

selbst wenn sie täglich mehrere Stunden der Insolation ausgesetzt waren. Es schien mir um so mehr berechtigt, aus diesem Versuche den Schluss zu ziehen, dass halb ergrünte Chlorophyll-Körner ihr grünes Pigment im Lichte viel rascher als sattgrüne verlieren, als ja bekannt ist, dass selbst zerschnittene Blätter im Lichte Kohlensäure zerlegen und Sauerstoff ausscheiden. Askenasy hat nun diesen Versuch als nicht stichhältig bezeichnet. Es sei keine Gewähr vorhanden, dass die Zellen der Gewebstücke, mit welchen ich operirte, auch noch lebend waren. Wenn es mir auch möglich scheint, Gründe für die Zulässigkeit meines in Rede stehenden Versuches anzugeben, so ziehe ich es doch vor, hier ein neues Experiment über die Zerstörbarkeit halb und völlig ergrünter Chlorophyll-Körner im Lichte namhaft zu machen, dem, glaube ich, Beweiskraft nicht abgesprochen werden kann.

Ich habe schon oben mitgetheilt, dass schwach ergrünte Keimlinge von Erbsen im grellen Sonnenlichte thatsächlich Verluste an Chlorophyll erleiden. Macht man nun mit lebhaft ergrüntem Erbsenpflanzen die oben geschilderten Insulationsversuche durch, so ergibt sich keine merkliche Abnahme im Chlorophyll-Gehalte, selbst wenn die Besonnung bei grosser Intensität des wirksamen Lichtes drei Stunden anwährte. Erst wenn dieser Versuch acht bis eilf Stunden anwährte, konnte ich eine merkliche (cca. 2—5procentige) Abnahme des Chlorophylls constatiren.

#### **IV. Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze gegen die Wirkungen intensiven Lichtes.**

Im vorigen Abschnitte ist dargethan worden, dass das Chlorophyll durch grelles Licht in der lebenden Pflanze zerstört wird und dass das grüne Pigment jugendlicher, im Ergrünen begriffener Chlorophyll-Körner besonders rasch dem Lichte verfällt, während tief ergrünte Chlorophyll-Körner eine auffallende Resistenz gegen die Wirkung intensiver Beleuchtung bekunden.

Es lässt sich desshalb erwarten, dass natürliche Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls, namentlich halb ergrünter Chlorophyll-Körner bestehen.

In der That zeigt es sich, dass zahlreiche und höchst mannigfaltige, diesem Zwecke dienliche Schutzmittel existiren. Dieselben sind entweder im natürlichen Vorkommen oder in der Organisation der Pflanze begründet. Im ersteren Falle gedeiht die Pflanze nur unter dem Schutze anderer Gewächse oder überhaupt nur im tiefen Schatten, im letzteren sind die ergrünenden Organe so organisirt, dass intensives Licht nicht in dieselbe einzudringen vermag, oder sie entwickeln sich unter dem Schutze anderer wenig oder nicht lichtempfindlicher Organe, oder aber ihre Lage gegen die Richtung des einfallenden Lichtes hebt dessen Wirkung mehr oder minder vollständig auf.

Die Mannigfaltigkeit der diesbezüglichen Einrichtungen ist eine so ausserordentlich grosse, dass ich auf eine erschöpfende Darlegung derselben verzichten muss, und mich damit begnüge, an einigen häufiger verbreiteten den Nachweis ihrer Existenz zu liefern.

1. Die im tiefen Schatten lebenden Gewächse zeigen in der Regel keinerlei ausgesprochene in der Organisation gelegene Schutzmittel zur Erhaltung des Chlorophylls. Dies lehren z. B. im Schatten lebende Moose: das Licht trifft unmittelbar auf die chlorophyllführenden Zellen der Blätter. Auf sonnigen Standorten verbleichen sie und verkümmern. Die Blätter der an sonnigen Standorten vorkommenden Moose haben allerdings

die gleiche Organisation; aber bei diesen schützen sich die Blätter durch ihren dichtgedrängten Stand. Man erinnere sich nur an die bekannte, häufig auf freien Stellen vorkommende *Funaria hygrometrica* Hedw., deren obere, dem Lichte exponirten Blättchen sich zwiebelförmig oder knospenartig zusammendrängen, aber sich dennoch rasch verfärben oder an *Bryum argenteum* L., dessen dem Lichte zustrebende Blättchen dichter gedrängt stehen als die am unteren Theile des Stengels in Schattenlage befindlichen, aber dennoch nur so wenig Chlorophyll zu erhalten vermögen, dass sie fast ungefärbt erscheinen. — Die im Schatten lebenden krautartigen Gewächse bieten ihre jugendlichen, in Chlorophyll-Bildung begriffenen Blättchen direct dem Lichte dar; die jungen Stengelglieder sind im Vergleiche zu jenen an starkes Licht gewöhnten Pflanzen lang, die jungen Blätter gelangen nicht im Schlagschatten der älteren zur Entwicklung und zeigen meist auch keine andere als die in der Blattstellung begründete Orientirung. Gelangen solche Pflanzen in relativ starkem Lichte zur Entwicklung, so ändern sie, sofern sie überhaupt so grelle Beleuchtung ertragen, ihren Habitus: die Stengelglieder verkürzen sich, die Blätter nehmen in Folge dessen eine gedrängtere Lage an, die jüngsten bergen sich nunmehr im Schlagschatten der älteren, die jungen Blätter stehen dann zumeist in der Richtung der tragenden Axe ziemlich aufrecht, und sind hiedurch der Wirkung der bei hohem Sonnenstande auf sie fallenden Strahlen, welche nur unter sehr kleinen Winkeln auf sie treffen können, entrückt. — Ich habe diese Verhältnisse unter anderen sehr schön bei *Lysimachia Nummularia* ausgesprochen gefunden. Im tiefen Schatten vorkommend, stehen die jüngsten Blätter an relativ langen Stengelgliedern. Ungedeckt von den älteren Blättern treten sie gleich ans Licht; wenig aufgerichtet zeigen sie bald schwachen Heliotropismus, der sich später steigert und die bekannte zweizeilige Anordnung der am Boden liegenden Blätter hervorruft. An Standorten, wo die Pflanze kräftigeren Lichtwirkungen ausgesetzt ist, durch kurze Zeit selbst directem Sonnenlichte, erscheinen die jüngsten Internodien bereits verkürzt, so zwar, dass die Blätter dichter gedrängt, die jüngeren im Schlagschatten der älteren stehen, mithin die jüngsten Blättchen ungehindert ergrünen können, um so mehr als dieselben sammt dem tragenden Stengelende nahezu vertical aufgerichtet sind und von oben her einfallendes intensives Licht in die Richtung der Blattflächen zu liegen kömmt, so zwar, dass allerdings die älteren Blätter keinen Schlagschatten auf die jüngeren werfen können, aber das Licht selbst, da es nahezu parallel zur Fläche des Blattes auffällt, auf dieses fast keine Wirkung ausüben kann. Beobachtet man dieselbe Pflanze an sehr sonnigen Standorten, so zeigt sich, dass sie für starke, lang andauernde Lichtwirkungen gar nicht eingerichtet ist. Die Blätter werden alsbald chlorotisch, erreichen nicht die normale Grösse und gehen frühzeitig zu Grunde.

Es ist nicht zu bezweifeln, dass bei vielen Keimlingen das Ergrünen der Primordialblätter dadurch begünstigt wird, dass sich dieselben anfänglich im Schlagschatten grosser Cotylen oder im Boden entwickeln und stark ergrünt, mithin in einer Zeit ans Licht treten, in der sie gegen die Angriffe greller Beleuchtung bereits gefestigt sind.

2. Schutz des Chlorophylls der Blätter durch das Oberhautgewebe. Das Chlorophyll der Blätter tritt bekanntlich hauptsächlich im Mesophyll, in viel kleinerer Menge in den Schliesszellen der Spaltöffnungen und nur ausnahmsweise in den Oberhautzellen (z. B. bei submersen Gewächsen, wo das Licht nicht direct das chlorophyllführende Gewebe bestrahlt) auf. Die Spaltöffnungen finden sich, wie bekannt, hauptsächlich an den Blattunterseiten. Kommen selbe an den Blattoberseiten vor, dann befinden sie sich

bei Pflanzenarten, die auf sonnige Standorte angewiesen sind, in gegen das Licht geschützter Lage; sie sind nämlich in die Oberhaut versenkt oder von seitlich fussenden Haaren überdeckt (junge Blätter von *Tussilago Farfara*); bei Pflanzen, welche hauptsächlich auf das diffuse Licht angewiesen sind, treten sie gewöhnlich oberseits ungeschützt auf. Die Oberhaut bietet in vielen Fällen dem Chlorophyll der im Ergrünen befindlichen Chlorophyll-Körner den nöthigen Schutz dar. Die schützende Wirkung besteht entweder darin, dass die stark cuticularisirte Oberhaut das Licht reichlich reflectirt, und demgemäss wenig durchlässt oder darin, dass ein mehr oder minder dichter Haarüberzug das Licht abschwächt.

Fast alle ausdauernden Blätter sind mit einer stark glänzenden Oberhaut versehen. Ich erinnere nur an die wintergrünen Nadel- und Laubbäume. Das Chlorophyll der Blätter dieser Gewächse ist mehrere Vegetationsperioden hindurch dem Lichte ausgesetzt, die schützende Wirkung der Oberhaut scheint hier deutlich genug ausgesprochen. Dass die Blätter der Fichte und anderer Coniferen auf sonnigen Standorten so schwer ergrünen, kann nicht als Einwand dagegen gelten, da die Blätter dieser Gewächse rasch ans Licht treten, von den älteren Blättern wenig oder nicht beschattet zur Entwicklung kommen, auch nicht durch andere Licht abhaltende Organe geschützt sind, und die stark reflectirende Cuticular-Schichte erst zur vollen Ausbildung gelangt, wenn das Blatt herangewachsen ist und die Bildung des Chlorophyll-Farbstoffes lange begonnen hat.

Die Behaarung der Blätter findet sich entweder ausschliesslich an der Rückseite des Blattes vor oder es ist doch diese Seite, welche in der Regel stärker behaart ist als die andere. Starke haarige Ueberzüge an der Oberseite kommen relativ selten vor, und wohl nur dann, wenn das Blatt, ohne Faltung oder Einrollung aus der Knospenlage heraustretend, gleich seine Oberseite dem Lichte darbietet, wie dies z. B. an den Blättern von *Tussilago Farfara* vorkommt. Man hat den Haaren wohl die Function zugeschrieben, die betreffenden Organe vor zu starker Verdunstung, zu rascher Abkühlung und Erwärmung zu schützen<sup>1)</sup>; dass sie nebenher aber auch oft das Licht abzdämpfen haben, damit sich das Chlorophyll der betreffenden Organe ungehindert entwickeln könne, wurde übersehen. An der Oberseite jener Blätter, welche mit reichlichem Haarfilz bedeckt sind, erhält sich derselbe häufig nur so lange, bis ein vollständiges Ergrünen der Chlorophyll-Körner des Mesophylls eingetreten ist. Es scheint mir auch bemerkenswerth, dass unter dem Schutze eines solchen temporär auftretenden Ueberzuges die Blätter auffallend tief ergrünen. Dies lehren z. B. Silberpappel und solche Individuen von Huflattig, welche nicht allzu stark der Sonne exponirt sind. Dass die genannten Haarüberzüge das Ergrünen begünstigen, ersieht man auch daraus, dass Blätter von *Tussilago Farfara*, welche man genau zur Zeit, wenn der obere Haarüberzug ohne Verletzung der Oberhaut sich entfernen lässt, von diesem Haarfilze befreit, selbst wenn man durch Ueberdeckung mit einem Glassturz die Transpiration einschränkt, im Sonnenlichte merklich erblassen. Der an der Unterseite der Blätter auftretende Haarüberzug scheint nicht nur insoweit, als diese Seite dem Lichte ausgesetzt ist, bestimmt zu sein, das Ergrünen der Chlorophyll-Körner durch Dämpfung des Lichtes zu begünstigen, sondern später, wenn durch die heliotropische Lage des Blattes jene Seite nach dem Boden gekehrt ist, den Austritt des

---

<sup>1)</sup> Ueber die physiologische Function der Haare siehe A. Weiss: Die Pflanzenhaare in Karsten: bot. Unters. p. 624 ff.

von oben einfallenden Lichtes aus dem Blatte zu erschweren und durch Reflexion den Chlorophyll-Körnern noch Licht zuzuführen.

Auch temporär auftretende papillöse Ueberzüge (*Chenopodium*) und dünne Wachsschichten (Cerithe, manche Arten von *Salix* etc.) dürften durch Dämpfung des Lichtes in ähnlicher Weise wie die Haardecken der Blätter functioniren.

Es sei an dieser Stelle bemerkt, dass das Chlorophyll im Rindenparenchym der Stämme einen ausgiebigen Schutz gegen starke Lichtwirkungen durch Periderm oder Borke erfährt. Diese beiden Gewebe erscheinen uns häufig undurchsichtig, und nur der Umstand, dass dann unter denselben Chlorophyll entsteht, lässt uns annehmen, dass sie Licht und zwar von geringer Intensität durchlassen. Ueber die Qualität und Intensität des Lichtes, welches von Periderm oder Borke durchgelassen wird, liegen noch keine Untersuchungen vor. Von vornherein ist es aber wahrscheinlich, dass die Intensität des von diesem Gewebe hindurchgelassenen Lichtes zu gering zur Assimilation der Kohlensäure und des Wassers ist, so dass die unter dem Schutze dieser Gewebe zur Entwicklung gelangten Chlorophyll-Körner functionslos zu sein scheinen.

3. Einfluss der Faltung der aus der Knospenlage heraustretenden Blätter auf die Erhaltung des Chlorophylls. Bei vielen Gewächsen schiebt sich das Blatt flach aus der Knospenlage heraus, z. B. bei der Fichte und den anderen Coniferen, bei *Tussilago Farfara* und einigen anderen Compositen. Das Blatt kömmt in diesen Fällen zudem nicht oder nur ganz untergeordnet im Schlagschatten anderer älterer Blätter zur Entwicklung, seine Oberseite ist nunmehr dem Lichte direct ausgesetzt. Wie schon oben (p. 42) erwähnt, liegt hierin der Hauptgrund des schwierigen Ergrünens der an sonnigen Standorten befindlichen Coniferen. Mit der Entwicklung der stark reflectirenden Cuticula der Blätter erwächst dem Chlorophyll derselben ein bedeutender Schutz. Das Laubblatt von *Tussilago Farfara* ist, wie schon oben erwähnt wurde, durch den auf der oberen Blattseite befindlichen Haarüberzug vor starker Lichteinwirkung auf die im Ergrünen begriffenen Chlorophyll-Körner geschützt.

Die verschiedenartige Faltung und Einrollung der Blätter, in welcher dieselben die Knospe verlassen, erweist sich augenscheinlich gleichfalls als eine der Erhaltung des sich entwickelnden Chlorophylls dienliche Einrichtung. Die in Folge der Faltung oder Einrollung (*Hieracium pilosella*) dem Lichte zuerst exponirten Blattflächen sind häufig durch Haarüberzüge geschützt, welche unter Anderem gewiss auch zur Abdämpfung des Lichtes dienen. Ohne Mitwirkung einer Haardecke, durch dichte Einrollung der Blätter allein, wird bei vielen Monocotylen (z. B. *Maranta*) das Grün des jungen Blattes vor starkem Lichteinflusse bewahrt. Mit der Ausbildung einer stark Licht reflectirenden Cuticula breitet sich das mittlerweile stark ergrünte und nunmehr für starke Beleuchtung eingerichtete Blatt flach aus.

4. Aufhebung starker Lichtwirkungen auf das Chlorophyll durch die Lage des Blattes gegen die Richtung des einfallenden Lichtes. Es ist selbstverständlich, dass unter sonst gleichen Verhältnissen die Wirkung des Lichtes auf ein Blatt eine desto stärkere sein wird, je mehr sich die Strahlen der auf die Oberfläche des Blattes senkrechten Lage nähern. Völlig aufgehoben würde aber die Wirkung des Lichtes, wenn die Strahlen der Blattoberfläche parallel auffielen. Strenge genommen kann dieser letztere Fall gar nicht vorkommen, da keine der Blattseiten einer mathematischen Fläche entspricht und die beiden Blattseiten nie parallele Flächen bilden. Im

äussersten Falle werden die Lichtstrahlen auf die Blattflächen unter sehr kleinen Winkeln treffen; dann muss aber der der Lichtquelle zugekehrte Rand des Blattes sehr gut bestrahlt sein. In der That habe ich an manchen Gewächsen, besonders schön an *Phaseolus*-Arten, eine auffällige Zerstörung des Chlorophylls am Rande der Blätter wahrgenommen, die wahrscheinlich auf die zuletzt genannte Ursache wird zurückgeführt werden können.

Es ist eine häufig vorkommende Erscheinung, dass junge Blätter, selbst sehr gut belichteter Pflanzen in Folge negativen Geotropismus in der Richtung der tragenden Axe gestellt sind und erst später, nachdem sie schon stark oder völlig ergrünt sind, heliotropische Stellungen annehmen. Beispiele hiefür sind leicht zu finden. Ich wähle die ersten besten. Die jungen Blätter des Oleanders stehen, selbst wenn sie im directen Sonnenlichte zur Entwicklung gelangen, in der Richtung der sie tragenden Stengel, also in Folge des Aufstrebens der Aeste ziemlich aufrecht; später, wenn die Chlorophyll-Körner schon lebhaft ergrünt sind, und das Blatt stark herangewachsen ist, breitet es seine obere Fläche dem Lichte dar. An allen von mir beobachteten rosettenförmig angeordneten Wurzelblättern habe ich eine ähnliche Wahrnehmung gemacht: die jungen, über den Boden sich erhebenden Blätter richten sich aufwärts und breiten sich später erst horizontal aus. Nicht minder klar ist der negative Geotropismus an den jungen Blättern der Gräser und vieler anderer Monocotylen ausgesprochen; lebhaft ergrünt und fast herangewachsen wenden sich diese Blätter dem intensiven Lichte mit der oberen Fläche entgegen.

Es scheint mir unverkennbar, dass die Lage der jungen Blätter solcher Gewächse die Wirkung intensiver, durch hohen Sonnenstand bedingten Lichtes paralytirt. Bei der stark aufrechten Lage dieser Blattorgane fallen die Strahlen der Mittagsonne nur unter kleinen Winkeln auf die Blattflächen. Dem Einflusse starker Beleuchtung entzogen, können die Chlorophyll-Körner dieser Blätter intensiv ergrünen. Nunmehr gegen starkes Licht resistent geworden, vertragen die das ausgebildete Chlorophyll beherbergenden Blätter grelle Beleuchtungen.

Von besonderem Interesse erscheinen mir, in Bezug auf Einrichtung zum Schutze des Chlorophylls gegen die zerstörende Wirkung des Lichtes, diejenigen Pflanzen, welche durch den Lichtwechsel bedingte periodische Bewegungen durchmachen, über deren Mechanik jüngsthin Pfeffer<sup>1)</sup> eine eingehende Arbeit veröffentlicht hat.

Ueber den Zweck der Lichtstellung der Blätter liegen nur wenige Beobachtungen vor, und ich glaube, dass aus dem Gesichtspunkte, von welchen aus ich diese Bewegungen hier ansehe, dieselben noch nicht betrachtet worden sind. Eingehende Beobachtungen über die Lichtstellungen der Blätter als Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze habe ich bloss an *Robinia pseudoacacia* angestellt. Einzelne Wahrnehmungen an anderen, theils strauchartigen, theils krautigen Papilionaceen lassen mich vermuthen, dass der Zweck ihrer analogen Reizbewegungen mit jenem übereinstimmt, den ich an *Robinia pseudoacacia* feststellen konnte. Ueber die physiologische Bedeutung der durch Lichtreize veranlassten periodischen Bewegungen anderer Pflanzen enthalte ich mich einstweilen, da ich hierüber keine directen Beobachtungen anstellte, jedes Urtheils; auch will ich, um jedem Missverständnisse vorzubeugen, bemerken, dass ich die

<sup>1)</sup> Die periodischen Blattorgane der Pflanzen. Leipzig, 1875.

physiologische Function der periodischen Reizbewegung der *Robinia*-Blätter hier ganz einseitig, nämlich nur als Einrichtung zur Erhaltung des Chlorophylls betrachte.

Es ist eine seit Bonnet<sup>1)</sup> allgemein bekannte Erscheinung, dass die Fiederblättchen der *Robinia* sich im Dunkeln nach unten, im Sonnenlichte nach oben zusammenlegen, sich also im ersteren Falle mit den Unterseiten, im letzteren mit den Oberseiten berühren. Im diffusen Lichte stehen diese Blättchen mehr oder minder genau wagrecht und mit steigender Intensität des Lichtes richten sie sich immer mehr auf. Das Ziel dieser aufwärts steigenden Bewegung ist die Parallelstellung der Blattflächen mit der Richtung der Strahlen höchster Intensität. Aus mehrfachen Ursachen wird diese Lage aber nur verhältnissmässig selten erreicht, und zwar nicht nur wegen häufig nicht genügender Intensität des wirksamen Lichtes, sondern auch wegen der durch andere Ursachen bestimmten Lage des ganzen Blattes. Immerhin ist aber unverkennbar, dass bei mässiger Beleuchtung, z. B. bei Morgensonne die Blättchen in einer sehr günstigen Lage zum einfallenden Lichte stehen: die Strahlen treffen entweder genau senkrecht oder doch unter sogenannten guten Winkeln auf die Blätter, welche letztere nunmehr reichlich Licht für die Assimilation bekommen, aber ein Licht, welches eine kräftig zerstörende Wirkung auf das Chlorophyll nicht ausüben vermag, da die den periodischen Reizbewegungen unterworfenen Blätter der *Robinia* unter normalen Verhältnissen schon lebhaft ergrünt sind, also ziemlich resistente Chlorophyll-Körner besitzen, während die im Ergrünen begriffenen Blätter durch ihre aufrechte Lage und ihre Behaarung vor starker Lichtwirkung geschützt sind. Erhebt sich die Sonne und steigert sich bei klarem Himmel hiermit die Lichtintensität, so richten sich die Fiederblättchen auf, die Winkel, welche die Lichtstrahlen mit der Blattfläche einschliessen, werden kleiner, in Folge dessen sinkt die Menge des vom Blatte durchgelassenen Lichtes.

Folgender Versuch zeigt deutlich, dass bei jener Stellung der Fiederblättchen, welche unter günstigen Verhältnissen durch starkes Sonnenlicht hervorgebracht wird, das Chlorophyll einen auffälligen Schutz gegen die Wirkung intensiven Lichtes erfährt. Dem Lichte frei exponirte, mässig ergrünte (noch nicht sattgrün gewordene), am Stamme befindliche Robinien-Blätter wurden durch je drei Drähte in eine fixe Lage gebracht; an einem am Stamme befestigten, der Lage des gemeinschaftlichen Blattstiels entsprechend gekrümmten Drahte wurde durch Guttaperchastreifen der letztere festgemacht, zwei Drähte, an passenden, einige Centimeter unterhalb der Blätter angebrachten Unterlagen befestigt, fixirten eine bestimmte Anzahl von Fiederblättchen in wagrechter Lage, während eine Anzahl anderer, durch die Drähte nicht festgehalten, sich frei bewegen konnten. Die beiden zuletzt genannten Drähte wurden nämlich in der Weise angewendet, dass sie mit dem erstgenannten nahezu in eine Ebene zu liegen kamen und in passender Entfernung parallel zu ihm verliefen. Vom Grunde des Blattes an gezählt, standen beiderseits die ungeraden Blättchen unterhalb, die geraden oberhalb des Drahtes; erstere mussten in fixer Lage verharren, letztere konnten sich ungehindert im Lichte aufrichten. Mehrere Tage im Monate August dieses Jahres wurden die so adjustirten, am Stamme befindlichen Blätter von Morgen 9<sup>h</sup> bis Nachmittags 2<sup>h</sup> der Sonne ausgesetzt, während der übrigen Zeit aber durch passende Verdeckung dunkel gehalten. Schon am zweiten Tage

---

<sup>1)</sup> Aus Pfeffer's oben genannter Schrift (p. 62) ersehe ich, dass die Erscheinung noch länger bekannt ist.

zeigte sich an den in horizontaler Lage festgehaltenen Blättern zwischen den Blattrippen ein deutliches Verblässen der Blattsubstanz, nach vier Tagen trat das Verblässen noch deutlicher hervor, während die die Blattrippen unmittelbar begrenzende grüne Blattsubstanz ihre ursprüngliche Farbe behalten zu haben schien; die Fiederblättchen hingegen, welche sich frei bewegen konnten, liessen ein Verblässen der Blattmasse nicht erkennen. Der Versuch wurde mit hellgrünen Blättern mehrmals mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Tief ergrünte *Robinia*-Blätter liessen hingegen die eben beschriebene Erscheinung des Verblässens nicht erkennen; sei es, weil das Ergrünen der Chlorophyll-Körner bereits so weit vorgeschritten war, dass selbst die senkrecht auffallenden Strahlen intensiven Lichtes keine Zerstörung des Chlorophylls hervorzubringen vermochten, sei es, weil die Expositionszeit (durch drei Tage von 9<sup>h</sup> früh bis 2<sup>h</sup> N. M.) zu kurz anwährte. Wegen Ungunst der Witterung konnte der Versuch nicht weiter fortgesetzt werden.

5. Deckende Organe als Schutzmittel gegen die Zerstörung des Chlorophylls durch intensives Licht. Schon oben wurde mitgeteilt, dass bei vielen Pflanzen die jugendlichen, im Ergrünen begriffenen Laubblätter unter dem Schutze herangewachsener Organe derselben Kategorie, nämlich in deren Schlagschatten sich entwickeln; die Lichtverhältnisse sind nunmehr der Ausbildung des Chlorophyll-Farbstoffes günstig. Diese Schutzeinrichtung will ich hier nicht näher beschreiben, wengleich bei verschiedenen Pflanzen in dieser Richtung die mannigfaltigsten Verhältnisse obwalten. Ich begnüge mich mit der Bemerkung, dass die älteren Laubblätter insolange für die jüngeren als Lichtdämpfer functioniren als sie noch ausgesprochenen negativen Geotropismus zeigen; mit der Annahme der heliotropischen Stellungen hört natürlich ihre Wirksamkeit im gedachten Sinne auf. Ich will hier nur von dem Schutz der Laubblätter durch andere Organe sprechen. Ich zweifle daran, ob meine Angaben vollständig sind, wenn ich vier Arten solcher Schutzorgane unterscheide, nämlich: 1. Stengelhaare, 2. eigene (d. i. zu dem geschützten Blatte gehörige) Nebenblätter, 3. Nebenblätter fremder Laubblätter, 4. chlorophylllose oder chlorophyllarme Scheiden.

Stengelhaare. Wenn die jungen grundständigen Blätter der *Plantago*-Arten (*major*, *media*, *lanceolata* und *maritima* wurden von mir untersucht) für das freie Auge erkennbar werden, so sieht man, dass sie in einem dichten, sie überragenden Haarfilz des Stengels zur Entwicklung kommen. Ich will keineswegs behaupten, dass dieser Haarfilz keinen anderen Zweck hat als das Licht abzdämpfen, damit die Entstehung des Chlorophylls im Blatte ungehindert vor sich gehen könne, und zweifle vielmehr nicht daran, dass dieser Haarfilz auch anderen Zwecken diene, z. B. der Hintanhaltung starker Verdunstung des jugendlichen Blattes, vielleicht auch bestimmt ist zum Schutze des letztern gegen directe Berührung mit Wasser u. dgl. m., ähnlich wie jene Haarüberzüge der Blätter, unter deren Schutz das lebhaft Ergrünen der Chlorophyll-Körner stattfindet, welche gleichfalls neben der Abdämpfung des Lichtes noch andere Functionen übernehmen.

Eigene Nebenblätter. Eilen die Nebenblätter dem zugehörigen Laubblatte in der Entwicklung voran, so kömmt letzteres in den Schlagschatten der ersten zu liegen; von der relativen Grösse der ersteren und von ihrer Durchlässigkeit für Licht wird es abhängen, in wie weit sie als Schutzorgane für das Chlorophyll des Laubblattes zu wirken vermögen. Als Beispiel einer Pflanze, deren Nebenblätter als Schutzorgan der Laubblätter im angedeuteten Sinne functioniren, führe ich den Hopfen an. Die jungen Laubblättchen

werden hier von den blattartig ausgebildeten, die ersteren überdeckenden Nebenblätter überragt. Während der Function der letzteren als Schutzorgane gegen grelle Lichtwirkung wird ihr eigenes Chlorophyll mehr oder minder stark zerstört, wobei sie eine gelbliche oder röthliche Farbe annehmen. Mittlerweile sind die jungen Laubblättchen so weit ergrünt, dass sie des äusseren Schutzes nicht mehr bedürfen. Setzt man die Nebenblätter, so lange sie die Mittelblätter noch decken, als Lichtdämpfer ausser Wirksamkeit ohne die Pflanze irgendwie zu verletzen, am besten dadurch, dass man sie mit der Spitze nach abwärts gekehrt, am Stamme festbindet, so verkümmern die Laubblätter desto auffälliger, je stärker das Licht auf dieselben einwirkt.

Fremde Nebenblätter. Noch ausgiebiger erweist sich die Function der Nebenblätter als lichtabdämpfende Organe bei solchen Pflanzen, bei welchen, wie bei vielen Papilionaceen, bei *Fragaria vesca* u. v. a., die nächst jüngeren Blätter von den Nebenblättern bedeckt werden. An keiner Pflanze habe ich dieses Verhältniss schöner ausgeprägt gefunden, als bei *Pisum sativum*, wo die, im völlig ausgebildeten Zustande grossen, tief ergrüntem Nebenblätter ganze, mit mehreren Blättern besetzte Sprosse bedecken. Der Schutz ist hier ein um so ausgiebigerer, als die Nebenblätter, die an den von den völlig herangewachsenen Nebenblättern bedeckten Sprossen stehen, ihre eigenen Mittelblätter, beziehungsweise auch die in den Achseln der letzteren zur Entwicklung gelangenden Sprosse decken. In ähnlicher Weise wie beim Hopfen kann man sich auch hier überzeugen, dass die jüngsten im ersten Ergrünen begriffenen Blattorgane im Sonnenlichte verkümmern, selbst wenn die Versuchspflanze in einem hell erleuchteten feuchten Raume aufgestellt wird, also die schädigende Wirkung starker Verdunstung ausgeschlossen ist.

An dieser Stelle sei es mir gestattet zu erwähnen, dass selbst bei Pflanzen, welche einem bestimmten Formenkreise, z. B. einer Pflanzenfamilie angehören, die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls gegen die Wirkung des Lichtes sehr verschieden sein können; so arbeitet z. B. bei den Papilionaceen entweder eine glänzende Cuticula, oder eine haarige Epidermis, oder die Nebenblätter, oder die durch das Licht bedingte Beweglichkeit des Blattes der starken Lichtwirkung entgegen. Es scheint mir bemerkenswerth, dass bei manchen Arten dieser Familie die Schutzeinrichtungen sich combiniren, bei denjenigen Arten hingegen, wo eine dieser Einrichtungen scharf ausgeprägt ist, die anderen ausgeschlossen sind. Die *Robinia*-Blätter sind in der ersten Jugend allerdings behaart; mit Eintritt der durch das Licht bedingten Reizbewegungen findet das Chlorophyll des Blattes gegen das Licht aber keinen anderen Schutz als den durch diese Einrichtung bedingten: eine schützende Haardecke fehlt dem Blatte ebenso, wie eine stark Licht reflectirende Cuticula; die starren, zu Dornen umgewandelten Nebenblätter leisten natürlich in dieser Richtung gar nichts. Bei denjenigen Papilionaceen, bei welchen das Blatt entweder durch eine stark Licht reflectirende Oberhaut oder durch dichten Haarüberzug vor starker Lichtwirkung auf das Chlorophyll geschützt ist, verkümmern die Nebenblätter oder functioniren doch wenigstens nicht als Lichtdämpfer, auch scheinen bei solchen Pflanzen stark ausgesprochene Lichtreizbewegungen zu fehlen. Ich erinnere hier an die Genisten mit glänzendem Laube (z. B. *Genista tinctoria*); die Nebenblätter derselben sind verkümmert. Auch die Genisten mit haarigem Laube weisen nur verkümmerte Nebenblätter auf, wenn ihnen solche nicht ganz fehlen, wie der *Genista sericea*. Ueber die auf Lichtreize erfolgenden periodischen Bewegungen der Genisten-Blätter stehen mir

keine genaueren Beobachtungen zu Gebote. Es scheint ihre Reizbarkeit nur eine sehr schwache zu sein.

**Scheiden.** Bei den Gramineen und vielen anderen Monocotylen tritt während der Keimung aus dem Samen, beziehungsweise aus einer Knospe nicht sofort ein ergrüntes Blatt hervor, sondern ein Scheidenblatt, welches entweder gänzlich chlorophylllos ist oder nur sehr kleine Mengen von Blattgrün enthält. Erst unter dem Schutze dieser Scheiden, welche lichtdämpfend wirken, kommen die grünen Organe zur Ausbildung. Entfernt man an etiolirten Keimlingen von Gräsern mit Vorsicht die Scheiden, und stellt man die Pflänzchen in grelles Licht, nachdem man selbstverständlich dafür Sorge getragen, dass die letzteren nicht durch starke Verdunstung Schaden nehmen können, und hält man sie sonst dunkel, so findet man, dass das erste Blatt nur schwach ergrünt, dass erst hinter demselben ein normal ergrüntes Blatt entsteht. Häufig verkümmert auch dieses zweite Blatt. Die weiteren kommen in der Regel in jeder Beziehung normal zur Entwicklung. An den Trieben von *Phragmites communis* und anderen Gräsern sind die untersten Blätter als chlorophyllarme Scheiden ausgebildet, unter deren Schutz erst die normalen, mit Lamina versehenen chlorophyllreichen Blätter zur Entwicklung kommen.

## **V. Habituelle Verblässung oder Verfärbung grüner Organe, hervorgerufen durch starke Beleuchtung.**

Die meisten Pflanzen sind durch ihre Organisation gegen die Nachteile starker Beleuchtung so geschützt, dass sie innerhalb der unter normalen Verhältnissen auf sie einwirkenden Lichtintensitäten kein Verblässen ihrer grünen Organe oder eine andere Zerstörungsform des Chlorophylls wahrnehmen lassen. Nur bei abnorm starker Beleuchtung lassen sie eine partielle oder vollständige Vernichtung ihres grünen Pigmentes erkennen. Beispiele hiefür wurden oben bereits mitgeteilt.

Manche Gewächse bieten ein anderes Verhalten dar. Selbst unter Beleuchtungsverhältnissen, welche für die betreffenden Pflanzen als normale zu betrachten sind, zeigen sie Erscheinungen der Zerstörung des Chlorophylls. Die Einrichtungen zur Erhaltung des Chlorophylls dieser Pflanzen reichen für die Beleuchtungsverhältnisse ihres Standortes und beziehungsweise der Zeit, in welcher sie vegetiren, nicht aus. Solche Gewächse zeigen entweder im ganzen Verlaufe des Lebens ihrer grünen Organe, oder eine gewisse Zeit hindurch eine ihren Habitus mitbestimmende Färbung, welche auf Mangel oder gänzliche Abwesenheit von Chlorophyll zurückzuführen ist.

Eine habituelle Verblässung der grünen Organe bietet das junge Laub vieler Coniferen dar. Die Ursachen des schwierigen Ergrünes dieser Pflanzen sind bereits oben auseinandergesetzt worden.

Sehr lehrreiche Beispiele dieser Erscheinung bieten die Sommertriebe vieler unserer Laubgewächse dar, z. B. vieler Weiden, Pappeln, Eichen u. v. a. Während das im Frühlinge entstandene Laub dieser Gewächse gewöhnlich normal ergrünt, lassen die Sommertriebe eine auffällige Bleichsucht erkennen. Durch künstliche Abdämpfung des Lichtes ergrünen auch diese Triebe normal; auch lassen die an relativ schwach belichteten Standorten zur Entwicklung gelangten Sommertriebe das Verblässen nicht mit jener

Schärfe hervortreten, wie jene Sprossen, welche der Sonne stark ausgesetzt sind. Die Erscheinung ist unter den Laubgewächsen nicht allgemein, und es scheint mir bemerkenswerth, dass gerade jene Weidenarten, deren Blätter in der Jugend sich eines dichteren Haarüberzuges erfreuen, ganz normale grüne Triebe auch im Sommer zur Entwicklung bringen. — Jene Laubgewächse, deren Sommertriebe dieselbe Erscheinung darbieten wie die mit blassem Laube auftretenden Coniferen im Frühlinge, scheinen den Beleuchtungsverhältnissen des Frühlings völlig angepasst, nicht aber für jene hohen Lichtintensitäten eingerichtet zu sein, welche im Hochsommer, nämlich zur Zeit, wenn die verbleichten Triebe zur Entwicklung kommen, wirksam sind.

Einen interessanten Fall habitueller Verblässung lassen die oberen Laubblätter, namentlich die die Blüthenköpfe unmittelbar umgebenden Blätter am *Cirsium oleraceum* erkennen. Ueberall an sonnigen Standorten sind die genannten Blätter dieser Pflanze blass grünlich gelb oder weisslich. An schattigen Standorten findet sich die Pflanze selten; tritt sie auf solchen, directem Sonnenlichte nur vorübergehend ausgesetzten Standorten auf, so nehmen die bezeichneten Blätter eine hellgrüne Färbung an. Erzieht man die Pflanze zur Zeit, in der sie die blüthentragenden Stengel entwickelt, im Schatten, so kann man die sonst fast ungefärbten Blätter zu noch lebhafterem Ergrünen bringen. Sehr interessant war mir auch folgende Beobachtung, welche ich in diesem Spätsommer im Bereiche des Wiener Waldes machte. Die in einer etwa vierzehn Tage anwährenden Regenepoche zur Entwicklung gekommenen Gipfelblätter der Pflanze ergrünt lebhaft. Starker Sonnenbeleuchtung ausgesetzt, liessen die Gipfelblätter ein schwaches Verblässen erkennen. Die Erscheinung liess sich dadurch steigern, dass die Pflanzen, wenn sie nicht im intensiven Lichte standen, dunkel gehalten wurden.

In dieselbe Kategorie von Erscheinungen darf vielleicht auch die Zerstörung des Chlorophylls der Knospendecken unserer Laubbäume gestellt werden. Je reichlicher das grüne Pigment in diesen Schutzorganen der Laubblätter zur Entwicklung kömmt, desto später verfällt es der Wirkung des Lichtes. Der Schutz, den diese Organe gegen starke Lichtwirkung finden, ist im Allgemeinen ein geringer. So lange die Laubblätter, in deren Achseln die Knospen zur Entwicklung kommen, noch negativ geotropisch gestellt sind, stehen die Knospendecken in deren Schlagschatten und sind vor greller Lichtwirkung bewahrt; alsbald stellen sich die Laubblätter aber heliotropisch und die Knospendecken sind dann, wenn sie nicht unter dem Schutze von Nebenblättern stehen, den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt. Es wird dann in kurzer Zeit das Chlorophyll der Knospendecken, so weit selbe nicht von tiefer stehenden Organen derselben Kategorie bedeckt sind, zerstört.

Wien, den 26. October 1875.