweder unter Glasglocken, die zur Hälfte mit schwarzem Papier ausgeschlagen waren und je nach Bedürfnis feucht oder trocken gehalten wurden, oder

in einfachen, schwarz ausgeschlagenen Holzkisten, deren offene Seite dem Licht zugekehrt war. Die Versuche fanden im Laufe des Sommers zum größeren Teil im Gewächshaus, z. T. im Laboratorium statt und zwar bei verschiedenen Helligkeitsgraden. Die Blätter befanden sich dem seitlich, schräg von oben einfallenden Licht gegenüber in Flankenstellung evtl. mit kleineren Abweichungen derart, daß die Blattspitze bald vom Licht etwas fort, bald ihm ein wenig zugekehrt war. Die selten ganz ebene Blattfläche war so orientiert, daß ihre Symmetrieebenen entweder genau vertikal oder ca. 10—20° nach hinten (vom Licht fort) übergeneigt waren. Bald war die große, bald die kleine Blatthälfte dem Licht zugekehrt.

Bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse[1]) wird naturgemäß darauf Rücksicht zu nehmen sein, daß trotz aller Vorsichtsmaßregeln eine gewisse Schädigung der Pflanzen sich nicht vermeiden läßt. Am deutlichsten kam dies in der Lebensdauer der behandelten Objekte zum Ausdruck. Namentlich in der ersten Hälfte meiner Untersuchungen war es ein nicht geringer Teil, der bereits nach wenigen Tagen abzusterben begann, während ein anderer sich zwar einige Tage länger am Leben erhielt, aber doch im Aussehen und Farbe deutliche Spuren des Verfalls zeigte. Es ist klar, daß derartige Fälle ohne weiteres auszuscheiden hatten. Aber auch selbst dann, wenn solche äußeren Merkmale nicht sogleich erkennbar waren — nach ca. 1—1 $^1/_2$ Wochen zeigten sich fast stets kleinere defekte Stellen — darf es nicht wunderbar erscheinen, wenn die Reaktionen ziemlich ungleich ausfielen. Alle Zwischenstufen zwischen den Extremen eines völligen Stillstandes und dem vollkommenen Erreichen der fixen Lichtlage gelangten zur Beobachtung, wobei die steten Verbesserungen der Versuchsanordnung sich in günstigstem Sinne bemerkbar machten. Entscheidend für unsere Frage ist aber die Tatsache, daß bei einer größeren Zahl durchaus einwandfreier Versuche

[1]) Es bedarf keiner besonderen Betonung, daß drehende Kräfte, etwa infolge von ungleicher Belastung der Blatthälften, nicht in Betracht kamen. Dazu sind einmal die Blattstiele zu kräftig gebaut, andererseits sind sie für gewöhnlich so an der Lamina inseriert, daß die letztere trotz ihrer Asymmetrie von ihrer Verlängerung in zwei gleich große Hälften geteilt wird.

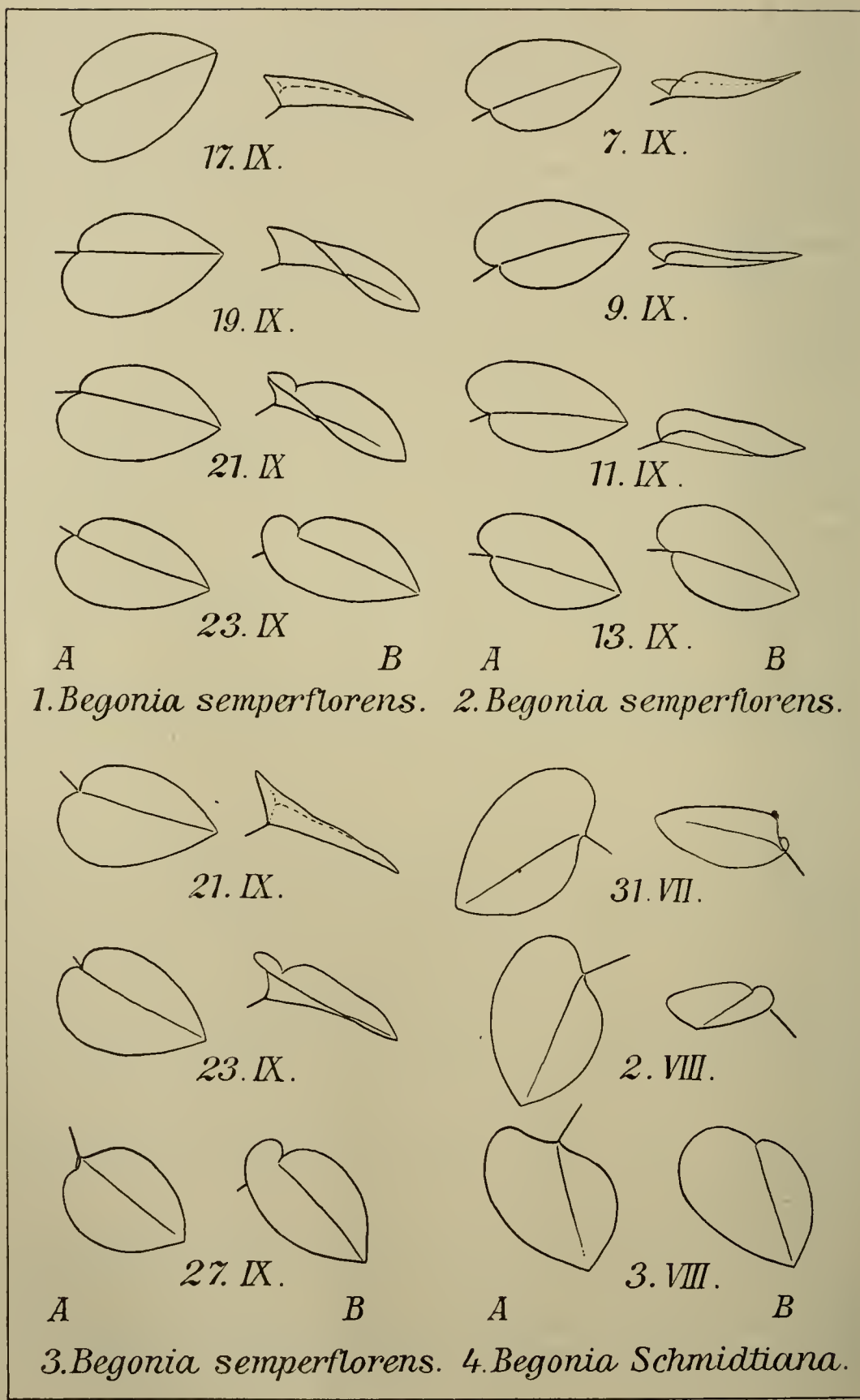
nicht nur schlechthin positive Erfolge erzielt sondern auch die günstige Lichtlage wirklich erreicht wurde.

Die Bewegung selbst ist zweifellos durchschnittlich langsamer, wenngleich in einzelnen Fällen die Verzögerung ganz minimal war, ja ganz fehlte. Als Kontrollobjekte dienten entweder Blätter desselben Sprosses — es wurde der Durchschnitt genommen zwischen einem jüngeren und einem älteren als das Versuchsblatt — oder solche von entsprechenden Vergleichspflanzen. Die Lichtlage wurde günstigstenfalls bei B. semperflorens in ca (3)[1]) 5—6, bei B. Schmidtiana in ca. 3—4 Tagen erreicht, während Kontrollblätter bis zu 1—2 Tagen weniger Zeit gebrauchten. Offenbar hängt es mit dem Wundshock zusammen, daß am ersten und evtl. auch am zweiten Tage nach der Operation die Reaktion noch nicht oder nur sehr langsam einsetzte. Übrigens dürfte zu erwägen sein, ob nicht die Reste der zerstörten Epidermis den regulären Gang der Lichtstrahlen ungünstig beeinflussen. Gegenüber meinen früheren Gelatineversuchen erscheinen die Zahlen verhältnismäßig hoch, es ist aber zu berücksichtigen, daß, wie ich schon früher erwähnte, die Art des Materials hier eine ganz andere ist, und die Kontrollblätter selbst sich ebenfalls träger in ihren Bewegungen erwiesen.

Einige Versuche seien im Folgenden näher skizziert. Da es mit Schwierigkeiten verbunden ist, eine zahlenmäßige Darstellung des Reaktionsverlaufes zu geben, habe ich die wichtigeren Stadien durch je zwei Umrißzeichnungen unter Fortlassung des Verbandes illustriert, von denen die eine (A) direkt von oben (die Lichtseite dem Beschauer zugekehrt), die andere (B) von der Lichtseite her in genau horizontaler Richtung aufgenommen ist. Etwaige Winkelangaben für die Mittelrippe beziehen sich stets auf diejenige Horizontale, die senkrecht zum stärksten Lichteinfall verläuft. Die Richtung des stärksten Lichteinfalls verlief schräg von oben.

1. Begonia semperflorens. $^2/_3$ der Lamina ist mit schwarzem Papier verdunkelt; Aufstellung am Laboratoriumsfenster in offenem Kasten (vgl. S. 494 bezüglich der näheren Ausführung). Orientierung des Blattes: Annähernd Flankenstellung, Mittelnerv ca. 25° nach hinten verschoben, fast wagerecht, Medianebene ca. 10° nach hinten übergeneigt; große Blatthälfte vorn. Beginn: 17. Sept. 09 nachmittags.

[1]) Die eingeklammerte Zahl bezieht sich auf eine jüngere Pflanze.



1. Begonia semperflorens. 2. Begonia semperflorens.

3. Begonia semperflorens. 4. Begonia Schmidtiana.

18. Sept. geringes Vorrücken der Blattspitze und Beginn einer leichten Drehung.

20. Sept. Eintritt der Spitze in den vorderen Quadranten.

23. Sept. Fixe Lichtlage; seit dem vorhergehenden Tage kaum noch verändert. Versuchsdauer: nicht ganz 6 Tage. Als Kontrolle dienten die Blätter desselben Sprosses, die genau die gleiche Position innehatten; ihre Stiele waren nicht verdunkelt[1]). Das nächst jüngere Blatt, das anfänglich in der Entfaltung begriffen war, ist noch nicht so weit wie das Versuchsblatt; die beiden nächst älteren Blätter haben ungefähr gleichen Schritt mit ihm gehalten, das eine ist vielleicht um ein geringes früher in die Lichtlage eingetreten.

2. Begonia semperflorens. Ein schmaler Randstreifen ist intakt und mit Staniol bedeckt. Der mittlere bearbeitete Teil ist mit Vaselin bestrichen. Versteifungseinrichtungen sind vorhanden (vgl. S. 494). Aufstellung im Gewächshaus unter Glasglocke. Orientierung des Blattes: Flankenstellung; Mittelnerv ca. 20° nach hinten abgelenkt. Medianebene ca. 10° nach hinten übergeneigt. Kleine Blatthälfte vorn. Beginn 7. Sept. 09 nachmittags.

9. Sept. Nach zeitweiligem Stillstand erste merkliche Drehung.

13. Sept. Einstellung in die günstige Lichtlage, wie sie von den Kontrollblättern desselben Sprosses ca. 24—36 Stunden vorher erreicht worden war. Versuchsdauer: nicht ganz 6 Tage.

3. Begonia semperflorens. Dieselbe Versuchsanordnung wie bei 1. Beginn 21. Sept. Große Blatthälfte vorn.

27. Sept. Nur wenige Grade fehlen an der fixen Lichtlage. Dies gilt auch für die Kontrollblätter desselben Sprosses, die, wenn auch um ein weniges früher, nicht ganz vollständig in die günstige Lichtlage einrückten.

4. Begonia Schmidtiana. Versuchsanordnung wie bei 2. Aufstellung unter Glasglocke im Gewächshaus. Blattorientierung: ungenaue Flankenstellung. Mittelrippe ca. 30° nach vorn abgelenkt. Bei einer Neigung der Medianebene um 15° nach hinten und erhobener Blattspitze zeigt die Vorderansicht (B) nur die Blattunterseite. Die kleine Blatthälfte liegt vorn. Beginn 31. Juli. Am 3. August Erreichen der fixen Lichtlage nach $3^1/_2$ Tagen. Kontrollblätter mit verdunkeltem Stiel und entsprechender Ausgangslage brauchten an einer benachbarten Pflanze 3—6 Tage dazu. — Dasselbe Blatt wurde gleich darauf zu einem Versuch mit direkt entgegengesetztem Lichteinfall benutzt. Zunächst erfolgte deutliche Reaktion im Sinne einer Einstellung, sodann trat Stillstand ein. Es zeigte sich, daß die Ansatzstelle des Blattstieles im Absterben begriffen war.

IV.

Aus den beschriebenen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß das Laubblatt von Begonia auch ohne jegliche Mitwirkung

[1]) Da die Blattstiele von Begonia semperflorens nach Haberlandt (II, S. 365) heliotropisch unempfindlich sind, so spielt ihre Verdunkelung keine wesentliche Rolle, obwohl sie bei den Versuchsblättern selbstverständlich stets angewandt wurde. Da der Verband eine gewisse Hemmung der Blattbewegung mit sich bringen dürfte, so sind hier wie in Versuch 2 und 3 die Werte der Kontrollblätter sogar zu niedrig angegeben.

der Epidermis das Licht zu perzipieren und sich selbst in die günstige Lichtlage einzustellen vermag. Der Schluß, daß die Epidermis unter normalen Verhältnissen überhaupt nicht daran beteiligt ist, darf allerdings nicht ohne weiteres gezogen werden, denn unsere Versuche zeigten gegenüber Normalblättern meistens doch eine nicht zu leugnende Verzögerung, die mit dem Wundshock zwar durchaus hinreichend begründet erscheint, jedoch die Möglichkeit einer stimulierenden Wirkung von seiten der Epidermis offen läßt. Lassen wir zunächst diese Frage ganz beiseite — so erhebt sich die weitere, wo in unserem Versuch bei abgetöteter Epidermis die Perzeption des Lichtes stattgefunden hat.

Zuerst wird an die Überlegung anzuknüpfen sein, die Haberlandt in seiner großen Arbeit (I, S. 29) als Ausgangspunkt seiner weiteren Untersuchungen anstellte. Ohne weiteres ist zuzugeben, daß die Bedingungen für die Perzeption mit der Entfernung von der oberen Epidermis ungünstiger werden und zwar durch Intensitätsverlust des Lichtes, durch Ablenkung und Zerstreuung der Strahlen und durch Auslöschung des besonders wichtigen, kurzwelligen Spektralbezirks seitens der Chlorophyllkörner. In diesem Sinne dürfte somit das Schwammparenchym kaum in Betracht kommen. Dagegen liegen die Verhältnisse für die Palissaden, soweit die obere Reihe oder bei längeren Zellen die obere Hälfte berücksichtigt wird, durchaus nicht so ungünstig, als es nach Haberlandt scheinen möchte. Unregelmäßigkeiten in der Form treten an diesen Stellen höchst selten und jedenfalls nicht mehr als bei den Epidermiszellen hervor. Daß also z. B. auf den Längswänden sehr scharfe Beleuchtungsunterschiede zustande kommen könnten, ist unbestreitbar, zumal die dazwischenliegenden Luftkanäle eine optische Isolation bewirken. Die unteren Querwände würden allerdings wohl seltener hierbei in Frage kommen. Speziell bei den beiden genauer untersuchten Begoniaarten liegen die Verhältnisse überhaupt ziemlich einfach. Hier ist das Schwammparenchym durchschnittlich 1—2 schichtig, und die regelmäßig daselbst vorkommenden großen Oxalatkrystalle müssen jeden exakten Strahlengang verhindern. Dagegen sind die Palisadenzellen kurz trichterförmig (knapp 2 mal so lang

als breit), von sehr regelmäßiger Gestalt und in einer Reihe angeordnet (vgl. Fig. 2).

Unter den obwaltenden Umständen kann auch die Absorption der stärker brechbaren Strahlen nicht so erheblich ins Gewicht fallen, wie es Haberlandt darstellt, zumal die oberen Querwände meist frei von Chlorophyllkörnern sind. Unter anderen von Stahl (I, S. 338) und neuerdings von Senn (S. 93) wissen wir außerdem, daß in tiefer gelegenen chlorophyllführenden Geweben z. B. dem Schwammparenchym sich die Chloroplasten unter dem Einfluß des Lichtes verlagern können, obwohl sie nur für die starkbrechenden, blau-violetten Strahlen empfindlich sind. Damit stände auch ferner nicht im Widerspruch, daß nach Haberlandt (I, S. 34) Tropaeolumblätter in der heliotropischen Kammer hinter einem Chlorophyllauszuge, der an Wirksamkeit der vollen Dicke eines Blattes entsprach, bald die Schlafstellung einnahmen, während Kontrollblätter ohne Lichtfilter in die Lichtlage eintraten. Meines Erachtens dürften übrigens erneute Versuche unter genauerer Berücksichtigung der Lichtstimmung und der absoluten Helligkeit ohne Rücksicht der Farbe etwas andere Ergebnisse liefern, wie ja auch unausgewachsene Tropaeolumblätter und einige andere Keimlinge sich schon bei Haberlandt als empfindlicher erwiesen hatten.

Ein hinreichender Grund den Palisadenzellen die Fähigkeit der Lichtperception abzusprechen, liegt somit nicht vor. Hinzu kommt, daß in gewissen Fällen das Vorhandensein von Chlorophyllkörnern ja sowieso in Kauf genommen werden muß, wie z. B. bei Farnprothallien, Selaginellablättern usw. Andererseits spricht sogar für eine derartige Funktion der Umstand, daß schon allein mit Rücksicht auf die Assimilationstätigkeit zwecks einer günstigen Ausnutzung des Lichtes deutliche Beziehungen der Orientierung der Palisaden zur Lichtrichtung bestehen, was neuerdings auch von Haberlandt nicht mehr bestritten wird. (Man denke an die schiefstehenden Palisaden von Anthurium Warocqueanum.)

Die andere Frage, in welcher Weise die Perception des Lichtreizes stattfindet, bleibt allerdings noch ganz in Dunkel gehüllt. Die erste Voraussetzung der Haberlandtschen

Theorie, nämlich die Notwendigkeit von Helligkeitsdifferenzen für heliotropische Reize ist ja selbst noch durchaus nicht ganz unumstritten (Pfeffer, S. 647, Jost, S. 561). Die zweite Voraussetzung, daß derartige Unterschiede in der beschriebenen Weise innerhalb des Plasmabeleges ein und derselben oder verschiedener Zellwände auftreten müssen, ist vorläufig sogar ganz problematisch. Für die Epidermiszellen haben wir sie in der von Haberlandt vorgetragenen Form ablehnen müssen, immerhin bleibt aber ihre theoretische Anwendbarkeit für andere Gewebearten bestehen. Wollte man unter dem gleichen Gesichtspunkt wie dort die Palisadenschicht prüfen, so wäre es übrigens nicht schwer, eine Reihe von ähnlichen »Zweckmäßigkeitseinrichtungen« aufzufinden, zumal ja eben das Prinzip der praktischen Lichtausnutzung mit hineinspielt. Beispielsweise können die trichterförmig erweiterten, kurzen Palisadenzellen der Schattenblätter ein Muster für den Typus der nach innen vorgewölbten Epidermiswände Haberlandts abgeben. Die Zeichnungen des Strahlenverlaufes in dem Sennschen Buche (u. a. S. 98 usw.) bieten die verschiedensten weiteren Anhaltspunkte in bezug auf Beleuchtungsdifferenzen auf den Längswänden. Ein genaueres Eingehen auf diesen Gedanken lohnt sich jedoch nicht, da Beweise zurzeit nicht zu erbringen sind.

Zweifellos erfährt das ganze Problem durch die Anwesenheit von Chlorophyllkörnern in den Palisadenzellen eine Komplikation, da zu einer Mitwirkung dieser Stellung genommen werden muß. In Anbetracht der Tatsache, daß gerade jene die heliotropisch wichtigen Strahlen absorbieren, war der Gedanke einer Mitwirkung bereits von Haberlandt erwogen, jedoch abgelehnt worden. Neuerdings ist er von Wager (S. 478), der auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen über papillöse Epidermen zu den Gegnern Haberlandts zählt — seine wenigen Experimente sind nach eignen Angaben nicht eindeutig und vor allem in der Technik zu beanstanden — wiederaufgenommen worden, ohne daß er allerdings im speziellen tatsächliches Belegmaterial zu bieten vermag. Immerhin verdient die Frage Beachtung. Das Hauptargument Haberlandts (I, 36), daß völlig weiße, panachierte Blätter von Acer Negundo und Cornus

sanguinea sich in die Lichtlage einzustellen vermögen, bedarf, wie es mir scheint, noch der Ergänzung. Es ist nicht untersucht, ob in der Jugend nicht doch Spuren von Chlorophyll vorhanden waren, d. h. in der Zeit, wo die Einstellung erfolgte, während die Fähigkeit zu letzterer späterhin z. T. wieder verloren geht. Bei einer Tradescantiavarietät konnte ich jedenfalls das anfängliche Vorhandensein von Chlorophyll feststellen, während es in älteren Stadien fehlte. Unter diesen Umständen ist natürlich erst recht noch nicht die Frage diskutabel, ob dabei, wie Wager (S. 483) will, die Chlorophyllkörner die Rolle der empfindlichen Hautschicht derart übernehmen, daß Unterschiede in der Beleuchtung der verschiedenen Längswände der Palisadenzellen von ihnen allein wahrgenommen werden. In Anbetracht ihrer eignen Reiz- und Reaktionsfähigkeit gegenüber dem Licht bezw. der Lichtrichtung könnten sie vielleicht auch direkt als Perzeptionsorgane fungieren. Ihre wechselnde Stellung in den einzelnen Zellen würde allerdings, wenn auch nicht notwendigerweise störend wirken können. Übrigens erscheint mir der Nachweis Senns (S. 343 u. a. O.), daß den Chlorophyllkörnern allein die Fähigkeit zukommt, Lichtunterschiede ohne Rücksicht auf die Richtung des Lichtes wahrzunehmen, nicht ganz überzeugend.

Die bisherigen Ausführungen lehnten sich an den, in unserem Versuche realisierten Spezialfall an, wo die Epidermis zerstört war. Durchaus unbedenklich erscheint aber die Verallgemeinerung, daß auch im unverletzten Blatt die Palissadenzellen die Lichtrichtung zu perzipieren vermögen. Hier ist ja in den Beleuchtungsverhältnissen im Prinzip nicht viel verändert, eher tritt evtl. durch die noch zu besprechende Linsenwirkung der Epidermispapillen eine Verbesserung derselben ein. Nun könnte zwar eingewandt werden, daß unter normalen Verhältnissen ausschließlich die Epidermis die Lichtrichtung perzipiert, daß aber mit deren Zerstörung die Funktion von der Palisadenschicht übernommen wird. Ein derartiger Einwurf hätte aber nur dann einigermaßen Berechtigung, wenn gleichzeitig morphologische oder anderweitige Änderungen im Sinne der zu übernehmenden Funktion sichtbar würden. Bei Tradescantia sah ich allerdings

unter gewissen Umständen, wie schon früher angedeutet, Regenerationsvorgänge derart, daß die Palisadenzellen in die Hohlräume der toten Epidermiszellen hineinwuchsen und diese ausfüllten. Bei Begonia hingegen trat dieses nie ein, obwohl genau darauf geachtet wurde.

Unsere Versuche hatten nicht ganz die Möglichkeit ausgeschlossen, daß an unverletzten Blättern die Epidermis an der Perzeption mitbeteiligt ist, obwohl mir im allgemeinen eine solche nicht sehr wahrscheinlich dünkt. Am plausibelsten erschiene mir noch eine solche Möglichkeit entweder durch die Annahme, daß sämtliche Gewebearten des Blattes, soweit sie direkt vom Licht getroffen werden, zur Perzeption befähigt sind bezw. werden (es wäre hier vielleicht ein Hinweis auf die Beobachtungen Fittings an Graskeimlingen angebracht), oder durch den zu erbringenden Nachweis gewisser räumlicher und funktioneller Beziehungen zwischen Epidermis und Palisaden. In diesem Falle hätte es etwas Verlockendes, das Verhältnis zwischen beiden, speziell bei papillöser Ausbildung der Epidermis, in Parallele zu stellen mit Teilen des tierischen Auges, d. h. Glas und Linsenkörper einerseits und Retina anderseits. Abgesehen davon aber, daß die früheren Benetzungsversuche Schwierigkeiten bereiten, fehlt hier vor allem die Voraussetzung einer symmetrischen Anordnung der Palisaden unterhalb der als Linsen wirkenden Epidermiszellen. Aus gleichen Gründen würde es übrigens auch nicht angängig sein, die Haberlandtsche Theorie mit der Modifikation beizubehalten, daß statt des Plasmabeleges der Epidermisinnenwand die der Außenwände der Palisadenzellen, soweit sie an die Epidermis anstoßen, als unterschiedsempfindliche Schicht träten. Theoretisch einwandsfrei und nicht im Widerspruch mit unserer Auffassung stehend wäre dagegen der schon früher erwähnte Gedanke Knieps, den in spezieller Fassung auch Wager (S. 478) aufnimmt, daß evtl. eine etwaige stimulierende Wirkung der Epidermislinsen auf einer stärkeren Konzentration des Lichtes auf die lichtempfindlichen Stellen, in unserem Falle also die Palisadenzellen, beruhte und zwar unter Umständen, wo sonst die gewöhnliche Beleuchtung versagt. Hier fehlt es aber noch zunächst an exakten Beweisen; bei mittlerer Beleuchtung würde

diese Wirkung, soweit die bisherigen Versuche gezeigt haben, gar keine oder nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen.

Zusammenfassung.

Als wichtigstes Ergebnis meiner Untersuchungen betrachte ich die Feststellung, daß das Laubblatt von Begonia auch bei abgetöteter Epidermis die fixe Lichtlage einzunehmen vermag. Ohne Bedenken konnte dies der Fähigkeit der Palisadenzellen, die Lichtrichtung zu perzipieren, zugeschrieben werden. Die Epidermis, sowie ihre papillöse Eigenschaft war hierzu nicht nötig. Dieses Resultat steht im Einklang zu meinen früheren Versuchen, deren Beweiskraft durch die Einwände Haberlandts nicht erschüttert wird. Andererseits haben die letzten Versuche Haberlandts ebensowenig wie die früheren den Beweis für die Bedeutung der papillösen Epidermis als lichtperzipierendes Organ der Blattspreite erbracht. Die angeführten, scheinbar erdrückenden Argumente beruhen der Hauptsache nach auf der von mir festgestellten Tatsache, daß die Fähigkeit der beiden Blatthälften von Tropaeolum in bezug auf Perzeption der Lichtrichtung individuell sehr großen Unterschieden unterworfen ist, wodurch sie für genaue Vergleichszwecke in benetztem und unbenetztem Zustande ebenso ungeeignet werden, wie die Blätter untereinander.

Literaturverzeichnis.

Albrecht, G., Über die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern. Diss. Berlin. 1908.

Ebbinghaus, H., Grundzüge der Psychologie. 1. Aufl. Leipzig. 1902. **1.**

Fellerer, C., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen. Diss. München. 1892.

Fitting, H., Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1907. **44.**

Gius, L., Über den Einfluß submerser Kultur auf Heliotropismus und fixe Lichtlage. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. I, 2. 1907. **116.**

Haberlandt, G., Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig. 1905.

—, II. Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24.**

—, III. Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption. Biol. Centralbl. 1907. **27.**

—, IV. Zur Physiologie der Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909. **46.**

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Jena. 1908.
Kniep, H., Über die Lichtperzeption der Laubblätter. Biol. Centralbl. 1907. **27.**
Massart, J., La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme du Champignon. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3. série. 1888. **16.**
Nagel, W., Handbuch der Physiologie des Menschen. 1904/5. **3.**
Nordhausen, M., Über die Bedeutung der papillösen Epidermis als Organ für die Lichtperzeption des Laubblattes. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25.**
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig. 1904. **2.**
Pringsheim, E., jun., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1907. **9.**
—, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Ebenda. 1909. **9.**
Richter, O., Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Abt. I. 1906. **115.**
Senn, G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig. 1908.
Stahl, E., I. Über bunte Laubblätter. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. 1896. **13.**
—, II. Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Zeitg. 1880. **38.**
Wager, H., The perception of light in plants. Ann. of bot. 1909. **23.**
Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig. 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 2

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

Artikel/Article: Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite. 465-506