Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten.

Von **G. Gentner.**

(Mit 7 Abbildungen im Texte.)

Die Früchte, die Blätter und der Thallus der verschiedensten Pflanzengruppen und Arten besitzen auf ihrer Epidermis einen eigenartigen blauen Glanz, der je nach den Verhältnissen stärker oder schwächer auftritt oder auch ganz zu verschwinden vermag.

Kny und Berthold haben zuerst darauf hingewiesen, daß Meeresalgen aus den Gattungen Chylocladia, Polysiphonia, Cystosira u. a. weißes, grünes, vor allem aber blaues Licht reflektieren und gefunden, daß in den nach außen liegenden Zellen Platten vorhanden sind, welche eine große Anzahl kleiner, dicht gedrängter, linsenförmiger Körperchen enthalten. Von diesen eiweißartigen, winzigen Partikelchen wird das Licht und zwar vorzüglich das blaue und grüne zurückgeworfen und dadurch das eigenartige Glänzen und Leuchten bewirkt.

Bei den höheren Pflanzen hat zuerst Frank auf den Blauglanz der Früchte einiger Viburnumarten, vor allem Viburnum Tinus und der Samen aus der Gattung Paeonia, hingewiesen. Hier wird von der Frucht- und Samenschale blaues Licht zurückgeworfen, von ganz ähnlichem Aussehen wie es blau angelaufener Stahl besitzt. Frank erklärte diese Erscheinung mit Fluoreszenz eines Stoffes, der in die Zellmembranen eingelagert sei. Seine wenig beweißkräftigen Untersuchungen regten H. v. Mohl zu einer Nachprüfung der von Frank gemachten Beobachtungen an. Hugo v. Mohl zeigte, daß hier von einer Fluoreszenz keine Rede sein könne, daß vielmehr das Phänomen des trüben Mediums die Ursache des Blauglanzes der Früchte von Viburnum Tinus sei. Fast zu gleicher Zeit und ohne anscheinend die Arbeit Mohl's zu kennen, machte Kny Untersuchungen über den prächtig stahlblauen Glanz, welchen einige Selaginella-Arten, vor allem Selaginella laevigata Wild., auf der Oberseite der Blätter besitzen. Ebenso wie Mohl bei Viburnum Tinus, fand Kny bei Selaginella laevigata, daß hier keine Fluoreszenzerscheinung die Ursache des Blauschimmers sei. Auf Grund seiner Untersuchungen kam er zu dem Resultate, „daß das von der Blattoberseite von Selaginella laevigata zurückgeworfene blaue Licht eine Mischfarbe ist, die durch Interferenz der an den beiden parallelen Grenzflächen der Cuticula reflektierten Strahlen zustande kommt, also auf ähnliche Weise wie die Newton'schen Farbenringe und die glänzenden Farben der Seifenblasen". Gegen diese seine An-

sicht hat jedoch Kny selbst eine Reihe von Einwänden gemacht und die endgültige Lösung der Frage offen gelassen. Weitere Untersuchungen über diesen Gegenstand sind mir nicht bekannt geworden. Hassack und in neuerer Zeit Gertz schließen sich den Ansichten von Kny an und betrachten den Blauglanz als eine Interferenzerscheinung wie dieser. Schimper dagegen ist der Ansicht, daß die Erscheinung des bläulich metallischen Glanzes vieler Blätter höherer Pflanzen noch ganz unaufgeklärt sei.

Kny und Schimper betonen, daß der Blauglanz nicht nur bei den Blättern der Selaginellen auftritt, sondern, wenn auch in viel schwächerem Maße, bei verschiedenen Schattenpflanzen. Tatsächlich ist er eine ungemein verbreitete Erscheinung und zeigt sich an den Blättern der verschiedensten Pflanzenfamilien nicht nur in unseren Gewächshäusern, sondern bei der Mehrzahl der Schattenpflanzen feuchter Wälder in unseren Breitegraden. So beobachtete ich ihn in der Umgegend von München in den Sommermonaten in besonders deutlichem Maße bei Sambucus nigra, Evonymus europea, Crataegus oxyacantha, bei Rubus- und Scrofularia-Arten, bei Ajuga reptans, Mercurialis perennis. Viel schwächer tritt er auf bei Tilia, Fagus, Corylis, Carpinus, Berberis, Plantago media, Fragaria vesca, Primula elatior, Galeobdolon luteum, Chrysosplenium alternifolium, Lysimachia vulgaris, bei Viola- und Pirola-arten, bei vielen Umbelliferen u. a.

Bei manchen unter ihnen, vor allem aber bei vielen Gewächshauspflanzen führt er nur den stärkeren Blattrippen entlang, während er der übrigen Lamina fehlt.

Da sich die Ansichten von Frank, H. v. Mohl und Kny über die Entstehung des Blauglanzes, wie wir gesehen haben, widersprechen, und von ihnen auch nur ein beschränktes Material zur Untersuchung gelangte, so versuchte ich mit einer größeren Anzahl von Objekten dieser Frage näher zu treten.

Als Ausgangsmaterial benutzte ich wie Kny die Blätter von Selaginella laevigata, und vor allem auch Selaginella caesia, wo die Erscheinung am deutlichsten auftritt und mir aus dem Münchener botanischen Garten hinreichendes Material zur Verfügung stand.

Der Blauglanz tritt hier gewöhnlich erst in einiger Entfernung von der Terminalknospe auf, ist jedoch bereits vorhanden, ehe die Blätter ihre volle Größe erreicht haben. Am ausgewachsenen Blatte ist er bei S. caesia gewöhnlich gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt, während er bei S. laevigata am intensivsten am basalen Teile und

in der Nähe der Blattrippen vorkommt, gegen den Blattrand zu aber allmählich abnimmt oder auch ganz fehlt.

Bei älteren Sprossen verschwindet er häufig auch ganz, die Blätter erscheinen normal grün, wie die anderer Selaginella-Arten, oder aber das Blau verwandelt sich in violett bis rot. Beobachtet man solche blauglänzende Blätter unter dem Mikroskop bei auffallendem Lichte, so zeigt sich, daß der Blauglauz von lauter einzelnen voneinander getrennten Punkten ausgeht, die je einer Zelle entsprechen.

Läßt man Blätter von S. laevigata oder S. caesia eintrocknen, so verschwindet der Blauglanz allmählich. Trockene Blätter sind rein dunkelgrün gefärbt. In Alkohol gelegte Blätter verlieren ihren Blauglanz sehr bald. Bringt man sie hierauf in Wasser und trocknet sie auf der Oberfläche ab, so erscheint er wieder, wenn auch gewöhnlich um vieles schwächer. Behandelt man Blätter mit Blauglanz mit Kalilauge, so verschwindet er bald für immer, in verdünnter Salzsäure hält er sich dagegen solange, bis der Chlorophyllfarbstoff zersetzt und braun geworden ist.

Flächenschnitte, welche den oberen etwas emporgewölbten Teil der Epidermis von der unteren das Chlorophyll enthaltenden Partie abtrennen, zeigen, daß bei auffallendem oder sehr schwach von unten her durchdringenden Lichte der Blauglanz von der Epidermis oder Cuticula ausgeht. Bei stärkerer Beleuchtung von unten verschwindet er vollkommen. Am stärksten tritt er in der mittleren Partie jeder Zellaußenwand sowie vor allem auch in den wellenförmigen Ausbuchtungen der Epidermiswände auf, um gegen den Rand zu allmählich abzunehmen.

Auch die Membranen der unteren Epidermis und des inneren Blattgewebes zeigen beim Trocknen grüne, rote und gelbe Reflexionsfarben, während sie frisch nur weißes Licht zurückwerfen, ebenso die obere und untere Epidermis rein grüner Selaginella-Arten wie S. Martensii. Sie treten überhaupt bei allen zarten Membranen während des Austrocknens auf, sind aber von so schwacher Farbwirkung, daß sie hier sicherlich keine Rolle spielen können.

Bedeutend näher kommt man der Lösung der Frage, wenn man solche Flächenschnitte anstatt sie ins Wasser zu legen und mit dem Deckglas zu bedecken, in frischem Zustand ohne Benetzung auf eine dünne Wasserschicht des Objektträgers bringt und so unter dem Mikroskop betrachtet. In diesem Falle zeigt sich dann, daß die ganze mittlere Partie der Epidermis jeder Zelle aus einer im Vergleich zum übrigen Teil viel stärker lichtbrechenden Masse besteht. In dieser Masse

eingebettet findet man bei stärkerer Vergrößerung größere oder kleinere Körnchen, die eine blaue Farbe in intensivem Maße reflektieren und als die eigentlichen Erreger des Blauglanzes angesehen werden müssen.

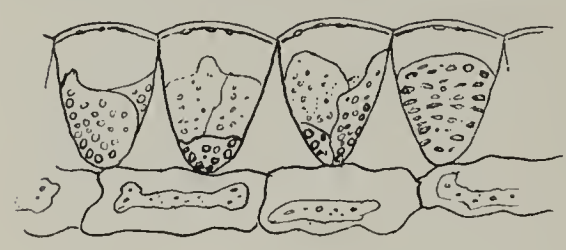

Fig. 1. Querschnitt durch das Blatt von Selaginella laevigata.

Der Querschnitt durch ein Blatt von Selaginella laevigata zeigt diese Körperchen deutlich in der äußeren Epidermiswand eingelagert und zwar unterhalb der Cuticula in dem aus reiner Zellulose bestehenden Teil. Oftmals ragen sie über dieselbe noch etwas heraus ins Innere der Zelle, als wären sie der Wand nur angelagert. Sie werden beim Schneiden leicht losgelöst und schwimmen dann mit Fetzen der umliegenden Epidermiswand frei im Präparate. Bei Selaginella caesia sind die Verhältnisse ganz ähnlich. Hier ist der Blauglanz hauptsächlich auf die Mitte der nach außen liegenden Epidermiswände beschränkt. Auf dem Querschnitt zeigt sich, daß dieser mittlere Teil jeder Epidermiszelle eine kuppenförmige Hervorragung darstellt, in deren Innenseite die gleichen Knötchen sitzen wie bei S. laevigata, doch gewöhnlich in viel größerer Anzahl.

Fig. 2. Querschnitt durch die Epidermiszelle von Selaginella caesia.

Diese Körper sind zwar ebenfalls lichtdurchlässig, wie die übrige Zellmembran, zeigen aber eine andere Dichte und ein anderes Lichtbrechungsvermögen. Wachs konnten die eingelagerten Körper nicht sein, denn sie schmolzen weder in kochendem Wasser, noch beim trockenen Erhitzen, noch trat beim Erwärmen in mit Alkanna rotgefärbtem Öle eine Farbstoffspeicherung ein. Kieselsäure kommt zwar bei den beiden Selaginella-Arten in der Zellwand eingelagert vor, doch in allen Membranen ziemlich gleichmäßig, und tritt auch bei anderen Arten auf, die keinen Blauglanz zeigen, was schon früher Gibson nachgewiesen hat. Gegen cc. Schwefelsäure verhalten sich die blauglänzenden Partien namentlich bei Flächenschnitten sehr widerstandsfähig. Dagegen verschwindet der Blauglanz bald für immer, wenn solche Schnitte mit Kalilauge behandelt werden. Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure färben die blauglänzenden Partien gelbbraun, doch tritt die Färbung gewöhnlich später auf, als bei der übrigen Cuticula und der Farbenton ist ein etwas anderer als bei dieser.

Es sind also diese Körnchen Kutinkörnchen, welche in die Zellulosepartien der Epidermiswand eingelagert sind und ein von dieser verschiedenes Lichtbrechungsvermögen zeigen. Wir haben es hier also

weder mit der Interferenzwirkung dünner Blättchen noch mit fluoreszierenden Stoffen zu tun, sondern mit Einlagerungen in die Epidermis. Es ist ferner die Vermutung H. von Mohls, der ebensowenig wie Kny diese Körperchen selbst bemerkte, richtig. die er bei seinen Untersuchungen der Früchte von Viburnum Tinus gewann, daß es sich bei dem Auftreten des Blauglanzes um die Erscheinung des trüben Mediums handle. Unter einem farblos trüben Medium versteht man ein Gemenge zweier oder mehrerer ungefärbter, durchsichtiger Materien von solcher Art, daß man die einzelnen Teilchen der verschiedenen Stoffe wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit nicht mehr voneinander unterscheiden kann. Solche trübe Medien ergeben sich vor einem dunklen Hintergrunde je nach der Dicke der Schicht blau oder bläulich. Es werden hier nämlich durch diffuse Reflexion von den durch die Membran gehenden Lichtstrahlen hauptsächlich die kurzwelligen Strahlen, also vor allem die blauen und violletten geschwächt und zurückgeworfen, während die langwelligen roten am leichtesten durch die Membran hindurchgehen. Diese reflektierten blauen Strahlen sind es nun, welche den Blauschimmer bei den Pflanzen hervorrufen. Die eingelagerten Kutinkörper brechen das Licht in anderer Weise als die sie umgebende Zellulose. Zwar sind sie selbst wohl zu groß, um als einzelnes Körperchen wirken zu können. Doch ist anzunehmen, daß sie einerseits wiederum aus winzigen Einzelkörperchen umgeben von Zelluloseteilchen bestehen, andererseits ihre Ränder diese Erscheinung hervorrufen. Auf gleiche Weise kommt bekanntlich die Farbe des Himmels, das Blau von Rauchnebeln, von dünnen Emulsionen, wie die einer alkoholischen Mastixlösung in Wasser zustande. Ändert man die dunkle Unterlage eines trüben Mediums, hier also z. B. durch Extraktion des Chlorphyllfarbstoffes mit Alkohol durch eine helle, so werden die blauen Strahlen durch die reflektierten weißen verdeckt und treten nicht mehr in Erscheinung. Legt man nun zarte Flächenschnitte solcher extrahierter Blätter auf einen dunklen Hintergrund, z. B. schwarzes Papier, und beleuchtet von oben, so tritt der Blauschimmer sofort wieder auf um beim Wechsel mit einem weißen wieder zu erschwinden. Durch diese Erklärung finden auch die Bedenken Kny's gegen seine Theorie ihre Lösung. Legt man Flächenschnitte von Selaginella laevigata in Glyzerin, so wird das in der Membran imbibierte Wasser ganz oder teilweise durch ein anderes von ganz ähnlichem, optischen Verhalten ersetzt, der Blauglanz bleibt erhalten. Beim Austrocknen blauglänzender Blätter wird dagegen die ganze Membran mehr oder weniger lichtundurchlässig und die Erscheinung vermag erst wieder bei erneuter Imbibition mit Wasser auf-

zutreten. Das gleiche sieht man bei den blauglänzenden Paeoniensamen. Mit dem Grade der Austrocknung verändert sich der Blauglanz in ein tiefes Schwarz um wieder aufzutreten, wenn die Samen längere Zeit im Wasser gelegen haben.

Auch bei allen übrigen Pflanzen, die ich ihres Blauglanzes wegen untersuchte, konnte die Ursache desselben auf die unregelmäßige Dichte der Epidermiswände und damit auf die Erscheinung des trüben Mediums zurückgeführt werden. Man kann hier zwei Fälle unterscheiden, zwischen denen jedoch alle Übergänge auftreten können. In dem einen Falle haben wir es mit körnigen Einlagerungen in den Wänden zu tun, ähnlich wie bei den beiden untersuchten Selaginella-Arten. Im zweiten Falle aber sind es zarte, streifen- oder riefenförmige Verdickungen, welche die Epidermiswände durchziehen und den Blauglanz hervorrufen.

Körnige Einlagerungen in den Membranen finden wir z. B. bei den bereits von Frank und H. v. Mohl untersuchten Früchten von Viburnum Tinus und den Samen verschiedener Päonien-Arten. Bei Viburnum Tinus sind die blaues Licht in hohem Maße reflektierenden Körnchen besonders groß und zahlreich. Auch die Seitenwände der Epidermiszellen reflektieren Blaulicht infolge unregelmäßiger Verdickungen.

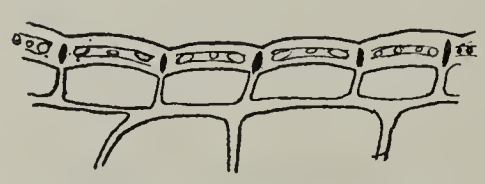

Fig. 3. Querschnitt durch die Epidermis der Fruchtschale von Viburum Tinus nach Behandlung mit Kalilauge. Die Kutinkörper sind gequollen.

Auf dem Querschnitt durch die äußere Epidermiswand bemerkt man zwischen der äußersten kutinisierten Partie und der nach innen liegenden die eingelagerten Körperchen, welche bei Zusatz von Kalilauge stark aufquellen und dadurch deutlicher sichtbar werden. Chlorzinkjod färbt zuerst die eigentliche Cuticula gelb, etwas später die Einlagerungen. Der Inhalt der Zellen besteht aus blauschwarzem Anthocyan und wirkt in vorzüglichem Maße als dunkler Hintergrund. Bei den blauglänzenden Samen von Paeonia peregrina sind die reflektierenden Kutinmassen hauptsächlich am Rande der Epidermiszellwände ringförmig angeordnet. Oft auch sind es deutlich voneinandergetrennte Körner, die gegen die Mitte zu kleiner werden. Auch die Seitenwände sind von den das blaue Licht reflektierenden Massen erfüllt. Die dunkle Unterlage wird hier von braunschwarzen, in die Zelle eingelagerten Stoffen erzeugt. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den metallisch bläulich glänzenden Samen von Anthericum ramosum. Bei dem Schattenblatt von Forsythia suspensa sind diese Einlagerungen ebenfalls deutlich in den Zellulosepartien der Epidermiswände zu beobachten und färben sich gleich der Cuticula mit Jod und Schwefelsäure

gelb. Bei Elatostemma sessile sind neben kleineren Körperchen oftmals größere vorhanden, die ein blaues Zentrum und einen helleren Hof besitzen. Bei Strobilanthus glomeratus sind außer in den Epidermiswänden auch in die Haarmembranen Kutinknötchen eingelagert, die in gleicher Weise blaues Licht reflektieren. Asarum europaeum hat ähnlich wie Selaginella caesia auf dem obersten Punkt der emporgewölbten Epidermiszellen eine knorpelige Verdickung, von der aus nach allen Seiten hin unregelmäßige Knötchen und Körnchen verlaufen. Ähnlich verhalten sich die Einlagerungen im Schattenblatt von Galeobdolon luteum. Bei Glechoma hederacea kommen neben Körnchen und Knötchen oftmals blauschimmernde Membranverdickungen in den Seitenwänden vor, die eine deutliche Schichtung zeigen. Auch langhingezogene Verdickungsstreifen treten in den Außenwänden auf, die blauglänzende Ränder besitzen. Diese Verdickungsstreifen sind von gleicher Beschaffenheit wie die eingelagerten Körnchen und finden sich bei einer ganzen Reihe von Pflanzen mit blauglänzenden Blättern. Sehr deutlich ausgebildete Blaustreifen hat Sambucus nigra, Ajuga reptans, Heracleum Spondylium, Dioscorea-Arten usw.

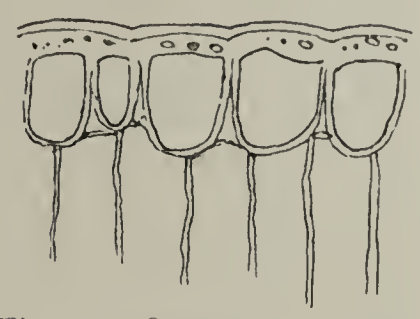

Fig. 4. Querschnitt durch die Epidermis von Forsythia suspensa.

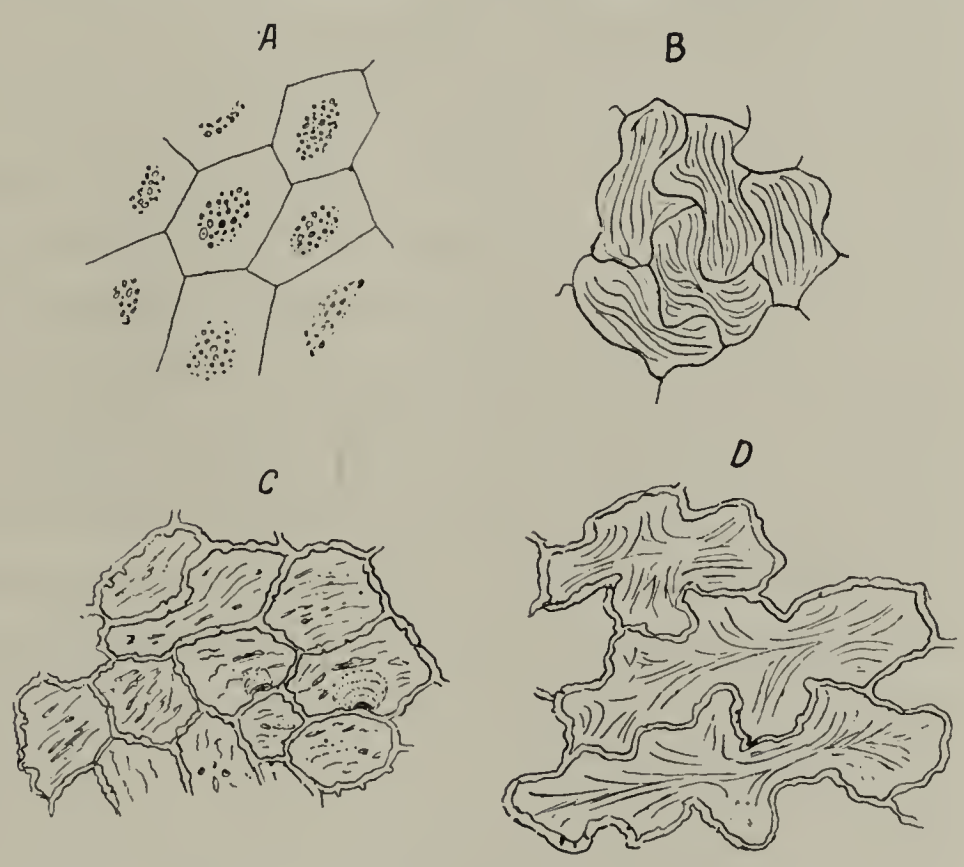

Fig. 5. Flächenschnitte von Epidermiswänden von oben gesehen. *A* von Euonymus europaea, *B* von Lysimachia vulgaris, *C* von Glechoma hederacea, *D* von Sambucus nigra.

Kny und vor allem Berthold haben den Blauglanz der erwähnten Algen ebenfalls auf winzige Körperchen zurückgeführt, die hier jedoch im Plasma eingebettet sind. Es darf wohl vermutet werden, daß es sich hier ebenfalls um die Erscheinung des trüben Mediums als letzte Ursache handle. Zu einer solchen Nachprüfung fehlte mir

jedoch leider das Material. Wie bereits erwähnt wurde, tritt das trübe Medium nur vor einem dunklen Hintergrund, also bei blauglänzenden Blättern vor dem Chlorophyll auf und verschwindet daher bei der Extraktion des Blattgrüns durch Alkohol. Macht man jedoch von solchen extrahierten Objekten Flächenschnitte von der Epidermis und beobachtet sie über einem dunklen Hintergrund von oben, so zeigt sich, daß sie auch jetzt noch blaues Licht reflektieren. Doch ist es notwendig, daß solche Blätter nach der Behandlung mit Alkohol einige Zeit in Wasser gelegt und dann auf der Oberfläche abgetrocknet werden. Der Alkohol wirkt im Innern der Zellmembran optisch in anderer Weise als das Wasser. Ähnlich wie Alkohol wirken auf die blauglänzenden Blätter andere Stoffe, welche den dunklen Hintergrund, das ist in diesem Falle das Chlorophyll, verändern, wie Chloralhydrat-, Sublimat-, Osmiumsäurelösungen oder Formalindämpfe. Taucht man frisch abgeschnittene Sprosse von Selaginella caesia oder S. laevigata mit der Schnittfläche in eine wäßrige Eosinlösung, so steigt diese sehr rasch bis in die Spitzen der Blätter und verdeckt den Chlorophyllstoff ganz oder teilweise. Bei solchen rotgefärbten Blättern ging das Blau in ein glänzendes Rot über, während in der Nähe der Blatträndер, wo der Farbstoff nur schwer vordringen konnte, ein violetter Mischton erzielt wurde.

All die Beobachtungen beweisen, wie sehr die Unterlage bei dem Zustandekommen des Blauschimmers beteiligt ist. Nun ist es eine allgemeine Tatsache, daß die Schattenpflanzen durch ein ganz besonders intensives Dunkelgrün des Chlorophyllfarbstoffes ausgezeichnet sind. Manche ausgewachsenen Blätter solcher Schattenpflanzen, wie z. B. die von Elatostemma sessile, Ajuga reptans, Mercurialis perennis, Strobilanthus glomeratus, erscheinen oftmals fast blauschwarz. Daß diese dunkle Färbung nicht allein von der Lage und Zahl der Chlorophyllkörper, von der Beschaffenheit der Außenmembran und der Interzellularen bedingt wird, zeigt die einfache Betrachtung auf dem Querschnitt. Extrahiert man solche Schattenblätter mit Alkohol, so bemerkt man, daß diese Lösungen selbst in bedeutender Verdünnung einen blaugrünen Farbenton besitzen, der sie wesentlich von dem aus lichtliebenden Pflanzen unterscheidet. Es lag nun die Vermutung nahe, ob nicht ein bestimmter Stoff dem Chlorophyll beigemengt sei, der den blauen Farbenton bedinge. Eine Reihe von Versuchen mit den verschiedensten Lösungs- und Trennungsmitteln führte jedoch zu keinem greifbaren Resultat. Dagegen sprechen alle Beobachtungen dafür, daß es sich bei den verschiedenen Färbungen der Chloroplasten nur um einen prozentualen Unterschied in der Zusammensetzung handle, daß also bei den Schattenblättern der

blaugrüne Anteil des Rohchlorophylls gegenüber dem reingrünen und gelben vorherrscht. Dies zeigt vor allem auch der Aufbau der Chlorophyllkörper von solchen Schattenpflanzen. Ohne hier auf die sich noch vielfach widersprechenden Ansichten über den Bau derselben im allgemeinen einzugehen, möchte ich mich auf meine eigenen Beobachtungen, hauptsächlich auf die von Selaginella laevigata und S. caesia, beschränken. Die Chlorophyllplatten der Epidermiszellen liegen hier bei im Schatten gewachsenen Exemplaren an den beiden Seitenwänden und berühren sich mit dem einen Ende am Grunde der Zelle. Eine der beiden Platten ragt etwas mehr nach oben an die äußere Epidermiswand heran, anscheinend zur besseren Lichtausnutzung, und besitzt an dieser Stelle besonders deutliche blaugrüne Grana in einer helleren Grundsubstanz eingebettet. Behandelt man Blätter dieser beiden Pflanzen mit Stoffen, welche den Chlorophyllkörper abtöten, wie Formalin- oder heiße Wasserdämpfe, Alkohol, Pikrinsäure usw., so kann man beobachten, wie schon nach kurzer Zeit die blaugrünen Grana aus dem Chlorophyllkörper heraustreten und sich im Plasma der Zelle zu größeren schwarzblauen Tropfen vereinigen. Dieses Heraustreten der Grana hat schon Pringsheim und später Bredow beobachtet.

Verwendet man Kalilauge, so vergrößert sich der Chloroplast durch Quellung und man sieht, wie die austretenden Grana als langgestreckte Flüssigkeitstropfen aus Poren oder Gängen herausdringen, die bis in die Mitte der Grundsubstanz des Chlorophyllkörpers reichen. Auch bei der Behandlung von Querschnitten mit wäßriger Pikrinsäurelösung lassen sich diese Verhältnisse in den meisten Fällen sehr deutlich beobachten. Die ausgetretenen Grana sind von dicköliger Beschaffenheit, und werden nur vom lebenden Chloroplasten festgehalten. Bei seinem Absterben durch Austrocknung oder infolge von Giften werden sie förmlich herausgepreßt. Die Grundmasse ist hellgrün bis fast gelb, ihr Farbstoff ist anscheinend in fester Form eingelagert und löst sich etwas später in Alkohol als die Grana.

Auch bei den anderen dunkelgrünen Schattenpflanzen läßt sich der dunkle Farbton auf Einlagerung von blaugrünen Granis in eine hellere Grundsubstanz zurückführen. Doch sind sie bei manchen Arten manchmal weniger scharf abgegrenzt, da vielleicht die Poren, in denen sie sitzen, sehr klein und in großer Anzahl vorhanden sind, so daß sie nicht einzeln deutlich genug hervortreten.

Diese blaugrünen oder fast blauen Grana geben also dem Chlorophyllkörper seine dunkle Färbung und bewirken bei den blauglänzenden Blättern den dunklen Hintergrund. Wenn unter bestimmten Umständen

die Chlorophyllunterlage von dunkelgrün zu hellgrün übergeht, so verschwindet der Blauglanz der Blätter. Macht man von solchen Blättern Flächenschnitte, so zeigt sich, daß auch in diesem Falle noch von den Einlagerungen der Epidermiswände blaues Licht reflektiert wird, wenn gleich gewöhnlich aus später zu erörternden Gründen in schwächerem Maße. Die vom Chlorophyll reflektierten hellgrünen Strahlen verdecken aber denselben und lassen ihn nicht für unser Auge in Wahrnehmung treten. Es kann daher auch die Epidermis von nicht blauglänzenden Blättern Blauglanz besitzen, der nur zu schwach ist, um in Erscheinung zu treten. Einen solchen Fall sehen wir bei Selaginella helvetica. Diese Pflanze zeigt selbst in monatelanger Schattenkultur keinen oder einen doch nur geringen Blauglanz auf den Blättern. Macht man jedoch Flächenschnitte, welche die obere Epidermiswand treffen, so sieht man in der Wand einer jeden Zelle drei oder bei größeren Zellen auch vier jener Kutinknoten eingelagert, welche bei auffallendem oder schwach von unten durchfallendem Lichte prächtig blau aufleuchten. Sie sind je nach Form und Größe der Zelle verteilt, so daß sie die Zelle möglichst gleichförmig beherrschen. Daß hier trotzdem für das unbewaffnete Auge der Blauglanz nicht in Erscheinung tritt, rührt jedenfalls daher, daß einerseits das Chlorophyll heller gefärbt ist, andererseits die Zellen nicht wie bei der Mehrzahl der vorbeschriebenen Fälle mit deutlichem Blauglanz isodiametrisch, sondern unregelmäßig langgestreckt und nicht emporgewölbt sind. Die konzentrierende Linsenwirkung fehlt bei Selaginella helvetica und die reflektierten blauen Lichtstrahlen, obwohl sie ebenso vorhanden sind wie bei den früher beschriebenen Selaginella-Arten, werden von anderen Strahlengattungen verdeckt.

Fig. 6. Flächenschnitt der Epidermis von Selaginella helvetica mit Kutinknötchen von oben gesehen.

Das Auftreten des Blauglanzes ist eng an einen feuchten, schattigen Standort gebunden.

Pflanzen der gleichen Art an trocknen, sonnigen Standorten gewachsen, hatten den Blauglanz nicht, während ihn in nächster Nähe befindliche, aber gut beschattete in schönster Weise zeigten. Bei einem in der Sonne stehenden Strauche von Sambucus nigra war ein Ast von einer Fichte beschattet und nur an diesem Aste zeigte sich der Blauglanz auf den Blättern. Bei einem Strauche von Forsythia suspensa im Münchener botanischen Garten besaßen nur die Blätter, die gegen die Nordseite zu standen und von jüngeren Ästen beschattet waren,

einen solchen, während die Blätter der Sonnenseite hellgrün und matt erschienen. Pflanzen von Pentas carnea mit prächtigem Blauschimmer verloren ihn, sobald sie aus einem feuchten, schattigen Gewächshaus in ein sonniges, trocknes verbracht wurden. Knollen von Dioscorea macroura und Dioscorea Batatas hatten in einer dunklen Nische des Viktoriahauses ausgetrieben. Obgleich bei diesen Pflanzen sonst niemals ein Blauschimmer zu beobachten war, leuchteten sie hier mit blauem Lichte aus der dunklen Nische hervor. In hellere Beleuchtung gebracht, verschwand nach wenigen Tagen das blaue Licht auf ihren Blättern. Eine ganze Reihe ähnlicher Beobachtungen ließe sich noch anführen, die alle bestätigen, daß in erster Linie den Schattenpflanzen der Blauglanz zukommt[1]). Neben der Chlorophyllunterlage spielt auch der Wassergehalt der Epidermiswände bei dem Zustandekommen des Blauglanzes eine gewisse Rolle. In trockner Luft wird die Epidermisaußenwand matt und der Blauglanz nimmt immer mehr ab.

Zur näheren Untersuchung dieses Einflusses äußerer Verhältnisse auf das Auftreten und Verschwinden des Blauglanzes wurde eine Reihe von Versuchen angestellt. So kultivierte ich Pflanzen von Selaginella laevigata, Selaginella caesia, Elatostemma sessile und Pentas carnea $1^1/_2$ Monate in Dunkelheit aber feucht. In dieser Zeit etiolierten Elatostemma und Pentas, während bei den beiden Selaginella-Arten weder ein Etiolement noch eine Änderung ihres Blauglanzes eintrat.

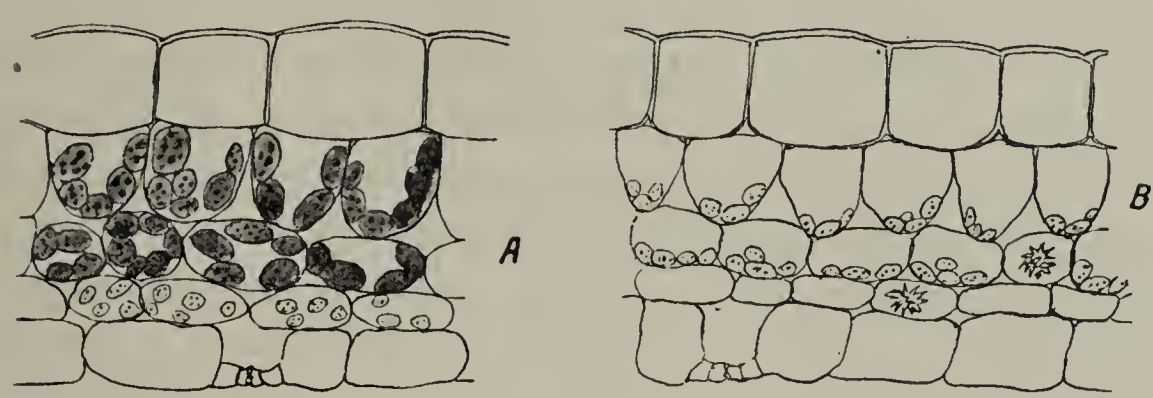

Fig. 7. Querschnitt durch das Blatt von Elatostemma sessile. *A* normales, im Schatten gewachsenes Blatt, *B* etioliertes Blatt.

Der Querschnitt durch das Blatt der etiolierten Elatostemma-Pflanze zeigte, daß zwar die Größe der Chloroplasten im Vergleich zu einer Normalpflanze abgenommen hatte und ebenso die Zahl, daß aber

1) So ist es nach gütiger Mitteilung von Herrn Prof. Goebel auch bei einer Anzahl von Farnen, z. B. Trichomanes Leprieurii (und anderen Arten), Davallia speluncae und besonders bei der durch ihr tiefes glänzendes Blau auffallenden Gymnopteris metallica, welche in Ceylon in sehr schattigen Wäldern wächst. Lomaria nigra fand Herr Prof. Goebel in Neuseeland in sehr schattigen Schluchten; die Blätter sind so dunkelgrün, daß sie fast schwarz erscheinen.

trotz der langen Dunkelkultur die blaugrünen Grana im Chlorophyllkorn sich erhalten hatten. Die unterste Partie des Schwammparenchyms besitzt im normalgewachsenen Blatt hellgrüne Chloroplasten mit geringer Granaausbildung, im etiolierten Blatt waren dieselben vollständig verschwunden.

Kultiviert man Pflanzen der gleichen Arten am intensiven Sonnenlicht und in trockener Luft so verschwindet der Blauglanz früher oder später ganz. Zugleich tritt bei den beiden Selaginella-Arten eine Änderung der Farbe ein. Ihre grünen Teile werden allmählich violett und schließlich ziegelrot, indem sich die Chloroplasten in rote Farbstoffträger umwandeln.

Schimper und später Molisch haben diese Erscheinung der Rotfärbung der Chlorophyllkörper bei einer Reihe von Pflanzen untersucht und letzterer hat gezeigt, daß sie durch ein Karotin bedingt wird, das in Form von roten Tröpfchen in die Chloroplasten eingelagert ist. Außerdem fand Molisch, daß die Rotfärbung eine Folge intensiver Beleuchtung sei, die bei darauffolgender Verfinsterung verschwindet und bei neuer starker Beleuchtung abermals auftritt.

Untersucht man nun Pflanzen, die zwar feucht, aber doch nicht besonders stark beschattet waren, so zeigt sich, daß die ganz jungen Blätter die gleichen Chromatophoren mit roten Granis besaßen, obwohl dieselben noch kaum die halbe Größe erreicht hatten. Hier kann man auch sehen, daß sich die eingelagerten roten Grana bei der Weiterentwicklung in blaugrüne Tröpfchen umzuwandeln vermögen und daß zwischen beiden Körpern, dem blaugrünen und roten, ein enger, chemischer Zusammenhang bestehen müsse. Setzt man solche an der Sonne rotgewordene Pflanzen in den Schatten, so geht das Rot, wie schon Molisch zeigte, in das normale Blaugrün über und der Blauglanz tritt von neuem auf.

Um nun zu prüfen, ob das Licht oder die Trockenheit die eigentliche Ursache der Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren ist, wurden Pflanzen von Selaginella caesia und S. laevigata dunkel, aber sehr trocken kultiviert. Trotzdem nun die Trockenheit soweit getrieben wurde, daß die Pflanzen abzuwelken begannen, trat keine Umwandlung von Blaugrün zu Rot ein. Doch wurde das Grün heller und der Blauglanz nahm infolge der geringen Imbibition der Epidermiswände mit Wasser in hohem Maße ab. In einigen Fällen verschwand er vollkommen. Außerdem wurden Pflanzen in feuchter Atmosphäre während der Sommermonate dem grellen Sonnenlichte unter Glasglocken ausgesetzt. Die Pflanzen behielten auch in der starken Beleuchtung ihre blaugrüne Farbe und ihren Blauschimmer in gleicher Weise bei, wie

in Schattenkulturen. In einem Falle nur wurde die ganze Pflanze plötzlich in wenigen Tagen rot. Hier zeigte sich aber, daß infolge zu starken Gießens und Mangel an Durchlüftung des Bodens die Wurzeln größtenteils abgefault waren. Als ich diesem Übelstande abgeholfen hatte und die Pflanze neue Wurzeln gebildet hatte, wandelten sich die roten Blätter trotz des starken Sonnenlichtes wieder langsam in blaugrüne um.

Ferner wurden zwei blauglänzende Sprosse von Selaginella caesia ohne sie von der Mutterpflanze loszutrennen in Glaskolben eingekittet, deren unterer Teil mit Chlorkalzium beschickt war. Der eine davon wurde nun der direkten Sonne ausgesetzt, der andere stark beschattet. Der beschattete Zweig blieb, wenn auch unter Verlust seines Blauglanzes und seiner tieferen Färbung, in der trocknen Atmosphäre grün, der andere verwandelte bald seine Farbe in rot. Mit Selaginella helvetica, bei welcher ähnliche Rotfärbung eintritt, machte ich ebenfalls Versuche in trockner und feuchter Luft im Licht und im Schatten. Hier zeigte sich das gleiche Ergebnis. Doch war eine mehrere Wochen währende Beleuchtung und ein hoher Grad von Trockenheit nötig, ehe Rotfärbung eintrat. Auch war diese Umwandlung keine so vollkommene, wie sie in der Natur häufig zu beobachten ist. Um die Art der Lichtstrahlen einigermaßen festzustellen, welche die Rotfärbung der Selaginella-Blätter hervorrufen, wurden Pflanzen von Selaginella caesia über ein halbes Jahr unter gelben, roten und blauen Glasglocken kultiviert. In rotem und gelbem Licht waren während der Sommermonate ebenso wie bei direktem Sonnenlicht die Sprosse nicht flach ausgebreitet, sondern ihre Blätter konstant nach aufwärts gebogen. Zugleich trat hier an vereinzelten Sprossen Rotfärbung auf, während unter der blauen Glasglocke an einem Zweige Etiolement sich zeigte, niemals aber Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren. Der Blauglanz dagegen hielt sich unter dem Einfluß der verschiedenen Lichtarten gleich gut.

Rasch und bequem lassen abgeschnittene mit gutentwickelten Wurzelträgern ausgestattete Sprosse von Selaginella caesia ihre blaugrüne Farbe in eine rote umwandeln, wenn man sie mit ihrer Schnittfläche ins Wasser steckt und hierauf der Sonne aussetzt. Sie gedeihen so auch in trockner Luft vorzüglich und bilden an ihren Wurzelträgern ein dichtes Netz von Wurzeln. Änderung oder Mangel an bestimmten Nährsalzen brachte bei diesen Wasserkulturen keinerlei Umwandlung ihrer roten Chromatophoren zustande. Wurden jedoch solche frisch angesetzten Wasserkulturen im Dunkeln gehalten, so verwandelte sich das Blaugrün in ein helleres Grün und nicht in Rot, der Blauglanz verschwand und schließlich ging die Pflanze zugrunde.

Die Rotfärbung beginnt gewöhnlich an den Blatträndern und an der Spitze oberhalb der Gefäßendigungen. Zugleich weichen die Chlorophyllplatten der Epidermiszellen, die bei den Schattenblättern dicht aneinandergelagert die untere Hälfte bedecken, an die Seitenwände, so daß das senkrechte Sonnenlicht ungehindert in die unteren Blattpartien zu treten vermag. Bei andauernder Beleuchtung, namentlich bei alternden Sprossen, tritt außerdem ein Zerfall der roten Chromoplasten ein, sie teilen sich, werden kleiner, rundlich, das Stroma ist farblos, die Grana sind tief ziegelrot.

Diese Umänderungen erinnern sehr an die Umwandlungen, welche die Chloroplasten bei einer Reihe von Pflanzen im Winter erfahren. Es tritt nämlich bei Selaginella helvetica, beim Epheu, bei der Alpenrose, bei verschiedenen Koniferen und anderen Pflanzen mit ausdauerndem Laube in mehr oder weniger hohem Maße eine ganz ähnliche Rotfärbung auf, die teils auf Wirkung des Sonnenlichtes, teils auf Einfluß der Kälte, teils auf beide Faktoren zusammen zurückgeführt wird. Nun haben wir gesehen, daß bei Selaginella helvetica sich die gleiche Rotfärbung der Chloroplasten auch im Sommer durch Trockenheit und starke Beleuchtung erzielen lasse. Es ist daher anzunehmen, daß auch in den übrigen Fällen die Wirkung der Kälte darauf zurückzuführen ist, daß durch Gefrorensein des Bodens die Wurzeln nur in ungenügender Weise Feuchtigkeit aufzunehmen imstande sind. Infolgedessen vermögen die Sonnenstrahlen bei diesen ausdauernden Blättern auch im Winter die Chloroplasten in rote Chromatophoren umzuwandeln, ähnlich wie es im Sommer bei Selaginella caesia und S. laevigata geschieht.

Diese Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren kann jedoch nicht in allen Fällen als ein pathologischer Vorgang aufgefaßt werden, der schließlich zum Absterben der Pflanze führen muß. Trocken und hell kultivierte Exemplare von Selaginella laevigata und S. caesia besaßen bereits in ihren jüngsten Blattanlagen an Stelle der Chloroplasten diese roten Chromatophoren, die ohne Veränderung ihrer Farbe heranwuchsen, sich teilten und das ganze Jahr hindurch bestehen blieben. Solche Pflanzen, die also überhaupt kein eigentliches Chlorophyll besaßen, gediehen trotzdem vorzüglich und produzierten in hohem Maße durch Assimilation Stärke, so daß namentlich die Sprosse dicht mit Stärkekörnern erfüllt waren. Es ist daher zur Assimilation das Chlorophyll grün nicht in allen Fällen notwendig, indem das rote Karotin die gleiche Funktion auszuüben vermag. Wahrscheinlich steht es aber doch diesem sehr nahe, da sich beide Farbstoffe so sehr leicht durch Feuchtigkeit und Beleuchtungsänderungen ineinander überführen lassen.

Behandelt man normalgrüne Blätter mit cc. Chloralhydratlösung, so geht das Grün zuerst in ein schmutziges Gelb und dann in eigenartiges Grünblau über. Das gleiche Grünblau entsteht auch bei gleicher Behandlung in den Blättern mit roten Chromatophoren, woraus sich ebenfalls auf eine nahe Verwandtschaft beider Farbstoffe schließen läßt. Wie weit diese Vermutung richtig ist, müßten erst exakte, chemische Untersuchungen beweisen.

Diese Umwandlung der Chloroplasten in rote Chromatophoren stellt, wie wir gesehen haben, nur eine besondere Modifikation der allgemeinen Tatsache dar, daß Licht und Trockenheit auf den Chlorophyllfarbstoff umgestaltend zu wirken vermögen. Diese Umgestaltung kann mit Ausnahme der beschriebenen Fälle, bei denen schließlich rote Chromatophoren auftreten, von Dunkelgrün zu Hellgrün und schließlich zu Gelb, das ist zur vollständigen Chlorose führen. Wiesner u. a. haben schon früher in der Trockenheit des Bodens eine Ursache für die Chlorose gesehen und E. Molz fand, daß „für die Entwicklung der Kältechlorose die Temperatur des Bodens maßgeblicher sei als die der Luft", indem eben im hartgefrorenen Boden die Wasseraufnahme von seiten der Wurzeln bedeutend gehemmt ist. Doch wäre es natürlich verfehlt, in diesen beiden Faktoren allein die Ursache der Chlorose zu suchen. Es ist wohl sicher, daß die Verschiedenartigkeit des Grüns unserer Pflanzen in erster Linie in der verschiedenartigen Zusammensetzung ihres Chlorophyllfarbstoffes zu suchen ist. Diese wiederum wird in vielen Fällen bedingt von der Aufnahmefähigkeit des Wassers und der darin gelösten Stoffe, namentlich der Stickstoffverbindungen, von seiten der Wurzel, von dem Wasservorrat im Boden, von der Transpirationsgröße der oberirdischen Organe und endlich von der Einwirkung des Lichtes. Es ist außerdem anzunehmen, daß die Pflanzen je nach Standort und Lichtverhältnissen sich nicht nur durch Strukturveränderungen anzupassen vermögen, sondern auch durch Veränderung ihres Chlorophyllfarbstoffes. Untersuchungen, inwiefern die Blattfarbe für die Pflanze von Bedeutung und Vorteil ist, konnten äußerer Verhältnisse wegen nur in bescheidenem Maße ausgeführt werden.

Ich legte zu diesem Zwecke Blätter von Schattenpflanzen gleichzeitig mit hellgrünen Lichtblättern der gleichen Art direkt auf photographisches Papier und setzte sie der Sonne aus. Es entstanden so scharfe und deutliche Kopien der betreffenden Blätter, welche zeigten, daß in der gleichen Zeit die hellgrünen Sonnenblätter bedeutend größere Mengen chemisch wirksamen Lichtes hindurch treten ließen, also das photographische Papier stärker schwärzten als die blaugrünen Schatten-

pflanzen. Die gleichen Versuche mit roten Sonnenblättern von Selaginella caesia und S. laevigata und dunkelgrünen Schattenblättern bewiesen ebenfalls die stärkere Lichtabsorption und infolge des Blauglanzes vor allem auch Reflexion der letzteren. Zwar kommen bei der angewandten Methode nur die chemisch wirksamen Strahlen zur Geltung, während die für die Assimilation so wichtigen roten und gelben Strahlen in ihrer Stärke nicht bestimmt werden. Doch sind auch diese chemisch wirksamen Strahlen für das Pflanzenleben von hoher Bedeutung, daß aus dieser einfachen Methode Schlüsse gezogen werden können. So hat Wiesner gefunden, daß es gerade die blauen Strahlen in erster Linie sind, welche die Transpiration in den grünen Pflanzenteilen befördern, während Brown und Escombe auf die enorme Ausnützung des Sonnenlichtes durch die grüne Pflanze bei der Transpiration hingewiesen und gezeigt haben, daß ein viel größerer Anteil der Sonnenenergie in den chlorophyllhaltigen Organen zur Transpiration als zur Assimilation verwendet wird. Wie viel nun bei diesen Schattenpflanzen mit blauglänzenden Blättern auf Rechnung der Reflexion durch die Epidermiswand oder der Absorption durch das dunkelgrüne Chlorophyll zu setzen wäre, bleibt späteren Untersuchungen überlassen. Was die Assimilation betrifft, so ist es bekannt, daß durch eine reichlichere Stickstoffdüngung auch bei Sonnenpflanzen eine dunklere Färbung der Chloroplasten erzielt wird, ohne daß, wie Griffon zeigte, die Assimilation sich erhöhte. Auch stieg dadurch keineswegs die Produktion der organischen Substanz, was Gilbert durch seine Untersuchungen nachwies. Ferner konnte Engelmann konstatieren, daß die tiefgrüne Färbung und der größere Chlorophyllgehalt für die Assimilationsenergie durchaus nicht immer entscheidet.

Sehr gut ließe sich die stärkere Ausbildung des blaugrünen Anteils des Rohchlorophylls und der Blauglanz der Schattenblätter mit den geistreichen Ansichten Stahls über die Anpassung der Laubfarbe an das Himmelslicht in Einklang bringen[1]). Nach diesem Forscher dient der Ausnützung der Strahlengruppen von Rot bis Gelb der ihre Absorption vermittelnde bläulichgrüne Anteil des Rohchlorophylls. Diese roten bis gelben Strahlen sind nun in besonders reichem Maße vorhanden in dem Lichte, das durch ein trübes Medium gegangen, hier

---

1) Leider befanden sich die vorliegenden Untersuchungen bereits im Druck, als die Arbeit von E. Stahl („Zur Biologie des Chlorophylls", Jena 1909, G. Fischer) in meine Hände gelangte. Es war mir daher nicht möglich, die bedeutenden Ergebnisse dieser Arbeit noch zu berücksichtigen.

also einmal durch die Atmosphäre und dann durch die als trübes Medium wirkende Epidermiswand. Wir hätten also bei diesen Schattenpflanzen besonders deutliche Einrichtungen für die Ausnützung der roten bis gelben Strahlen unter möglichster Ausscheidung der blauen Strahlen. Auf alle Fälle dürfen wir annehmen, daß es sich bei der Ausbildung des Blauglanzes auf den Blättern der Schattenpflanzen um eine Anpassung an den Standort handelt. Denn dafür spricht vor allem der Umstand, daß der Blauglanz bei den Schattenpflanzen der verschiedensten Gruppen eine ganz regelmäßige Erscheinung darstellt. Er tritt an den Zellaußenwänden immer an den dem Lichte am stärksten exponierten Punkten auf, also bei isodiametrischen Zellen im Zentrum. Bei langgezogenen Epidermiszellen verteilt er sich dagegen ziemlich gleichmäßig über die gewölbte Fläche. Bei Selaginella helvetica sind die drei oder vier, blaues Licht reflektierenden Punkte immer so angeordnet, daß das ganze Zellinnere gleichmäßig von ihnen beherrscht wird. Ferner ist zu bedenken, daß der Blauglanz nur dann auftritt, wenn die Membran mit Wasser durchtränkt ist und rasch verschwindet, sobald infolge intensiver Beleuchtung oder geringerer Wasserzufuhr von seiten der Wurzeln eine Abnahme der Transpiration notwendig ist. Es tritt hierbei eine Trübung und damit eine geringere Lichtdurchlässigkeit in der äußeren Epidermiswand auf. Man kann daher zu folgendem Schlusse kommen. Bei den blauglänzenden Blättern der Schattenpflanzen, läßt die obere Epidermisaußenwand infolge ihrer Durchsichtigkeit und geringen Dicke das Licht mit Ausnahme der blauen Strahlen ungehindert ins Innere der Zelle gelangen. Die blauen Strahlen werden durch die in die Epidermiswand eingelagerten Kutinkörperchen reflektiert und gelangen als blauer Schimmer in Erscheinung. Wir haben es daher hierbei mit einer Art Filter zu tun, das die blauen Strahlen teilweise oder ganz zurückhält, dagegen die übrigen Strahlengattungen zur vollkommenen Ausnützung gelangen läßt. Ähnlich hat auch Berthold die Wirkung der Platten in den Zellen der Chylocladien erklärt, welche blaues Licht reflektieren. Er betrachtet sie gleichsam als Vorhänge die bei intensiver Beleuchtung vor der freien Außenfläche der Zelle aufgezogen werden, um einen Teil des auffallenden Lichtes zurückzuwerfen, entweder ohne einen Unterschied zwischen den einzelnen Strahlen zu treffen oder mit ganz bestimmter Auswahl einzelner Strahlengruppen, denen ganz allein der Durchgang verstattet wird.“ Bei den blauglänzenden Blättern der Schattenpflanzen tritt bei dem Auftreten veränderter Bedingungen namentlich durch starke Belichtung und Bodentrockenheit die Regulierung in der Weise ein, daß entweder die ganze Epidermisaußenwand matt

wird, sich etwas trübt oder sich verdickt und dadurch eine Art Lichtschirm für alle Strahlengattungen bildet. Oder aber das darunterliegende Chlorophyll ändert seine Farbe und Zusammensetzung und vermag so das Licht in anderer Weise auszunützen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Professor Dr. Goebel für das große Entgegenkommen, das er mir bei der Ausführung dieser Arbeit zuteil werden ließ, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Literaturangabe.

A. de Bary, Über Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX.
G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. 1882.
H. Bredow, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsheim's Jahrb., XXII.
Czapek, Biochemie der Pflanzen. Fischer, Jena 1905.
Th. W. Engelmann, Farbe und Assimilation. Bot. Zeitung 1888.
B. Frank, Fluoreszenserscheinungen als Ursache der Färbungen von Pflanzenteilen. Bot. Zeitung XXV.
Gibbson, Annales of Botany, VII u. XI.
Gilbert, Nature, Vol. XXXIII.
Griffon, Compt. rend., Tome CXXVIII.
Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora 1888.
Hassack, Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter. Bot. Zentralbl. 1886, VII. Jahrg.
Henslow, The origin of plantstructures etc. Journal Linn. Soc., London 1894, XXX.
Kny, Aus den Sitzungsber. der Ges. naturforsch. Freunde. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX, pag. 186.
H. v. Mohl, Über die blaue Färbung der Früchte von Viburnum Tinus. Bot. Zeitung 1870.
M. Mer, De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales. Société botanique de France 1876, XXIII.
H. Molisch, Über vorübergehende Rotfärbung der Chlorophyllkörner in Laubblättern. Ber. d. d. bot. Gesellsch., XX.
E. Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralbl. f. Bakt. 1908, XX.
Pringsheim, Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Pringsheim's Jahrb., XII.
E. Ramann, Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. Pringsheim's Jahrb., XII.
Ders., Pflanzengeographie 1898.
E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht. Naturwissenschaftl. Wochenschr. 1906, pag. 19.
Jul. Vesque, L'espèce vegetale. Annales scienc. nat. Bot. 6, ser. XIII, 1882.
C. Weber, Arbeiten d. bot. Instituts Würzburg, Bd. II.
J. Wiesner, Beobachtungen über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitung 1871, Jahrg. XXIX.
Ders., Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. Festschrift der zoolog. bot. Ges. Wien 1876.
Ders., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 99

Autor(en)/Author(s): Gentner Georg

Artikel/Article: Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten 337-354