

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DES BAUES
HELLGEFLECKTER LAUBBLÄTTER

Mit 7 Textfiguren und 10 Tafeln

Z. DEVIDÉ

(Aus dem Botanischen Institut
der Universität Zagreb)

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung	108
II. Pflanzenmaterial und Untersuchungsmethoden	111
III. Durchführung der Untersuchungen	114
A. Ursachen von Glanz und Farbe der hellen Blattflecke	114
1. Allgemeines über Glanz und Farbe	114
2. Glanz und Farbe der hellen Blattflecke	116
3. Die Analyse der optischen Einzelvorgänge	117
a) Die totalreflektierende Schichte	117
b) Das Glitzern der totalreflektierenden Schichte	121
c) Die geometrische Optik der Scheinwerferzellen	124
d) Die Bedeutung optischer Inhomogenitäten der Zellstrukturen	132
4. Zusammenwirkung der optischen Einzelvorgänge	134
5. Ursachen der Veränderungen und der Vergänglichkeit heller Blattflecke	136
a) Reversible Veränderungen	136
b) Irreversible Veränderungen	139
B. Bemerkungen zur Lage der Chloroplasten im Assimilationsparenchym	140
C. Über die Verteilung der Spaltöffnungen an hellgefleckten Laubblättern	143
1. Verteilung der Spaltöffnungen an der Blattoberseite	143
2. Verteilung der Spaltöffnungen an der Blattunterseite	144
3. Der Ausnahmefall: Sansevieria	146

IV. Übersicht der bei den untersuchten Pflanzen festgestellten Befunde	146
V. Zusammenfassung	157
VI. Literatur	159
VII. Tafelerklärung	161

I. EINLEITUNG

Bunte Blätter sind Gegenstand botanischer Forschung bereits mehr als 75 Jahre. Unter diesen zeichnen sich aber ganz besonders die hellgefleckten Laubblätter aus, die an ihrer Blattspreite durch an Interzellularen stattfindende Totalreflexion des Lichtes hellgrüne bis silberweisse Flecke besitzen.

Dass die in den Zwischenzellräumen pflanzlicher Gewebe enthaltene Luft infolge der an der Grenzfläche Zellmembran/Luft stattfindenden Totalreflexion diesen eine weisse oder, falls sie durch Farbstoffe gefärbt erscheinen, zumindestens eine hellere, lebhaftere Farbe verleiht, ist eine alte, allgemein bekannte Tatsache. Ihre Erkenntnis beruht auf der Erfahrung, dass solche Pflanzenorgane, sobald sie mit Wasser infiltriert werden, ihre weisse bzw. helle Farbe verlieren, sowie dass diese Farbe nach der Verdampfung des Wassers wieder zurückkehrt. Der Vorgang der Infiltration und des neuerlichen Eindringens der Luft in die Interzellularen lässt sich bei den meisten Fällen auch mikroskopisch verfolgen und muss deshalb als unzweifelhaft bewiesen angesehen werden.

Die Bedeutung der luftführenden Zellen für die Entstehung weisser Flecken an grünen und anders gefärbten Pflanzen erwähnt bereits *Brown* (1874). *Weiss* (1878) stellte fest, dass die unter der Oberhaut im Gewebe enthaltene Luft die Ursache weisser Färbung ist, doch beziehen sich seine Darlegungen vor allem auf Blüten. Die ersten sicheren Angaben über die Ursache hellgefleckter Laubblätter finden wir bei *Dalitzsch* (1886) in seiner Studie über die Blattanatomie der Aroideen.

Im selben Jahre erschien auch die ausführliche Veröffentlichung der Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Blätter von *Hassack* (1886), mit der der Grundstein unserer Kenntnisse über bunte Blätter gelegt wurde. *Hassack* behandelt unter den verschiedenen bunten Blättern auch die hellgefleckten, die er als »weiss, graugrün und silberweiss gefleckte Laubblätter« unterscheidet. Nach *Hassack* (1886, S. 339—340) entsteht: a) weiss »durch Fehlen von Farbstoff in den Geweben und durch das Vorhandensein zahlreicher, lufteffüllter Interstien zwischen den Zellen«; b) graugrün »durch weisse Gewebeschichten, welche über grünen Zellpartien liegen und deren Farbe matt und gedämpft erscheinen lassen«; c) silberweiss als »Folge von einer totalen Reflexion des Lichtes an ausgedehnten, flachen Lufträumen, welche sich zwischen den farblosen und den grünen Gewebeschichten parallel der Blattfläche an solchen Partien erstrecken«.

Die ökologische Bedeutung der hellgefleckten Laubblätter versuchte bereits K e r n e r (1887) zu deuten. Er wies auf das Vorkommen von einheimischen hellfleckigen Pflanzen an feuchten und schattigen Orten hin und meinte, die hellen Flecke seien ein Mittel zur Förderung der Transpiration.

S t a h l (1896), der mit Hilfe von anatomischen Untersuchungen, ökologischen Beobachtungen am Standort sowie einzelnen einfacheren Experimenten die Physiologie der bunten Blätter zu erforschen suchte, widmete seine Aufmerksamkeit auch den hellgefleckten Laubblättern. Unter seinen ausführlichen Beobachtungen finden wir auch die, meines Erachtens ersten, Angaben über die ungleichmässige Verteilung der Spaltöffnungen an hellgefleckten Laubblättern. Stahl stellte nämlich fest, dass die Spaltöffnungen, wenn sie an der oberen Blattseite überhaupt vorkommen, über den hellen Flecken stets seltener sind als über den grünen Bezirken, wobei er als Beispiele *Lamium galeobdolon*, *L. maculatum* und *Silybum marianum* anführt.

Als Ursachen der merkwürdigen Zeichnungen an Marantaceenblättern stellt M ö b i u s (1918) unter anderem auch die im Blattgewebe enthaltenen Lufteinschlüsse fest. Derselbe Verfasser behandelt später in seiner Monographie (M ö b i u s 1927) über Farbstoffe der Pflanze an mehreren Stellen (S. 148, 155 — 157) auch die Ursachen von Farbe und Glanz hellgefleckter Blätter. Er übernimmt darin völlig die Auffassungen von H a s s a c k (1886), die er ausführlich wörtlich zitiert, fasst aber den »weissen und silberweissen Glanz« zusammen und reiht hier auch Fälle ein wie *Trifolium pratense*, die gar kleinen Glanz aufweisen und nach H a s s a c k gleich den *Calathea*-Arten als graugrün zu bezeichnen sind.

In der letzten Zeit sind die weiss gefleckten Blätter wiederum Gegenstand intensiverer Untersuchungen geworden, da sie als besonders geeignete Objekte zum Studium der Blattdifferenzierung zu sein scheinen. So stellte S c h i t t e n g r u b e r (1953) fest, dass die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen an den weissen Flecken der Laubblätter von *Pulmonaria stiriaca* und *Cerithe major* in der Regel kleiner ist als an den grünen Blattpartien. Bei *Pulmonaria stiriaca*, auf die sich der Hauptteil ihrer Untersuchungen bezieht, konnte sie feststellen, dass die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen an den weissen Blattflecken in der Regel kleiner, nur ganz selten gleich gross, niemals aber grösser als jene an den grünen Teilen des Blattes ist. Die Verfasserin wies ferner auf die Möglichkeit der Bedeutungen solcher Untersuchungen für die Erforschung jener Faktoren, welche die Anzahl und die Verteilung der Spaltöffnungen beeinflussen und schlug vor Blätter mit »weissen Flecken« auch von anderen Pflanzen auf die Verteilung von Spaltöffnungen zu untersuchen. Verschiedene Blattmuster bei Araceen, die durch Schädigung der Plastiden entstehen, wurden von B e r g d o l t (1955) untersucht, wobei auch Silberstreifenmuster, Silberfleckenmuster und graugüne Muster der untersuchten Araceen mitbearbeitet wurden. W i e b a l c k (1957) untersuchte die Entwicklungsgeschichte der Blattzeichnungen bei der Gattung *Begonia*.

Sie wies unter anderem nach, dass Silberpunkte und Silberflecke in der Nähe grösserer Drüsentrichome oder Haarzotten der Blattoberseite auf den Interkostalabschnitten der Spreite entstehen. Die Silberflächenbildung kommt ebenfalls in der Nachbarschaft der Haare zustande, wobei die zuerst gebildeten Silberfelder zu gemeinsamen Bereichen verschmelzen. Durch Verdunkelung der Vegetationskegel konnte die Entwicklung der Musterung nur wenig beeinflusst werden.

Eine gute Übersicht über die Mannigfaltigkeit der bunten Blätter bringt Hara (1957), indem er die zunächst nach den Ursachen der Färbung gebildeten vier Hauptgruppen der bunten Blätter (I. Chlorophylltype, II. Air space type, III. Epidermis type, IV. Pigment type) nach der Lage der Flecken an der Blattspreite in je drei bzw. vier Untergruppen einteilt (A. Vein type: 1. Advein type and 2. Intervain type, B. Partial type and C. Entire type). Die Einteilung ist durch schematische Zeichnungen gut veranschaulicht. An Hand von planimetrischen Messungen an Querschnitten von Epidermiszellen und Palisadenzellen während der Blattentwicklung, konnte Hara nachweisen, dass die Interzellularräume unter der Epidermis im Bereich der hellen Flecke hauptsächlich durch horizontale und vertikale Gewebespannungen sowie durch die Nachgiebigkeit der Mittellamelle hervorgerufen werden. Die horizontale (besser gesagt: periklinale) Gewebespannung entsteht als Folge des unterschiedlichen Wachstums zwischen dem Epidermis- und Palisadengewebe, die vertikale (d. h. antiklinale) Spannung verursachen dagegen die Unterschiede im Wachstum der Blattaderbereiche und der an sie grenzenden aderfreien Blattpartien.

Wie es aus diesem Überblick der Literatur ersichtlich ist, hat sich die von Hassack entwickelte und von Möbius übernommene Vorstellung über die Ursachen von Glanz und Farbe der weissen Flecke bis heute unverändert erhalten. Berücksichtigt man jedoch die Grundsätze der geometrischen Optik, so kann man durch diese Vorstellung nicht befriedigt werden.

Es ist zunächst nicht ohne weiteres verständlich, warum flache, ausgedehnte, parallel zur Oberfläche liegende Lufträume silberweisse Flecke erzeugen würden, während die kleineren, von stark geneigten Zellwänden begrenzten Interzellularen die Ursache von graugrüner Farbe wären. Die Totalreflexion des Lichtes, welche die Ursache der silberweissen Flecken sein sollte, kann nämlich nur dann zustande kommen, wenn das Licht aus einem »optisch dichteren« Mittel an die Grenzfläche eines »optisch dünneren« unter einen Einfallswinkel, der grösser vom Grenzwinkel ist, fällt. Demnach konnte, wenn die wahre Ursache der silberweissen Flecken, die sich nach Hassack über mehrere Zellen flach zur Oberfläche erstreckenden Interzellularen sein sollten, kein »silberweiss« entstehen, wenn man ein Begonienblatt senkrecht oder nahezu senkrecht zur Blattoberfläche beleuchten und beobachten würde. Den Silberglanz könnte man dagegen bei den von Hassack gedachten Bedingungen nur dann sehen, wenn die Beleuchtungsrichtung und die

Beobachtungsrichtung einen Winkel von mindestens 97° ausmachen würden. Die Erfahrung lehrt aber, dass ein Begonienblatt auch bei vertikaler Beleuchtung und Beobachtung seine silberweissen Flecke nicht verliert oder ändert. Ausserdem kann man leicht feststellen, dass die ausgesprochen matt hellgrün bis weiss gefleckten Blätter von *Pulmonaria maculosa* und anderen Pflanzen geräumige, »flach ausgebreitete« Interzellularen enthalten können, ohne dabei eine Spur eines Silberglanzes zu zeigen. Ebenso kann man durch Beobachtung von richtig gehandhabten Blattquerschnitten von Begonien, *Zebrina*, *Peperomia* usw. feststellen, dass bei diesen Pflanzen jede Epidermiszelle nach innen beträchtlich gewölbt ist und zumindestens eine, meistens aber mehrere bis viele Palisadenzellen berührt, so dass in der Wirklichkeit überhaupt keine »grosse flache Lakunen«, die sich »über je drei bis vier Palisadenzellen parallel zur Oberfläche« erstrecken würden — wie dies Hassack (1886, S. 214) festzustellen glaubte — vorliegen, sondern ein dichtes, netzartiges Geflecht von drei- bis mehrkantigen Luftkapillaren.

Diese Tatsachen zeigen, dass — soweit bekannt — die in der bisherigen Literatur vertretenen Erklärungen der Ursachen von Glanz und Farbe der hellen Flecke an Laubblättern keinesfalls als befriedigend angesehen werden können. Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen war deshalb vor allem der Versuch den Zusammenhang zwischen den anatomischen Baueigentümlichkeiten der hellgefleckten Laubblätter und den Ursachen von Glanz und Farbe der hellen Flecke in einer vom Standpunkt der Physik annehmbaren Weise zu deuten. Im Laufe der Untersuchungen wurden nebenbei noch Beobachtungen über die Chloroplastenlage in den Palisadenhomologen sowie über Spaltöffnungsverteilung angestellt. Da in der letzten Zeit die weissgefleckten Laubblätter das Interesse der Botaniker wieder mehr an sich gezogen haben, indem sie sich als ein geeignetes Objekt zum Studium der Blattdifferenzierung zeigten, erscheinen damit im Zusammenhang auch die hier gesammelten Beobachtungen und die daraus folgenden Erkenntnisse einer ausführlicheren Mitteilung nicht unwert zu sein.

II. PFLANZENMATERIAL UND UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden folgende Gewächshaus- und Freilandpflanzen benutzt:

1. *Pteris cretica* L. var. *albolineata* Hort. (*Polypodiaceae*)
2. *Pilea cadieri* A. Guill. (*Urticaceae*)
3. *Peperomia sandersii* A. DC. (*P. arifolia* Hort. var. *argyreia*) (*Piperaceae*)
4. *Ranunculus lanuginosus* L. (*Ranunculaceae*)
5. *Ranunculus repens* L. (*Ranunculaceae*)
6. *Ficaria verna* Huds. (*Ranunculaceae*)
7. *Begonia dregei* Otto et Diétr. (*Begoniaceae*)
8. *Begonia rex* Putz. (*Begoniaceae*)
9. *Begonia rex* Putz. var. *indet.* (*Begoniaceae*)

10. *Begonia rex* Putz. »Fee« Hort. (*Begoniaceae*)
11. *Begonia heracleifolia* Cham. et Schlecht. var. *nigricans* Hook. (*Begoniaceae*)
12. *Begonia albo-picta* Hort. (*Begoniaceae*)
13. *Begonia lucerna* Hort. (*Begoniaceae*)
14. *Begonia* »Axel Lange« Hort. (*Begoniaceae*)
15. *Trifolium pratense* L. (*Papilionaceae*)
16. *Cyclamen purpurascens* Mill. (*Primulaceae*)
17. *Cyclamen repandum* Sibth. (*Primulaceae*)
18. *Cerinthe minor* L. (*Borraginaceae*)
19. *Pulmonaria maculosa* Lieblein (*Borraginaceae*)
20. *Lamium maculatum* L. (*Labiatae*)
21. *Plectranthus oerthendalii* Th. Fries jr. (*Labiatae*)
22. *Fittonia argyroneura* E. Coem. (*Acanthaceae*)
23. *Cucurbita pepo* L. (*Cucurbitaceae*)
24. *Silybum marianum* (L.) Gaertn. (*Compositae*)
25. *Scilla violacea* Hutch. (*Liliaceae*)
26. *Erythronium dens-canis* L. (*Liliaceae*)
27. *Smilax aspera* L. (*Liliaceae*)
28. *Sansevieria*-Arten (*Liliaceae*)
Sansevieria trifasciata Prain.
Sansevieria grandis Hook.
Sansevieria cylindrica Boj.
29. *Crocus neapolitanus* Hort. ex Mordant (non Ten.) (*Iridaceae*)
30. *Zebrina pendula* Schnizl. (*Commelinaceae*)

Die Untersuchungen wurden (hauptsächlich gelegentlich des Sommerurlaubes im August 1959) mit Hilfe eines kleinen Reisemikroskopes durchgeführt. Der nur zweifache Revolver gestattete eine Beobachtung von genau ausgewählten Stellen mit dem freien Auge (Revolver quer stellen, Okular herausnehmen und durch den leeren Tubus visieren), mit der Lupe (schwaches Objektiv einschwenken, Tubus senken und das virtuelle Lupenbild aufsuchen) und dem Mikroskop (Okular einsetzen, Tubus heben). Die mikroskopischen Untersuchungen wurden zunächst mit dem schwachen Objektiv (10×) abwechselnd im Auf- und Durchlicht durchgeführt. Das Auflicht wurde einfach durch Aussenbeleuchtung mit Hilfe einer Mikroskopierlampe oder mit Hilfe von um 45° geneigtem Deckglas und einer mit Kollektor und Irisblende versehener Niedervoltlampe hergestellt (Köhler 1928). Auf diese Weise konnten die beiden Beleuchtungsarten rasch gegenseitig ausgewechselt werden. Das starke Objektiv (60×) wurde fast ausschliesslich nur für Durchlichtuntersuchungen benutzt. In gewissen Fällen konnte es jedoch bei entsprechendem hergestellten Schrägschnitten auch für Auflichtuntersuchungen verwendet werden, indem die totalreflektierenden Flächen bei günstiger Lage das fast parallel mit der Präparatoberfläche einfallende Licht in das Objektiv reflektieren konnten. Ein Auflichtmikroskop, bzw. Vertikalilluminator erwies sich für die durchgeführten Untersuchungen als nicht sehr geeignet, da die verschiedenen Lichtreflexe und Bilder, die vom komplizierten optischen System herkommen (Schatten von Optikträgern usw.), störend wirken. Ausserdem ist der Einfallswinkel des Lichtes nicht nach Belieben veränderlich.

Die zu untersuchenden Stücke von Blättern wurden als ganze und als Schnitte untersucht. Hierbei wurde in gegebenen Fällen darauf geachtet, dass dasselbe Blattstück sowohl von der Fläche aus als auch im Querschnitt untersucht wurde. Die Schnitte wurden aus freier Hand mit Hilfe von Rasierklingen und weichem Holundermark hergestellt. Die Blattquerschnitte wurden, wo-

möglich nicht zu dünn hergestellt, zunächst lufthaltig, meist aber infiltriert untersucht. Blattstücke und Schrägschnitte (40° — 50°) wurden ausserdem noch in Luft untersucht (ein Austrocknen wurde dabei sorgfältig gemieden). Flächenschnitte wurden selten verwendet; abgezogene Epidermen wurden niemals gebraucht, da sie wegen Zellschädigungen unverlässliche Bilder bieten.

Als Infiltrations- und Untersuchungsmedium wurde Leitungswasser verwendet, dass in einigen Fällen mit Regenwasser etwas verdünnt oder vollständig ersetzt wurde (z.B. bei Begonien um Kalziumoxalat-Fällungen zu verhindern. Bei Beurteilung von Zellform, wurden osmotische Änderungen sorgfältigst gemieden.

Für genauere Untersuchungen von Kutikularstrukturen wurden Abdrücke mit Nitrozellulose angefertigt, die entweder direkt unter dem Lichtmikroskop untersucht wurden, oder aber nach Bedampfung mit Metallen und Kohle als elektronenmikroskopische Präparate verwendet wurden.

Alle Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat nach *Abbe* angefertigt. Die Berechnungen von Flächenverhältnissen totalreflektierender und nichttotalreflektierender Teile der Präparate wurden aus dem Gewichtsverhältnis ausgeschnittener Teile von dazu eigens angefertigten Zeichnungen gewonnen.

Die Spaltöffnungen wurden bei der im Vergleich zu ihrer Grösse und Verteilung geeignetsten Optik gezählt. Absolute Werte wurden jedoch nicht errechnet. Ebenso wurde das Verhältnis der Zahl der Stomata zur Zahl der Epidermiszellen nicht bestimmt. Im Gegensatz zu diesen Vereinfachungen wurde aber sehr darauf geachtet, dass Fehler bzw. Fehlschüsse, die infolge von ungleichmässiger Spaltöffnungsverteilung an der gesamten Blattoberfläche zustande kommen könnten, sorgfältigst gemieden werden. Folgende Massnahmen wurden hierzu unternommen: 1. Es wurden immer nur jene Zahlen mit Sicherheit verglichen, die von demselben Blattabschnitt stammten. Zu diesem Zwecke wurden die zu untersuchenden Stellen immer so aus dem Blatt herausgeschnitten, dass im gleichen mikroskopischen Präparat sowohl die hellgefleckte als auch die angrenzende grüne Blattpartie enthalten war. 2. Von jedem Präparat wurden, wenn möglich, mindestens 20 Zählungen (10 vom Fleck und 10 von der grünen Blattpartie) gemacht, aus denen dann die beiden arithmetischen Mittel, die beiden Standardabweichungen und der mittlere Fehler der Differenz errechnet wurden. 3. Zählungen von verschiedenen Stellen verschiedener Blätter, sowie von verschiedenen Stellen des gleichen Blattes wurden nach Bedarf durchgeführt und verglichen. 4. Wo die Unterschiede völlig klar waren, also bereits unter der schwachen Vergrösserung ohne Zählen deutlich bemerkt werden konnten, wurde kein Gewicht auf zahlreiche Zählungen gelegt. Dagegen wurden in Zweifelsfällen desto mehr Zählungen angestrebt, je kleiner die Unterschiede waren. 5. Unterschiede im anatomischen Bau der hellen und grünen Blattpartien, wie z. B. im Verlauf der Blattnerven, in Verteilung grosser Trichome usw. wurden berücksichtigt indem die Spaltöffnungen im unmittelbaren Gebiet solcher Bildungen nicht gezählt wurden. Die angegebenen Zahlen beziehen sich also nur auf gleichberechtigte, d. h. nicht durch andere Bildungen verschieden ausgebildete Partien der Epidermis.

Sämtliche Zählungen wurden im Durchlicht gemacht, entweder an nicht-infiltrierten oder an infiltrierten Blattstücken — je nach den Eigenschaften der Objekte. Wo die Spaltöffnungen im Gesichtsfeld zu zahlreich waren, wurde dieses entweder durch Einlegen einer quadratisch ausgeschnittenen Hilfsblende, die auf die Okularblende gelegt wurde, eingeengt, oder es wurde die Zählung mit einem stärkeren Objektiv durchgeführt. Aus diesem Grunde können die für die verschiedenen Pflanzen angegebenen Zählungen untereinander nicht verglichen werden.

III. DURCHFÜHRUNG DER UNTERSUCHUNGEN

A. Ursachen von Glanz und Farbe der hellen Blattflecke

1. Allgemeines über Glanz und Farbe

An einer Grenzfläche zwischen zwei optischen Medien kann das Licht — je nach der Beschaffenheit der Oberfläche und den Unterschieden in Brechung und Absorption der beiden Medien — verschiedenartig reflektiert werden. Die Beschaffenheit der Oberfläche wird die Richtung, die Unterschiede in Brechung und Absorption die Intensität des reflektierten Lichtes bestimmen. Diesen Bedingungen entsprechend können wir spiegelnde, glänzende und matte Flächen unterscheiden.

Ist die reflektierende Fläche völlig glatt (»blank«) und ist die Intensität des reflektierten Lichtes gleich (wie im Fall der totalen Reflexion) oder nahezu gleich (wie bei Metalloberflächen) der Intensität des einfallenden Lichtes, so ist die Fläche spiegelnd, bzw. sie ist ein Spiegel. An solcher Fläche wird das gesammte Licht nach den Gesetzen der geometrischen Optik reflektiert, so dass dabei ein lichtstarkes und scharfes virtuelles Bild der Lichtquelle entsteht. Die Spiegelung ist demnach eine vollkommene reguläre Reflexion. Die Vollkommenheit dieser regulären Reflexion ist dem gesagten zu Folge zweierlei und kann demnach auch auf zwei Weisen verloren gehen. Bleibt die reflektierende Fläche völlig glatt, also blank, während die Intensität des reflektierten Lichtes infolge des optischen Verhaltens beider Medien merklich schwächer von der des einfallenden Lichtes ist, so haben wir eine spiegelnd glänzende Fläche vor uns. Sie zeichnet sich dadurch aus, dass das virtuelle Bild scharf, aber lichtschwach ist. Wird dagegen die Intensität des reflektierten Lichtes gegenüber dem einfallenden infolge des optischen Verhaltens beider Medien nicht wesentlich verändert, während die reflektierende Fläche ihre völlig glatte (blanke) Beschaffenheit so weit verliert, dass nur noch ein Teil des einfallenden Lichtes nach den Gesetzen der geometrischen Optik reflektiert wird, so bezeichnen wir eine solche Fläche nach Zocher und Reinicke (1925) als matt glänzend. Sie zeichnet sich damit aus, dass das virtuelle Bild jetzt lichtstark, aber unscharf ist. Flächen mit völlig irregulärer Reflexion sind gar nicht glänzend, d. h. sie sind völlig matt.

Aus dem bisher ausgeführten geht hervor, dass physikalisch der Glanz einer quantitativ oder/und qualitativ unvollkommener regulären Reflexion entspricht (Zocher und Reinicke, 1925, S. 13—14).

Die verschiedenen Arten des spiegelnden und matten Glanzes werden nach wohl bekannten glänzenden Stoffen bzw. Körpern bezeichnet. So unterscheidet man unter den spiegelnd glänzenden Körpern solche mit Diamantglanz, Glasglanz, Wasserglanz, und unter mattglänzenden solche mit Fettglanz, Perlmutterglanz, Seidenglanz usw.

Bei makroskopischer Beobachtung des Glanzes spielt das Auflösungsvermögen des Auges eine entscheidende Rolle. Die aus spiegelnd glänzenden, gekrümmten mikroskopischen Einzelflächen aufgebaute Flächen zeigen keinen spiegelnden, sondern nur einen matten Glanz. Jede Elementarfläche reflektiert nämlich das Licht divergent wie ein kleiner gekrümmter Spiegel. Liegen nun diese Elementarflächen so nahe nebeneinander, dass sie vom Auge nicht mehr getrennt gesehen werden können, so ist im Bezug auf die ganze Fläche die Reflexion unvollkommen regulär, denn es kann unter diesen Bedingungen von der Lichtquelle kein scharfes Bild entstehen. Mit anderen Worten, die mikroskopischen, gekrümmten Elementarflächen wirken jetzt, obwohl sie selbst glänzend sind, als Unregelmäßigkeiten (Rauigkeiten) der Oberfläche. Als Beispiele waren zu nennen: der matte Glanz zahlreicher Laubblätter, der Seidenglanz der Kakteenblüten (M a t h ä 1936), der Sammetganz der Laub- und Blumenkronblätter, der matte Glanz der menschlichen Haut usw.

Ist eine glänzende Fläche aus nicht zu kleinen, verschieden orientierten Elementarflächen, die spiegelnd oder spiegelglänzend sind, aufgebaut, so wird sie bei genügend grosser Neigung der Einzelflächen glitzern, bei annähernd paralleler Anordnung dagegen schimmern. Auch können reflektierende Elemente, die tief im Innern des durchsichtigen Körpers, also unterhalb der Oberfläche liegen, zum Glanz beitragen, wie dies bekanntlich bei Perlmutter der Fall ist.

Vom Begriff »Glanz« müssen wir den Begriff »Glanzeindruck« streng unterscheiden. Wir haben stets den Glanzeindruck, wenn wir bemerken, dass eine Fläche das Licht unvollkommen regulär reflektiert. »Glanzeindruck ist also der Eindruck von Flächen mit den durch sie erzeugten Spiegelbildern« (Z o c h e r und R e i n i c k e 1925, S. 15). Ein Spiegel glänzt nicht, da bei ihm der Eindruck der Fläche verloren gegangen ist; eine matte Fläche glänzt nicht, da bei ihr kein Spiegelbild entsteht. Der Glanzeindruck kommt aber nicht nur bei Beobachtung von unvollkommen regulär reflektierenden Fläche zustande, sondern immer dann, wenn wir den Eindruck gewinnen, dass das als Spiegelbild betrachtete sich zur Fläche in irgendeiner Hinsicht als dahinterliegend verhält. Diesen Eindruck kann man durch eine Anzahl von verschiedenen Versuchsbedingungen hervorrufen, worüber eben Z o c h e r und R e i n i c k e (1925) ausführlich berichten.

In der vorliegenden Arbeit beschränken wir uns nur an die Untersuchungen des Glanzes der hellen Blattflecke, also nur auf die physikalische Seite, nicht aber auf den Glanzeindruck.

Was die Farbe eines Körpers anbelangt, so ist diese von der Wellenlänge des reflektierten, bzw. durchgelassenen Lichtes abhängig. Da die einzelnen Spektralbereiche von verschiedenen optischen Medien verschiedenartig absorbiert werden und da verschiedene Lichtquellen die einzelnen Spektralbereiche verschiedenartig emittieren, ist die Farbe eines Körpers nicht nur von seinen eigenen physikalischen Eigenschaften sondern auch von den physikalischen Eigenschaften der Lichtquelle abhängig.

Die Änderung der spektralen Zusammensetzung der Lichtes kann durch Absorptions-, Dispersions-, Lichtstreuungs- und Interferenzvorgänge hervorgerufen werden.

2. Glanz und Farbe der hellen Blattflecke

Nach der Festlegung der Begriffe Glanz und Farbe wird es einleuchtend, dass die bisher üblichen Bezeichnungen der hellen Blattflecke wie z. B. »weisser Glanz«, »silberweiss« usw. wenig geeignet, ja z. T. selbst irreführend sind. Will man die Widersprüche mit den längst allgemein bekannt gewordenen Erkenntnissen der Physik nicht weiter aufrecht erhalten, so wird eine Wahl neuer Termine unumgänglich. Wir wollen sie am besten an Hand makroskopischer Beobachtungen an Objekten durchführen, wobei wir Glanz und Farbe als zwei verschiedene physikalische Erscheinungen deutlich trennen wollen.

Es ist unschwer sich davon zu überzeugen, dass alle hellen Blattflecke, die bisher als »silberig« oder »silberweiss« bezeichnet wurden, sich deutlich durch die Erscheinungen des Glitzerns auszeichnen. Das Glitzern lässt sich besonders deutlich bemerken, wenn man den zu untersuchenden Fleck bei starker Beleuchtung beobachtet, z. B. im Sonnenlicht. Man sieht dann deutlich mit dem freien Auge einzelne »silberige«, d. h. spiegelnde Punkte, die bei jeder Bewegung des Blattes (ebenso des Kopfes oder der Lichtquelle) verschwinden, bzw. neu auftauchen. Helle Flecke, die dieses Phänomen nicht zeigen, erscheinen niemals »silberglänzend« oder »silberweiss«. Da das Glitzern die Folge der nur im Blattinneren stattfindenden Totalreflexion ist (Beweis: Infiltration des Blattes!), erkennen wir, dass es nur als eine Komponente des Glanzes der hellen Flecke betrachtet werden kann, denn das Licht wird ja bereits an der Blattoberfläche unvollkommen regulär reflektiert. Der Gesamtglanz heller Blattflecke besteht demnach aus dem Glanz der Blattoberfläche und den Glanzerscheinungen (dem Glitzern) der totalreflektierenden Schichte (d. h. der Schichte von totalreflektierenden Einzelflächen). Bezüglich der Grösse der mit dem freien Auge wahrnehmbaren hellen Punkte, kann man die Flecke als grob splitterig glitzernd (Beispiel: *Zebrina pendula*), fein splitterig glitzernd (Beispiel: *Begonia*-Arten) und pulverig glitzernd (Beispiel: *Pilea cadieri*) bezeichnen. Bezüglich der mit dem unbewaffneten Auge bemerkbaren Dichte der spiegelnden Punkte, kann man dicht und zerstreut glitzernde hellen Flecke unterscheiden. Es soll hier noch ausdrücklich hervorgehoben werden, dass das Glitzern der hellen Flecke, da es von totalreflektierenden, also spiegelnden Flächen herrührt, eigentlich als »spiegelndes Glitzern« bezeichnet werden sollte, zum Unterschied vom gewöhnlichen Glitzern, das die nur spiegelnd glänzenden Flächenelemente hervorrufen. Nachdem das Glitzern der hellen Flecke durchwegs auf das »spiegelnde Glitzern« zurückzuführen ist, wollen wir auf solche Unterscheidung verzichten. Mit dem Ausdruck »Glitzern« ist im vorliegenden Text also stets der auf die Totalreflexion zurückzuführende Vorgang gemeint.

Was die Farbe der hellen Flecke, also die qualitative und quantitative spektrale Zusammensetzung des reflektierten Lichtes betrifft, so wird diese ebenfalls durch mehrere Komponenten bestimmt. Sie wird nämlich durch das Mischungsverhältnis des von der totalreflektierenden Schichte herstammenden weissen Lichtes und des aus dem Blattinneren zurückreflektierten Lichtes, dessen Schwerpunkt infolge des Absorptionserscheinungen in den Chloroplasten vorwiegend im grünen Spektralbereich liegen wird, bestimmt.

3. Die Analyse der optischen Einzelvorgänge

Um die eigentlichen Ursachen von Glanz und Farbe der hellen Flecke untersuchen zu können, müssen wir trachten den bei einzelnen Pflanzen durch unser Auge wahrgenommenen Gesamtvorgang der Lichtreflexion in seine Einzelvorgänge zu zerlegen und diese möglichst genau zu studieren. Erst die genaue Kenntnis dieser Einzelvorgänge gestattet uns Schlüsse auf die Ursachen des Gesamtvorganges zu ziehen. Die Richtigkeit der Erklärung beweist aber erst das Experiment.

a) Die totalreflektierende Schichte

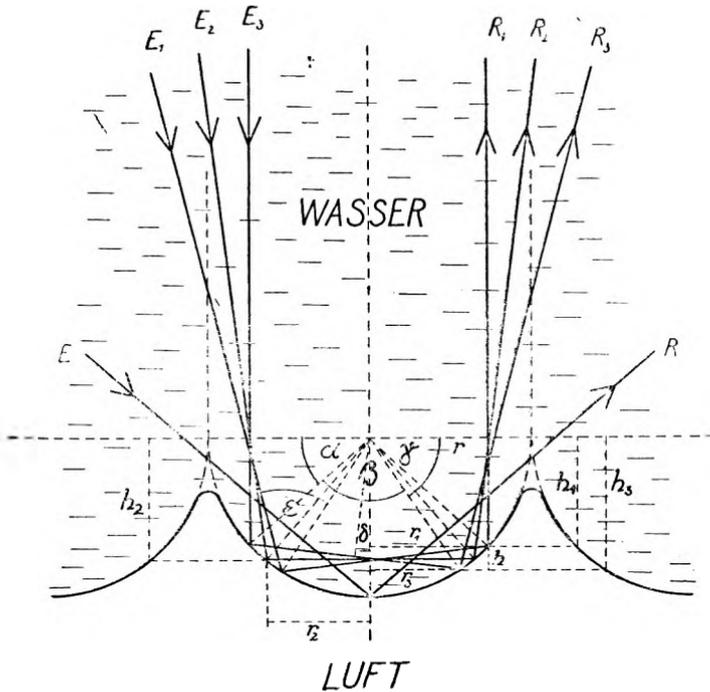
Die Lichtstrahlen können nur dann totalreflektiert werden, wenn sie aus einem Medium mit grösserem Brechungsindex an die Grenzfläche eines Mediums mit kleinerem Brechungsindex unter einem Winkel ein-

fallen, der grösser als der Grenzwinkel ist. Da $\sin \alpha = \frac{n_2}{n_1}$ ist für $\beta = 90^\circ$

$\sin \alpha = \frac{n_2}{n_1}$; man kann also aus dem Verhältnis der beiden Brechungs-

indices den Grenzwinkel α errechnen. Setzt man $n_2 = n_{\text{Wasser}} = 1,333$ und $n_1 = n_{\text{Luft}} = 1,000$, so ergibt sich für den Grenzwinkel der Totalreflexion zwischen den optischen Medien Wasser/Luft der Wert von etwa $48^\circ 36'$ also rund $48\frac{1}{2}^\circ$. Betrachtet man den Zellinhalt infolge seines wässrigen Inhaltes einfach als reines Wasser und vernachlässigt den etwas höheren, infolge der Anisotropie doppelten Brechungsindex der meist dünnen Zellwand, so darf man den Brechungsindex der Zelle als ungefähr gleich dem des Wassers betrachten. Da wir zunächst mit den Gesetzen der geometrischen Optik die Entstehung der Totalreflexion an der Grenzschicht Zelle/Luft untersuchen wollen, so wählen wir als Ausgangsmodell für unsere Betrachtungen eine Epidermis, deren Zellen fast halbkugelige Innenwände haben, und nehmen an, dass sie mit Wasser überschichtet ist und gar keine Mesophyllzellen berührt. Wir untersuchen nun den Strahlengang am Querschnitt (Textfig. 1).

Der Radius der annähernden Halbkugel sei r . Wir lassen einen Strahl durch das Wasser auf die halbkugelige Grenzfläche unter dem Grenzwinkel $\epsilon = 48\frac{1}{2}^\circ$ einfallen und überzeugen uns, dass eine einmalige

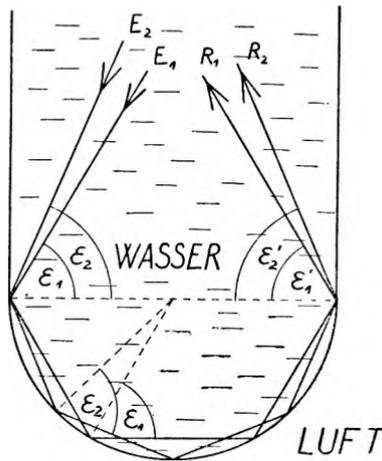


Textfig. 1. Model von Epidermiszellen mit fast halbkugeligen Innenwänden, die an einen Luftraum grenzen und mit Wasser überschichtet sind. Der Einfallswinkel aller Strahlen ist gleich dem Grenzwinkel der Totalreflexion $\varepsilon = 48\frac{1}{2}^\circ$ ($\alpha = 41\frac{1}{2}^\circ$, $\beta = 2\alpha = 83^\circ$, $\gamma = 55\frac{1}{2}^\circ$, $\delta = 7^\circ$).

Totalreflexion nur dann möglich ist, wenn der Lichtstrahl in den Schnittpunkt der Halbkugelfläche mit der Zellachse fällt und wenn die Halbkugel am Rande nicht an die Luft grenzt. Ist eine der beiden Bedingungen nicht erfüllt, so erfährt der Strahl eine doppelte Totalreflexion. Wir beobachten nun einen normal zur Wasseroberfläche einfallenden Strahl (E_3) und stellen fest, dass dieser an der Halbkugelfläche erst in einer Entfernung von der Zellachse um den Betrag von $r \cdot \sin 48\frac{1}{2}^\circ = 0,75 r$ totalreflektiert werden kann. Der totalreflektierte Strahl trifft dann die Halbkugelfläche erneut unter dem gleichen Einfallswinkel ($\varepsilon = 48\frac{1}{2}^\circ$) und wird darauf zum zweiten Mal totalreflektiert. Die Richtung des nun die Halbkugel verlassenden Strahles ist, wie dies eine einfache Berechnung der Winkel ergibt, gegenüber jener des einfallenden Strahles (also der Normalrichtung) um einen Winkel von $2\delta = 14^\circ$ abgelenkt. Daraus ergibt sich, dass die einfallenden Strahlen ($E_1 - E_3$), die mit der Zellachse einen Winkel von $14^\circ - 0^\circ$ einschliessen, bei einem Einfallswinkel von $48\frac{1}{2}^\circ$ nach zweimaliger Totalreflexion an der entgegengesetzten Seite der Halbkugel zurückreflektiert werden ($R_1 - R_3$), wobei

ihre Richtung mit der Zellachse einen Winkel von $0^\circ - 14^\circ$ bildet. Für diese doppelte Totalreflexion benötigte Fläche entspricht dem Gürtel der Kugelkalotte mit den Radien $r_1 = r \cdot \sin \epsilon = r \cdot \sin 48\frac{1}{2}^\circ = 0,75r$, $r_2 = r \cdot \cos \gamma = r \cdot \cos 55\frac{1}{2}^\circ = 0,57r$ und der Höhe $h = h_3 - h_1 = r \cdot \sin \gamma - r \cdot \sin \alpha = r(\sin 55\frac{1}{2}^\circ - \sin 41\frac{1}{2}^\circ) = 0,16r$. Fällt der Strahl so ein, dass er bei $\epsilon = 48\frac{1}{2}^\circ$ mit der Richtung der Zellachse einen Winkel von 7° einschliesst, so haben wir den Fall einer in bezug auf die Zelle symmetrischen doppelten Totalreflexion vor uns (Textfig. 1, $E_2 R_2$).

Nun müssen wir noch untersuchen, was geschieht, wenn wir den Lichtstrahl in entgegengesetzter Richtung zur Zellachse neigen. Wir wählen den Fall einer symmetrischen mehrfachen totalen Reflexion, indem wir ihre Bedingungen leicht mit Hilfe regelmässiger Polygone ermitteln (Textfig. 2). Der Strahl soll genau am Rand der Halbkugel



Textfig. 2. Mehrfache (vierfache und fünffache) symmetrische Totalreflexion an einer Halbkugelfläche. Einfallswinkel: $\epsilon_1 = 60^\circ$, $\epsilon_2 = 67\frac{1}{2}^\circ$

unter einem Winkel einfallen, der dem halben Seitenwinkel eines regelmässigen Polygons entspricht. Der Reflexionswinkel des von dem entgegengesetzten Randpunkt der Halbkugel zurückkehrenden Strahles wird diesem Winkel gleich sein. Ist n die paarige Seitenzahl eines Polygons, so ist der Einfall bzw. Reflexionswinkel $\epsilon = \frac{180 - 360/n}{2}$ und die Zahl der Totalreflexionen an der Halbkugelfläche $m = \frac{n}{2} + 1$. Der symmetrischen vierfachen Totalreflexion entspricht demnach der Einfallswinkel von 60° , der fünffachen von $67\frac{1}{2}^\circ$, der sechsfachen von 72° usw.

Bei allen bisherigen Annahmen haben wir vorausgesetzt, dass der einfallende und der reflektierte Strahl in der medianen Ebene liegen. Sobald dies nicht der Fall ist, wird der Sachverhalt bedeutend kom-

plizierter. Da für unsere Betrachtungen die hier vorgeführten Fälle genügen, gehen wir in diese Verhältnisse nicht ein.

Aus dem soeben dargelegten folgt, dass die an eine halbkugelförmige Innenmembran einer Epidermiszelle annähernd parallel zur Zellachse fallende Strahlen nur an der Gürtelfläche der (siehe Textfig. 1) mit den Radien r und r_3 bzw. der Höhe h_3 definierten Kugelkalotte eine totale Reflexion erfahren können. Nach zwei- oder mehrmaliger Totalreflexion werden dann die Strahlen die entgegengesetzte Seite der Halbkugel erreichen, dort im Bereich der Gürtelfläche ihre letzte Totalreflexion erfahren und mit einer der Zellachse annähernd paralleler Richtung die Halbkugelfläche wieder verlassen. Da $h_3 = r \sin \gamma = r \sin 55\frac{1}{2}^\circ = 0,82 r$ und $r_3 = 0,57 r$ ist (S. 119), so können wir allgemein feststellen, dass eine halbkugelförmige Innenmembran in einem Deckglaspräparat von oben gesehen in der Mitte eine dunkle, kreisförmige Scheibe mit dem Durchmesser $0,57 r$ zeigen wird, während die ganze übrige Fläche der Halbkugel (also die gesammte Gürtelfläche mit den Radien r , $0,57 r$ und Höhe $0,82 r$) spiegelnd erscheinen wird. Daraus folgt weiterhin, dass in Epidermiszellen mit schwächer gekrümmten Innenmembranen das ungefähr parallel mit der Zellachse in die Zelle einfallende Licht nach einer zweimaligen oder mehrmaligen Totalreflexion nur dann in der ungefähr gleichen Richtung zurückreflektiert werden wird, wenn der Zelldurchmesser grösser als $\frac{3}{4}$ ($0,75 r$ — siehe S. 119) des Krümmungsradius ist.

Dies alles sind jedoch nur die Betrachtungen an unserem absichtlich vereinfachten Model. In der Wirklichkeit liegen die Verhältnisse etwas anders. Zunächst einmal sind die Zellen unregelmässiger gestaltet, die Membranflächen also verschieden stark gekrümmt. Ferner berühren die Epidermiszellen die Mesophyllzellen mit verschiedenen grossen und verschiedenen lokalisierten Berührungsflächen, auf denen in keinem Fall eine Totalreflexion entstehen kann. Man wird also abhängig von der Zellform und Zellage verschiedene Fälle vorfinden. Diese Verhältnisse lassen sich an Blattquerschnitten und infiltrierten Blatteilen erkennen. Bei *Begonia*-Arten berühren die Epidermiszellen die Mesophyllzellen nur mit ganz kleinen Flächen, wobei die halbkugelige Innenmembran oft etwas kallotenförmig wird (Abb. 44, 45, 49, 53, 56). Bei *Zebrina pendula* (junge Epidermis) ist der Boden der Epidermiszellen meist halbkugelig (Abb. 82), bei *Peperomia sandersii*, *Cyclamen purpurascens*, *Pulmonaria maculosa*, *Lamium maculatum*, *Cucurbita pepo* und *Scilla violacea* (Abb. 37, 63, 59, 65, 67, 69, 71) dagegen vorwiegend kalottenförmig. Daraus lässt sich schliessen, dass die totalreflektierenden Flächen bei Epidermiszellen von *Begonia* und *Zebrina* die Form relativ breiterer, bei *Peperomia* und *Cucurbita* relativ schmalerer Ringe haben werden. Den Beweis dafür bringt die Untersuchung im Auflicht.

Die Epidermiszellen aller hellgefleckten Blätter haben ihre Aussenfläche mehr oder weniger gewölbt und ausserdem oft mit verschiedenen Strukturen ausgestattet. Infolge des beträchtlichen Unterschiedes in den Brechungsindices von Luft und Zellmembran kommt es auf der Oberfläche der Epidermis zu Reflexions und Brechungserscheinungen.

Diese können aber stark die auf die totalreflektierenden Flächen einfallenden und von ihnen zurückreflektierten Strahlen beeinflussen. Da wir zunächst die optischen Eigenschaften der totalreflektierenden Schichte allein untersuchen wollen, müssen wir sämtliche optischen Wirkungen der Zelloberfläche möglichst eliminieren. Durch Einlegen der zu untersuchenden Blattstücke in Wasser und Bedecken mit einem Deckglas, können alle Oberflächenwirkungen in genügendem Masse abgeschwächt werden, indem wir damit den ganzen Raum oberhalb der reflektierenden Schichte weitgehend optisch homogenisiert und ihm ausserdem eine plane Fläche, die der Oberfläche des Deckglases entspricht, aufgezwungen haben (Vgl. Abb. 2 — 8, 26, 27). Die optischen Verhältnisse im solchen Deckglaspräparat entsprechen also genügend jenen, die wir an unserer Modellepidermis (Textfig. 1 und 2) besprochen haben.

Untersuchen wir nun in dieser Weise die hellgefleckten Blattstücke von *Begonia*-Arten, z. B. *Begonia albo picta* (Abb. 2 — 8), *Zebrina pendula* (Abb. 10), *Peperomia sandersii* (Abb. 14), *Cyclamen purpurascens* (Abb. 16), *Pulmonaria maculosa* (Abb. 25), *Cucurbita pepo* (Abb. 28) und anderen Objekten im Auflicht, so sehen wir im Mikroskop deutlich, dass bei allen Objekten ohne Ausnahme die Totalreflexion nur in der Nähe der antiklinalen Membranen bemerkbar ist, weshalb alle Zellen nur spiegelnd umrandet erscheinen. Weiter nach innen erscheint die Innenwand der Epidermiszellen immer vollständig dunkel, gleichgültig ob darunter Interzellularen sich befinden oder nicht. Bei diffuser Beleuchtung kann man durch Neigen des Präparates die totalreflektierenden Flächen einseitig nach innen verbreitern, bis nicht die Reflexion des Lichtes an der Deckglasoberfläche zu stören beginnt.

Sämtliche hellgefleckten Laubblätter zeigen unter dem Deckglas bei ungefähr senkrechter Beleuchtung und Beobachtung im Mikroskop in gleicher Weise spiegelnd umsäumte Zellen, ohne Bezug darauf, ob die lufthaltigen Interzellularen nur an die Ränder der Zellen beschränkt sind oder unterhalb der ganzen Zelle sich ausbreiten. Damit ist auch bewiesen, dass in der Art der Totalreflexion zwischen »silberigen«, »silberweissen«, »weissen«, »graugrünen« usw. d. h. zwischen glitzernden und nichtglitzernden hellen Flecken unter dem Mikroskop kein prinzipieller qualitativer Unterschied feststellbar ist.

b) Das Glitzern der totalreflektierenden Schichte

Die Bedingungen unter denen das Auge zwei gleich helle Punkte noch zu unterscheiden vermag, sind durch sein Auflösungsvermögen gegeben. Beim normalsehenden Menschen ist es mit dem Winkelabstand von etwa $1'$ gegeben, d. h. es beträgt etwa 0,08 mm bei 25 cm, bzw. 0,05 mm bei 15 cm Sehweite (Helmholtz 1909/11, Westphal 1941). Das menschliche Auge kann aber noch viel kleinere Einzelheiten wahrnehmen, wenn diese sich in ihrer Helligkeit von der Umgebung genügend unterscheiden. Ist z. B. ein leuchtender Punkt so klein, dass seine Winkel-

grösse kleiner als $1'$ ist, so wird das Bild auf der Netzhaut kleiner als ein Sehelement sein. Ist nun die an dieses Sehelement angelangte Lichtenergie so gross, dass zwischen dem betroffenen Sehelemente und den benachbarten Elementen ein Erregungsunterschied besteht, so werden wir den leuchtenden Punkt wahrnehmen, also »sehen«, wobei wir aber nichts über seine Form und Grösse erfahren werden. Ist die von dem leuchtenden Punkt ausgesandte Energie so gross, dass neben dem betroffenen Sehelement noch eine Anzahl der benachbarten Sehelemente erregt wird, so sehen wir den leuchtenden Punkt grösser als er wäre, wenn seine Winkelgrösse $1'$ betragen würde. (Bekannte Beispiele dafür sind die Fixsterne sowie kleine Funken starker elektrischer Ströme.)

Das Glitzern der hellen Flecke wird durch die einzelnen, gegeneinander verschieden orientierten totalreflektierenden Zellflächen hervorgerufen. Da die Laubblätter nicht ideal regelmässig gebaut sind, bestehen örtliche Unterschiede in der Grösse sowie Neigung einzelner Flächen. Wir wollen nun untersuchen, unter welchen Bedingungen unser Auge solche hellen Blattflecke noch als glitzernd erkennen wird. Da die Lichtstärke des von den einzelnen Flächen totalreflektierten Strahlenbündel von der Lichtstärke des einfallenden Lichtes abhängt, wollen wir die Beobachtungen bei einer sehr starken Lichtquelle durchführen, z. B. im vollen Sonnenlichte. Um ausschliesslich die Abhängigkeit des Glitzerns von der Grösse und Verteilung der totalreflektierenden Zellflächen untersuchen zu können, müssen wir alle störenden, bzw. modifizierenden Faktoren ausschliessen. Zu diesem Zweck benützen wir wieder die in Wasser eingeschlossenen Deckglaspräparate. Wir notieren die Stärke des Glitzerns und untersuchen gleichzeitig die Dimensionen sowie die gegenseitigen Entfernungen der totalreflektierenden Zellflächen derselben Präparate im Mikroskop mit Hilfe eines geeichten Okularmikrometers. Die erhaltenen Werte sind in der Tabelle I. zusammengestellt.

Überblickt man nun diese Angaben, so kann man feststellen, dass das Glitzern umso schwächer ist, je schmaler die totalreflektierenden Flächen, je kleiner der Zelldurchmesser und je kleiner die Schwankungen dieser beiden Werte sind (Vgl. Abb. 10 und Abb. 28). Bei der Breite der totalreflektierenden Zellflächen von einer Grössenordnung bis höchstens 8μ und einem Zelldurchmesser von einer Grössenordnung bis höchstens etwa 85μ kann kein Glitzern mehr wahrgenommen werden. Solche Blattflecke erscheinen im Deckglaspräparat völlig matt. Es soll jedoch betont werden, dass die Grenze der Wahrnehmung des Glitzerns vom Auge des Beobachters abhängig ist. Die hier empirisch gewonnenen Werte haben also nur eine relative Bedeutung. Die Vorstellung an sich ist aber richtig, worüber man sich leicht durch Beobachtung von an Hand mikroskopischer Zeichnungen angefertigten Modellen bei verschiedenen Entfernungen überzeugen kann. Man kann aber die Winkelgrösse der Objekte durch Benützung von Linsen verändern. Betrachtet man z. B. ein Kürbisblatt oder ein Kleeblatt, das mit dem freien Auge betrachtet

TABELLE I.

Breite der totalreflektierenden Flächen und Zelldurchmesser einiger Untersuchungsobjekte

Folge- nummer	Pflanze	Bemerkungen zum Objekt	Breite der totalref- lektierenden Flächen (im Deckglasprä- parat) in "	Durchmesser der Zellen der totalref- lektierenden Schichte in "
1.	<i>Zebrina pendula</i>	junges Blatt	20 — 50	80 — 160
2.	"	"	18 — 33	80 — 120
3.	"	älteres Blatt, turgescens	15 — 40	65 — 130
4.	"	älteres, etwas welkes Blatt	10 — 30	110 — 120
5.	<i>Peperomia sandersii</i>	ausgewach- senes Blatt	10 — 18	40 — 120
6.	"	"	10 — 20	25 — 110
7.	<i>Begonia rex</i> „Fee“	"	5 — 25	30 — 55
8.	"	"	4 — 20	30 — 60
9.	<i>Begonia rex</i> var. <i>indet.</i>	"	5 — 15	25 — 60
10.	"	"	2 — 16	35 — 65
11.	<i>Begonia albo-picta</i>	"	8 — 18	35 — 80
12.	<i>Begonia rex</i>	"	5 — 20	35 — 85
13.	"	"	5 — 12	35 — 60
14.	<i>Begonia</i> „Axel Lange“	"	5 — 18	30 — 65
15.	"	"	4 — 18	30 — 70
16.	<i>Begonia lucerna</i>	altes Blatt	7 — 15	50 — 100
17.	"	junges Blatt	5 — 16	45 — 100
18.	"	"	5 — 18	45 — 100
19.	<i>Begonia dregei</i>	"	5 — 20	75 — 115
20.	"	"	8 — 19	65 — 100
21.	<i>Pilea cadierei</i>	"	8 — 18	30 — 80
22.	"	"	8 — 18	30 — 110
23.	<i>Scilla violacea</i>	"	3 — 30	12 — 135
24.	"	"	2 — 22	15 — 100
25.	<i>Cyclamen purpurascens</i>	ausgewach- senes Blatt	8 — 20	45 — 90
26.	"	"	10 — 20	40 — 100
27.	"	älteres Blatt	7 — 9	35 — 70
28.	<i>Lamium maculatum</i>	"	5 — 18	35 — 75
29.	"	"	5 — 25	30 — 110
30.	<i>Cucurbita pepo</i>	junges Blatt	2 — 7	8 — 35
31.	<i>Pulmonaria maculosa</i>	"	3 — 15	35 — 80
32.	<i>Ranunculus repens</i>	"	4 — 8	30 — 85
33.	<i>Trifolium pratense</i>	"	1 — 8	15 — 60

gar nicht glitzernd erscheint, mit einer etwas stärkeren Lupe, so erscheint der helle Fleck deutlich glitzernd.

Demnach besteht kein Zweifel, dass die Zellgrösse und die Zellform, sowie die gegenseitige Lage der Zellen im Gewebe die Vorgänge der Totalreflexion bestimmen, damit aber zugleich auch die Grundbedingungen des Glitzerns der hellen Blattflecke.

c) Die geometrische Optik der Scheinwerferzellen

Die Epidermiszellen, als Körper von einer Substanz mit einem Brechungsindex, der höher als jener der Umgebung (Luft) ist, stellen — sofern ihre periklinale Membranen genügend regelmässig gekrümmt und genügend glatt beschaffen sind — konvexe oder bikonvexe Linsen dar. Die Linsenwirkung der Zellen ist schon lange bekannt. Sie wurde namentlich bei Epidermen von Blütenpflanzen beschrieben und experimentell bewiesen, wobei man solchen Zellen eine lichtperzipierende Wirkung zuschrieb (Haberlandt 1904, 1905 u. a.).

Zellen mit stark gekrümmten Flächen, die infolge der Vorgänge der Reflexion oder Totalreflexion stark »leuchtend« erscheinen, sind ebenfalls bereits lange bekannt und beschrieben. Zu solchen Fällen gehören die Zellen der Goldglanzalge (*Chromulina rosanoffii*) und die Zellen des Protonemas vom Leuchtmoos (*Schistostega osmundacea*). Bei der Goldglanzalge werden für die Reflexionsvorgänge die kugelartige Gestalt der Zelle sowie die hohlspiegelartige Anordnung des Chromatophors verantwortlich gemacht (Molisch 1901). Die Zellen von *Schistostega* haben dagegen eine ganz spezifische Form, indem die Vorderwand sphärisch, die Hinterwand aber hyperboloidisch gekrümmt ist, wobei die Seitenwände so bemessen sind, dass der Brennpunkt der Kugelfläche mit dem zweiten Brennpunkt des Hyperboloids zusammenfällt (Gistel 1926). Die hier zu behandelnden optischen Wirkungen von Epidermiszellen, die wir wegen ihrer starken reflektierenden Wirkung Scheinwerferzellen nennen wollen, sind bisher meines Wissens nicht bekannt gewesen. Sie haben nichts gemeinsames mit den von Haberland angestellten Untersuchungen, da diese sich ja nur auf die durch die Epidermiszellen durchgehenden Strahlen, nicht aber auf die zurückreflektierten beziehen. Aber auch mit den »leuchtenden« Zellen von *Chromulina rosanoffii* (ebenso von *Chromulina smaragdina*, Gicklhorn 1922) lässt sich kein Vergleich ziehen. Es bestehen hier wesentliche Unterschiede, vor allem in der Richtung zwischen den einfallenden und den zurückreflektierten Strahlen. Sowohl bei *Chromulina* wie bei *Schistostega* wird das parallel mit der Chromatophorenachse bzw. Zellachse einfallende Licht genau in derselben Richtung wieder zurückreflektiert. Bei den Scheinwerferzellen schliessen dagegen die Richtungen des einfallenden und zurückreflektierten Lichtes einen beträchtlichen Winkel ein. Ausserdem ist die Zellform ganz verschieden. Sehen wir uns nun die Scheinwerferzellen d. h. bestimmte Epidermiszellen der splitterig glitzernden hellen Blattflecke an, so können wir feststellen,

dass sie eine stärker gewölbte Innenwand und eine schwächer gewölbte Aussenwand haben, die durch einen entsprechend langen prismatischen Mantel von Seitenwänden verbunden sind. Man erkennt am ersten Blick, dass man diese Zellen (siehe Abb. 32, 49, 82) weder mit den kugeligen Zellen von *Chromulina* noch mit den spezifisch gestalteten Zellen von *Schistostega* vergleichen kann. Da es in der Literatur keine Angaben über solche oder ähnliche Zellen gibt, soll hier der Versuch unternommen werden, die Brechungs- und Reflexionsvorgänge in den Scheinwerferzellen zu studieren. Hierbei wollen wir, wegen der leichteren Konstruktion des Strahlenganges, möglichst einfache Bedingungen wählen, wobei wir noch gewisse Vernachlässigungen in Kauf nehmen müssen.

Wir wählen folgende Form der Zelle: Die Innenwand soll der Oberfläche einer Halbkugel mit dem Halbmesser r_1 und dem Mittelpunkt M_1 entsprechen (Textfig. 3). Da wir wegen des mehr als 45° messenden Grenzwinkels der Totalreflexion von den parallel mit der Zellachse auf die Reflexionsfläche einfallenden Strahlen keinen Erfolg erwarten können, wählen wir eine schräge Richtung. Sie soll mit den optischen Eigenschaften der gekrümmten Fläche der Aussenmembran in möglichst günstigen und gut definierbaren Beziehungen stehen. Dies erreichen wir am einfachsten, wenn wir den Krümmungsmittelpunkt der Aussenmembran M_2 in einer vertikalen Entfernung von M_1 um den Betrag $r_1 \sqrt{3}$ wählen. Damit haben wir erreicht, dass der Lichtstrahl, der unter den Einfallswinkel von 30° durch den Krümmungsmittelpunkt der Aussenmembran M_2 geht, ungebrochen an dem Rand der Halbkugel fällt und dort nach viermaliger Totalreflexion durch denselben Punkt (M_2) wieder zurückkehrt. Damit haben wir das reflektierende System der Zelle bestimmt und wollen nun den Krümmungsradius der Aussenmembran wählen. Da die beiden auf M_2 unter 30° durchgehenden Geraden die gekrümmte Fläche der Aussenmembran in beträchtlicher Entfernung durchstossen, wollen wir sie als optische Achsen A_1 und A_2 zweier gesonderten Kugel- flächen (Kugelkappen) mit den Kalottenradien $\rho_1 = \rho_2$ betrachten.

Um den Krümmungsradius der Aussenmembran richtig wählen zu können, müssen wir uns der Beziehungen zwischen Kugelradius und Brennpunkt erinnern. Für kugelige Flächen gilt bekanntlich die Beziehung zwischen Radius (R) und Brennweite (f): $f = \frac{nR}{n-1}$; ist $n_{\text{Wasser}} = 1,333$, so erhalten wir $f = 4R$. Da die Strahlen, die parallel zur optischen Achse in zu grosser Entfernung einfallen, nicht genügend gebrochen werden (»Randstrahlen«) um die optische Achse im Brennpunkt zu schneiden, so soll noch jener Achsenwinkel errechnet werden, bei dem ungefähr die Grenze zwischen den Rand- und den Zentralstrahlen liegt. Bezeichnen wir die Entfernung an der optischen Achse vom Mittelpunkt der Kugel- fläche bis zu dem Schnittpunkt des gebrochenen Strahles mit der optischen Achse mit E , so ist (siehe auch Gistl 1926):

$$E = R \left(1 + \frac{\cos \varphi + \sqrt{n^2 - \sin^2 \varphi}}{n^2 - 1} \right)$$

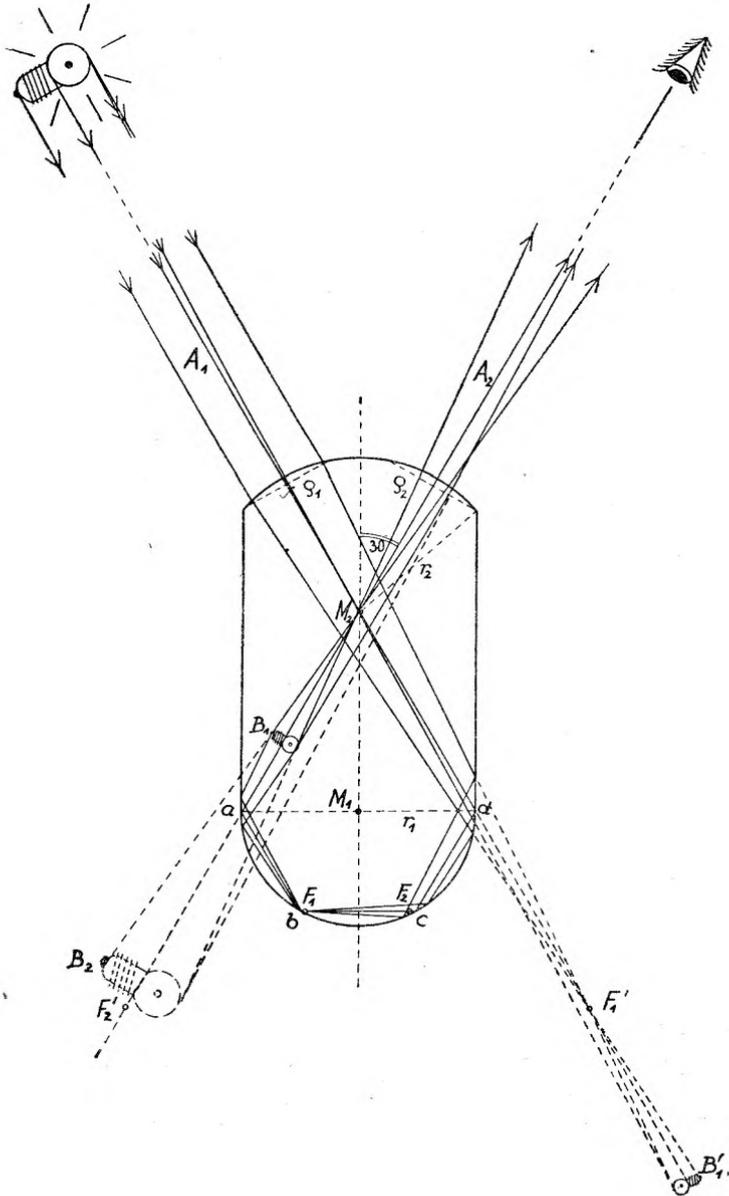
Brennpunkte sich in $+\infty$ und $-\infty$ befinden. Wir wollen nun den Krümmungsradius r_2 der Aussenmembran so bemessen, dass die beiden Kappen zu einem telezentrischen System werden. Der Brennpunkt wird dann genau in der Mitte zwischen den Reflexionsstellen b und c , also im Schnittpunkt der durch Totalreflexion geknickten optischen Achse mit der Zellachse liegen. Da $f = 4 r_2$ ist, so entspricht die Entfernung von M_2 bis F genau $3 r_2$ welcher Abstand zugleich gerade $3\frac{1}{2} r_1$ entspricht. Daraus errechnen wir, dass $r_2 = \frac{7}{6} r_1$. Nach der Konstruktion der Aussenfläche setzen wir noch $\rho_1 = \rho_2 = \frac{1}{2} r_2$ und stellen fest, dass der Zenitwinkel einer Teilkugelfläche (Kappe) genügend klein ist, indem er nur 30° beträgt. Die Dicke der Zellwand haben wir absichtlich vernachlässigt, ebenso die dioptrische Wirkung der totalreflektierenden Innenwand.

Wir lassen nun Strahlen einer unendlich weit entfernten Lichtquelle an unser Zellmodell unter 30° einfallen und beobachten die Zelle von der entgegengesetzten Seite ebenfalls unter dem Winkel von 30° (Textfig. 3, Fall 1). Die parallel von der Lichtquelle kommenden Strahlen erzeugen nach Brechung am linken Teil der Aussenmembran und zweimaliger totaler Reflexion am rechten Rande der halbkugeligen Innenmembran im Brennpunkt $F_{1,2}$ ein unendlich intensives Bild der Lichtquelle. Da dieses zugleich genau im Brennpunkt des rechten Teiles der Aussenmembran liegt, werden die nun divergenten Strahlen nach wiederholter Brechung wieder parallel. Das Auge des Beobachters sieht unter solchen Bedingungen den Zellinhalt spiegelnd leuchten, denn das die Zelle verlassende Licht verhält sich so, als ob es von einer glatten, ebenen Fläche vollkommen regulär reflektiert wäre.

Die Richtigkeit der hier auseinandergesetzten Vorstellung kann man leicht an einem einfachen Model nachprüfen. Ein geeignetes Probierglas mit genügend halbkugeligen Boden wird in entsprechender Höhe abgeschnitten, mit Wasser gefüllt und ohne Luftblasen mit einem richtig gekrümmten kleinen Uhrglas bedeckt. Nachdem das mit dem Wasser gefüllte Model von aussen trockengewischt ist, wird es auf einem Halter befestigt, wobei der Boden an die Luft grenzen muss. Wir beleuchten nun das Model unter einem Winkel von etwa 30° und beobachten von der entgegengesetzten Seite. Bei richtig gewählten Bedingungen spiegelt der Inhalt des Gläschens, als ob es bis zum Rande mit Quecksilber vollgefüllt wäre.

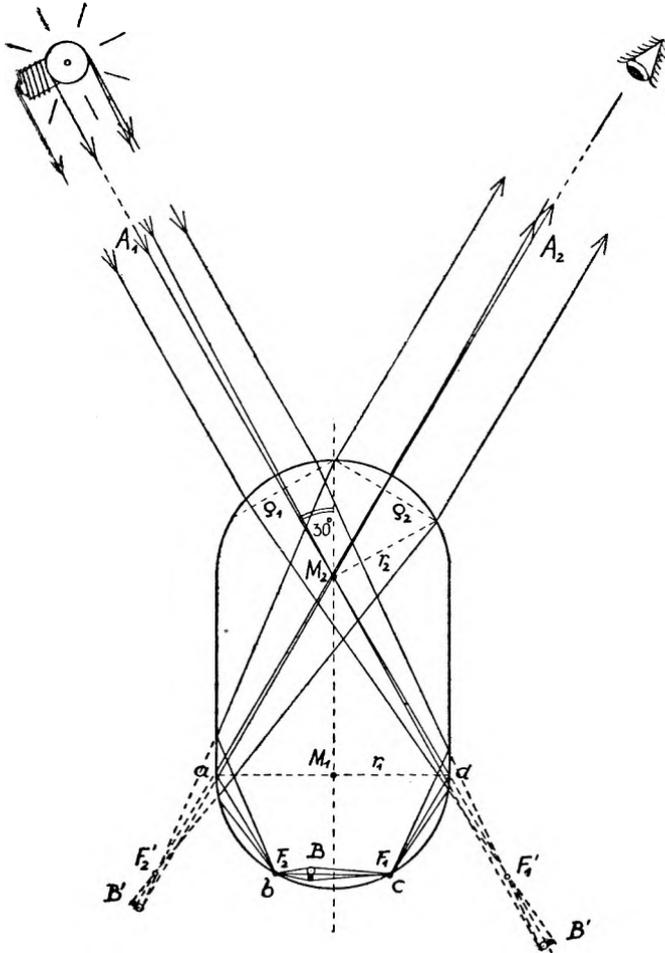
Da es nicht als wahrscheinlich erscheint, dass zahlreiche Pflanzenzellen in dem Verhältnis ihrer Abmessungen genau nach dem vorgeführten Model gebaut sind, wollen wir nun noch zwei weitere Fälle untersuchen. Wir wählen für unsere Betrachtungen wieder unser bisheriges idealisierte Model der Scheinwerferzelle mit allen bisherigen Voraussetzungen, wählen aber das erste Mal (Textfig. 4, Fall 2) den Krümmungsradius r_2 grösser als $\frac{7}{6} r_1$, das zweite Mal aber kleiner (Textfig. 5, Fall 3).

Im Fall 2 (Textfig. 4) wählen wir den Krümmungsradius der Aussenmembran mit $\frac{4}{3} r_1$. Unter solchen Bedingungen fallen die Brennpunkte F_1 und F_2 nicht mehr zusammen, sondern übergreifen sich so, dass F_1



Textfig. 4. Idealisiertes Model einer Scheinwerferzelle. Fall 2. $r_2 = \frac{4}{3} r_1$; ($r_2 > \frac{7}{6} r_1$). Hilfskonstruktionen gestrichelt und die zu ihnen gehörigen Buchstaben mit Strichlein gekennzeichnet.

näher zu Punkt b und F_2 zu Punkt c rückt. Das von einer nicht unendlich entfernten Lichtquelle entstehende reelle Bild B_1 kommt nahe dem Reflexionspunkt a zu liegen. Es liegt so zwischen der Kugelkappe mit der Achse A_2 und dem Brennpunkt F_2 , was die Entstehung eines virtuellen vergrößerten Bildes zu Folge hat. Der Beobachter sieht in diesem Fall ein Lupenbild des an der Innenwand gespiegelten reelen Bildes der Lichtquelle. Ist der Unterschied zwischen F_1 und F_2 kleiner, so wird das virtuelle Bild der Lichtquelle beträchtlich grösser. Der Fall 2 nähert sich dann dem Falle 1.



Textfig. 5. Idealisirtes Model einer Scheinwerferzelle. Fall 3. $r_2=r_1$; ($r_2 < 7/6 r_1$). Hilfskonstruktionen gestrichelt und die zu ihnen gehörigen Buchstaben mit Strichlein gekennzeichnet.

Im Fall 3 (Textfig. 5) ist $r_2 = r_1$, also kleiner von $\frac{7}{6} r$. Dies hat ein Auseinanderrücken der Brennpunkte im entgegengesetzten Sinne als im Fall 2 zur Folge. Das verkleinerte reelle verkehrte Bild B, kommt jetzt zwischen die beiden Brennpunkte F_2 und F_1 zu liegen. Dadurch entsteht in grosser Entfernung ein reeles, vergrössertes, verkehrtes Bild von B. Die aus der Zelle austretenden Strahlen sind also nahezu parallel und wir haben wieder einen Vorgang vor sich, der einer vollkommen regulären Reflexion, also einer Spiegelung gleicht.

Die soeben geschilderten beiden Fälle lassen sich ebenfalls mit Hilfe des Glasmodells vorführen. Wir füllen zu diesem Zwecke das Probelglas mit Wasser und überführen es derart, dass ein nur schwach gekrümmter Meniscus entsteht. Beobachten wir nun das Model in der Richtung des reflektierten Lichtes, so sehen wir an der Stelle, wo der halbkugelige Boden im zylindrischen Teil übergeht, das virtuelle Bild der Lichtquelle. Fügen wir nun vorsichtig weitere Wassertropfen hinzu, so können wir die Krümmung des Meniscus bis zur gewissen Grenze steigern. Blick man nun durch diesen stärker gekrümmten Meniscus, so erscheint die Fläche fast völlig spiegelnd, da in diesem Fall die beiden Brennpunkte näher liegen als vorher.

Für die hier beschriebenen Fälle wurde wegen Einfachheit der Konstruktion ein Einfallswinkel an die halbkugelige Innenwand von 60° gewählt. Wir wollen noch untersuchen, wie stark die Zellform von der in den Fällen 1—3 angenommenen abweichen kann.

Wir untersuchen zunächst den Fall der Zellverlängerung. Wir sehen, dass sich damit eigentlich nichts wesentliches ändert, mit Ausnahme des die beiden optischen Achsen einschliessenden Winkels, der mit der Verlängerung der Zelle kleiner wird, und der infolge des grösseren Einfallswinkels erhöht mehrfachen Totalreflexion an der Innenwand. Vom Standpunkt der geometrischen Optik gibt es also für den Fall einer Zellverlängerung keinen prinzipiell beschränkenden Faktor, vorausgesetzt, dass der Krümmungsradius der Aussenfläche r_2 nicht ausgesprochen ungünstige Abmessungen annimmt.

Die kleinste mögliche Entfernung der Krümmungsmittelpunkte $M_1 M_2$ und damit auch die kleinste Zellhöhe ist aber durch den Grenzwinkel der Totalreflexion bestimmt. Nehmen wir an, dass der an die Halbkugelfläche einfallende Strahl genau unter dem Grenzwinkel einfällt, so wird er auf der Halbkugelfläche dreimal total reflektiert. Um einen zur Zellachse symmetrischen Strahlengang zu bekommen, müssen die an der Textfig. 6 dargestellten Bedingungen erfüllt werden. Aus dem Dreieck $a b M_2$ geht hervor, dass die Winkel des Dreiecks $a M_1 M_2$ $48\frac{1}{2}^\circ$, 97° und $34\frac{1}{2}^\circ$ betragen. Es sei $M_1 M_2 = h$ und $r_1 = r_2$. Dann ist

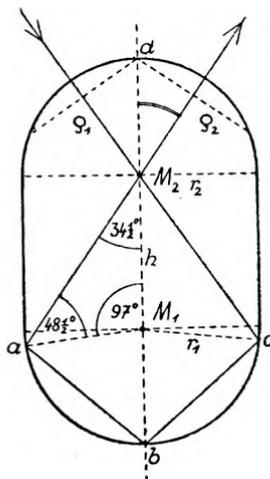
$$\frac{h}{r_1} = \frac{\sin 48\frac{1}{2}^\circ}{\sin 34\frac{1}{2}^\circ}; \quad h = r_1 \cdot \frac{\sin 48\frac{1}{2}^\circ}{\sin 34\frac{1}{2}^\circ} = 1,3223 r_1$$

Damit eine Zelle zur Scheinwerferzelle werden kann, muss sie also folgende Grundbedingungen erfüllen:

1) Die Zelle muss eine halbkugelige Innenwand haben, die an möglichst viele oder/und möglichst grosse Interzellularen grenzen soll.

2) Die Entfernung der Krümmungsmittelpunkte der Innen- und Aussenwand muss wenigstens 1,3 mal grösser sein als der Krümmungsradius der Innenwand.

3) Der Krümmungsradius der Aussenwand kann im Prinzip sowohl grösser als auch kleiner vom Krümmungsradius der Innenwand sein. (Ist er kleiner, so ist die Membran nur in der Mitte kugelförmig gekrümmt, während ihr Randteil die Form eines abgestutzten Kegelmantels annimmt.)



Textfig. 6. Idealisiertes Model der niedrigsten denkbaren Scheinwerferzelle. $r_1 = r_2$, Entfernung der beiden Krümmungsmittelpunkte M_1 und $M_2 =$ Höhe $h = 1,3223 r_1$.

In den Tafeln VI—X ist in einzelnen Abbildungen, die zu diesem Zweck weder gezeichnet noch gewählt wurden, mit zwei Kreuzen die ungefähre Lage der beiden Krümmungsmittelpunkte nachträglich eingetragen worden. (Siehe Abb. 32, 44, 49, 56, 82 und Tafelerklärung.) Man sieht, dass in diesen Fällen die geforderten Bedingungen erfüllt sind.

Die spiegelnde Wirkung einer Scheinwerferzelle wird ihr Maximum erreichen, wenn:

1) Die Einfallsrichtung des Lichtes und die Beobachtungsrichtung mit zwei durch mehrfache Totalreflexion an der halbkugeliger Innenwand verbundenen optischen Achsen zweier Teilflächen (Kappen) der sphärisch gekrümmten Aussenwand zusammenfallen.

2) Die Aussenfläche derart gekrümmt ist, dass die Brennpunkte der beiden Teilflächen möglichst nahe zu liegen kommen.

Die Scheinwerferzelle hat also, im Prinzip genommen, eine ähnliche Wirkung wie ein aus einem Konkavspiegel und einer Konvexlinse bestehender Scheinwerfer. Hierbei entspricht ein Teil der Aussen- und Innen-

wand dem Konkavspiegel, der andere Teil der beiden Flächen aber der Konvexlinse. Die auffallende äusserliche Ähnlichkeit der Zelle mit einem Scheinwerfer, hat also mit ihrer Wirkung nichts zu tun. Dies ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, dass sich die Lichtquelle ja nicht in der Zelle befindet, sondern ausserhalb und weit entfernt. Der Ausdruck »Scheinwerferzelle« bezieht sich also nur auf die optische Wirkung der Zelle, nicht aber auf ihre äussere Form.

Unter den untersuchten Pflanzen, die besonders schöne Scheinwerferzellen aufweisen, sind folgende zu nennen: *Zebrina pendula* (besonders junge Blätter kühl und feucht gewachsener Pflanzen), die meisten *Begonia*-Arten und *Pilea cadieri*. Einzelne Scheinwerferzellen lassen sich bereits mit einer stärkeren Lupe deutlich erkennen. Ihre Wirkung lässt sich aber am besten bei auffallendem diffusen Tageslicht mit schwachen Objektiven (mit möglichst grossen Arbeitsabstand) und mittelstarken bis starken Okularen beobachten. Dabei ist natürlich eine Neigung der Blattes gegen die optische Achse des Mikroskopes notwendig. Aus diesem Grunde ist man bei den Beobachtungen mit dem Vertikalilluminator an die zufällige Lage der einzelnen Zellen angewiesen. Zellen, die genau vertikal liegen, erscheinen oft völlig dunkel (siehe Abb. 11). Ausser geometrischen Ursachen, kann dafür auch die Abwesenheit von Interzellularen verantwortlich sein.

Es ist auch leicht verständlich, dass dieselbe Wirkung, die eine Scheinwerferzelle zustande bringt, auch von mehreren Zellen herrühren kann, wenn sie interzellularenfrei verbunden sind und wenn die innersten und äussersten Zellwände die für die Scheinwerferzellen bestimmten Bedingungen erfüllen. Dabei können, namentlich wenn die äusserste Schichte der Epidermis kleinzellig ist, die Aussenflächen verschiedenen Epidermiszellen zugehören (siehe Abb. 56 und Tafelerklärung). Die Scheinwerferzellen erhöhen mit ihrer optischen Wirkung das Glitzern der hellgefleckten Laubblätter im hohen Masse. Bei jeder kleinsten Bewegung des Blattes (bzw. des Beobachters oder der Lichtquelle) ändern sich die Reflexionsverhältnisse in jeder Zelle in weitgehend höheren Masse als in der gewöhnlichen totalreflektierenden Zellen, was sich in einem Aufleuchten und Auslöschen von mit freiem Auge bereits sichtbaren Zellen und Zellgruppen kundgibt. Die Wirkung der Scheinwerferzellen lassen bisweilen die Abb. 9 und 11 (*Zebrina pendula*) sowie Abb. 12 (*Peperomia sandersii*) erkennen. Die maximale Spiegelung zeigen bei *Zebrina pendula* jedoch nur zwei Zellen u. zw. in Abb. 9 die quadratische Zelle in der Mitte des Bildes und in Abb. 11 die kleine deltoidische Zelle in der Mitte des linken Randes.

d) Die Bedeutung optischer Inhomogenitäten der Zellstrukturen

Wird über eine spiegelnde Fläche eine optisch inhomogene Schichte gelegt, so wird je nach dem Grad der Inhomogenitäten die Spiegelung infolge der Lichtstreuung mehr oder weniger verloren gehen. Die Fläche wird also jetzt stärker oder schwächer matt glänzend, oder, wenn die

Lichtstreuung sehr stark ist, völlig matt erscheinen. (Man kann sich den Vorgang gut veranschaulichen, wenn man über einen Spiegel verschieden dicke Blättchen eines halbdurchsichtigen plastischen Stoffes legt. Je nach der Zahl und Dicke der Blättchen wird die Spiegelfläche spiegelglänzend, mattglänzend oder matt aussehen.)

Bei den hellgefleckten Laubblättern liegt zwischen der totalreflektierenden Schichte und der Blattoberfläche mindestens eine, manchmal aber mehrere Zellschichten. Sind diese Schichten wasserklar, also ohne merklich optisch inhomogenen Strukturen oder Gebilden, so wird die spiegelnde Wirkung der totalreflektierenden Schichte ungestört zum Ausdruck kommen. Enthalten aber die über den totalreflektierenden Flächen liegenden Zellen optisch inhomogene Strukturen, so wird die Spiegelung gestört, bzw. aufgehoben. Das auf das Blatt fallende Licht dringt beim Durchgang durch sämtliche Zellbestandteile. Wir können also erwarten, dass folgende Faktoren eine Wirkung ausüben könnten: 1) die Ausbildung der Epidermisoberfläche (Relief der Oberfläche und Oberflächenbeschaffenheit der Kutikula), 2) die Beschaffenheit der Zellmembranen und 3) der Zellinhalt (Einschlüsse des Protoplasten).

Da die Zellen meist mikroskopische Dimensionen haben, kann selbst die Verteilung verschiedener Zellen oder die Form einzelner Zellen den Oberflächenrelief so gestalten, dass die Oberfläche solcher Epidermis als ein Streufilter wirken wird. Ein Beispiel dafür ist *Pulmonaria maculosa*. Die zahlreichen stachelig ausgebildeten Papillen bewirken eine starke Lichtstreuung, weshalb die Flecke von dieser Pflanze immer matt erscheinen (siehe Abb. 24, 25, 59 und 60). Hebt man bei jungen, intensiv weiß gefleckten *Pulmonaria*-Blättern im Deckglaspräparat diese lichtstreuende Wirkung auf, so glitzern solche Blätter zuweilen so stark wie etwa bei *Begonia albo picta*. Als andere Beispiele wären zu nennen: *Peperomia sandersii* (Abb. 12—14) und *Crocus neapolitanus*.

Keine geringere Wirkung haben die zwar viel feineren, aber deshalb viel zahlreicheren Unregelmässigkeiten der Kutikula. Diese sind als feine Warzen, Falten oder dgl. m. ausgebildet. Ihre streuende Wirkung lässt sich besonders gut bei den Blättern von *Cyclamen purpurascens* beobachten (Abb. 15, 16, 20, 22, 23, 63 und 64). Sind die Strukturen der Kutikula praktisch nicht vorhanden (*Zebrina pendula*, Abb. 9, 17, 21) oder nur schwach warzenförmig (*Begonia albo picta*, Abb. 3, 6; *Begonia rex* »Fee« Abb. 18; *Peperomia sandersii*, Abb. 12 und 19) so bleibt eine lichtstreuende Wirkung aus, oder sie ist nur unbedeutend. (Die Unterschiede sind besonders auffallend an den elektronenmikroskopischen Aufnahmen 21 und 22, 23.) Eine sehr bedeutende Streuwirkung haben die Wachsüberzüge, die ja sehr verbreitet sind. Ihre Wirkung lässt sich nach dem Abwischen der Blattoberfläche mit den Fingern bereits makroskopisch nachweisen, z. B. bei *Scilla violacea*.

Die Zellmembranen sind in Epidermiszellen meistens glatt, bzw. optisch homogen. Fällt jedoch der Wassergehalt der Zellen, so treten bei manchen Pflanzen, deren Epidermiszellen dünnwandig sind, Faltungen

von Membranen ein, die stark lichtstreuend wirken können. Es kommen aber auch rippen- oder rillenartige Membranstrukturen als dauernde Bildungen vor, z. B. bei *Begonia heracleifolia* var. *nigricans* (Abb. 57).

Auch der Zellinhalt kann eine lichtstreuende Wirkung haben. Alle Zelleinschlüsse, die einen vom umgebenden Protoplasma oder Zellsaft beträchtlich verschiedenen Brechungsindex haben, wirken lichtstreuend. Zu solchen Einschlüssen gehören Stärkekörner, Kristalle, Kristallsand, Cystolithe usw., wenn sie entsprechend zahlreich sind, was jedoch seltener zu vorkommen scheint.

Quantitative Angaben über die Strahlungsdurchlässigkeit der Blatt-epidermen findet man bei S c h a n d e r l und K a e m p f e r t (1933).

4. Zusammenwirkung der optischen Einzelvorgänge

Nachdem wir in den Epidermiszellen und ihren Zellteilen stattfindenden Einzelvorgänge, die den Gesamtvorgang der Totalreflexion verursachen, kennengelernt haben, wollen wir nun untersuchen auf welche Weise die Zusammenwirkung der Einzelfaktore das makroskopische Aussehen der hellen Flecke verursacht. Wir betrachten gesondert zunächst den Glanz und dann die Farbe.

Der Ausgangspunkt sei die totalreflektierende Schichte, da diese die grundsätzliche Bedingung für die Entstehung heller Flecke ist. Sind die totalreflektierenden Flächen (gemessen im Deckglaspräparat) schmaler als etwa 8μ , so werden die Flecke in keinem Fall glitzernd erscheinen; sie werden also »matt« sein und es wird nur der Glanz der Blattoberfläche zum Ausdruck kommen. (Theoretisch könnten Scheinwerferzellen zwar durch ihre verstärkende Wirkung auch bei so schmalen totalreflektierenden Flächen ein Glitzern zustande bringen, aber solche Fälle wurden unter den untersuchten Pflanzen nicht vorgefunden.) Helle Flecke, deren totalreflektierende Flächen (gemessen im Deckglaspräparat) breiter als 9μ sind, erscheinen glitzernd, sofern nicht Streufilterwirkungen der Kutikula, der Zellwände oder/und der Zellinhalte auftreten. Sind solche lichtstreuende Faktoren nur wenig ausgeprägt, so wird das Glitzern nur etwas abgeschwächt. Sobald die lichtstreuenden Faktoren aber überwiegen, wird die glitzernde Wirkung der totalreflektierenden Schichte völlig aufgehoben. Die Flecke werden auf diese Weise also nachträglich (sekundär) »matt«.

Die glitzernde Wirkung der totalreflektierenden Schichte kann durch Anwesenheit von Scheinwerferzellen erheblich erhöht werden. Bestehen hierbei keine nennenswerten optischen Inhomogenitäten, so kann durch günstige Form und Grösse der Zellen das Maximum des Glitzerns erreicht werden. Solche Flecke erscheinen dann grob splitterig glitzernd, wie z. B. bei *Zebrina pendula*. Sind die Scheinwerferzellen jedoch kleiner oder es bestehen nennenswerte lichtstreuende Faktoren, so wird das Glitzern feinsplitterig oder sogar nur pulverig (*Pilea cadierei*).

Der gegenseitiger Zusammenhang der einzelnen Faktoren ist in der Tabelle II. übersichtlich dargestellt.

TABELLE II.

Übersicht der gegenseitigen Abhängigkeit einzelner Faktoren, die das Vorhandensein und das Glitzern der hellen Flecke bedingen

Zellanschluss an einigen Blattpartien locker: helle Flecke vorhanden (oder zumindestens möglich)				Breite der totalrefl. Flächen im Deckglaspräparat durchwegs kleiner als etwa 8 μ :	Zellanschluss in allen Partien des Blattes gleich dicht:
Breite der totalreflektierenden Flächen im Deckglaspräparat wenigstens z. T. bedeutend grösser als 8 μ :		Glitzern heller Flecke möglich			
Scheinwerferzellen vorhanden: helle Flecke sehr stark bis sehr schwach glitzernd		Scheinwerferzellen nicht vorhanden: helle Flecke glitzernd bis nicht-glitzernd			
Über der totalrefl. Flächen liegende Gewebeteile optisch \pm homogen:	Über der totalrefl. Flächen liegende Gewebeteile optisch \pm inhomogen:	Über der totalrefl. Flächen liegende Gewebeteile optisch \pm homogen:	Über der totalrefl. Flächen liegende Gewebeteile optisch \pm inhomogen:		
helle Flecke sehr stark bis stark glitzernd	helle Flecke schwach bis sehr schwach glitzernd	helle Flecke glitzernd bis schwach glitzernd	helle Flecke kaum glitzernd bis nicht glitzernd	helle Flecke niemals glitzernd	helle Flecke niemals vorhanden
Beispiel:	Beispiel:	Beispiel:	Beispiel:	Beispiel:	Beispiel:
<i>Zebrina pendula</i>	<i>Pilea cadieri</i>	<i>Silybum marianum</i>	<i>Cyclamen purpurascens</i>	<i>Cucurbita pepo</i>	Grünes Laubblatt

In der Wirklichkeit sind die dargestellten Haupttypen jedoch nicht so scharf getrennt, sondern durch Übergangsfälle gegenseitig verbunden. Das Zusammenspiel aller Faktoren kommt jedoch makroskopisch hauptsächlich dadurch zum Vorschein, dass die hellen Flecke entweder in verschiedenen starken Abstufungen glitzern, oder aber gar nicht glitzern, also »matt« erscheinen. Der Glanz der Oberfläche spielt meistens nur eine untergeordnete Rolle. Er ist ausserdem von dem Glitzern der totalreflektierenden Flächen fast immer bereits mit dem freien Auge leicht zu unterscheiden.

Da die Epidermiszellen in der Regel farblos sind, ist sämtliches totalreflektiertes Licht weiss. Es erscheint deshalb als wahrscheinlich, dass die Farbe heller Flecken vorwiegend von der Menge des totalreflektierten

Lichtes abhängen wird. Diese können wir bei einer groben Annahme, das aus dem Mesophyll zurückreflektierte Licht sei bei allen Blättern pro Flächeneinheit ungefähr gleich stark, aus dem Flächenverhältnis der totalreflektierenden und nicht-totalreflektierenden Partien relativ ermitteln. Die an einer Anzahl untersuchter Blätter gewonnenen Verhältnisse sind in der Tabelle III. wiedergegeben. Da die Messungen in Deckglaspräparaten gemacht wurden, musste auch die Farbe in solchen Präparaten beurteilt werden. Die von solchen Präparaten aufgestellte Farbreihenfolge stimmte tatsächlich mit der in der Tabelle III. bestehenden Reihenfolge gut überein. Aber auch die Farbunterschiede zwischen den unbenetzten und benetzten Blättern liessen sich richtig deuten. Sämtliche helle Flecken, die Scheinwerferzellen enthalten, verlieren im Deckglaspräparat nicht nur an ihrem Glitzern sondern ebenfalls an ihrer weissen Farbe. Durch das Aufheben der Wirkung von Scheinwerferzellen wird die das totalreflektierte Licht ausstrahlende Oberfläche stark vermindert, weshalb das aus dem Blattinneren zurückreflektierte grüne Licht deutlicher zum Vorschein kommt. Das gleiche geschieht aber auch bei den Blättern mit stark lichtstreuenden Oberflächen. Hier wird das benetzte Blatt im Bereich des hellen Flecks zwar glitzernd, doch scheint dabei, infolge der nahezu aufgehobenen Streufilterwirkung, auch das aus dem Blattinneren zurückreflektierte grüne Licht etwas besser zum Vorschein zu kommen.

5. Ursachen der Veränderungen und der Vergänglichkeit heller Blattflecke

Wie aus dem bisher Auseinandergelegten hervorgeht, sind Glanz und Farbe der hellen Flecke von mehreren, gegenseitig zusammenwirkenden Faktoren abhängig. Sowohl während der Entwicklung des Blattes wie auch während seines Alterns können diese Faktoren nicht völlig konstant bleiben. Die Änderungen eines einzelnen Faktor können aber das Aussehen der hellen Flecke bereits erheblich verändern. Aber auch während desselben Lebensabschnittes sind vorübergehende Änderungen einzelner Faktoren, die sich im Aussehen der hellen Flecke kundgeben werden, denkbar. Wir können also zweierlei Veränderungen heller Flecke erwarten: dauernde, auf Entwicklungsvorgänge gebundene (irreversible) und vorübergehende, von den Umweltbedingungen abhängige (reversible).

a) Reversible Veränderungen

Wie in dem Abschnitt 3 c gezeigt wurde, haben prismatische Epidermiszellen mit stark vorgewölbten periklinalen Wänden die Eigenschaft bei gegebenen Bedingungen als Scheinwerferzellen ein ausserordentlich starkes spiegelndes Glitzern hervorzurufen. Die Eigenschaft ist als Folge der nach den Gesetzen der geometrischen Optik stattfindenden Vorgängen von den geometrischen Abmessungen der Zellen abhängig. Zellen mit so stark vorgewölbten Zellwänden könnten aber ihre Form nur bei kon-

TABELLE III.

Flächenverhältnis der totalreflektierenden und nicht-totalreflektierenden Partien der hellen Flecke bezogen auf ihre Projektionen in der Zeichenebene

Folge- nummer	Pflanze	Bemerkungen zum Objekt	Verhältnis zwischen totalreflektierenden u. nichtreflektieren- den Flächen in %
1.	<i>Begonia rex</i> „Fee“		50 : 50
2.	<i>Scilla violacea</i>		50 : 50
3.	<i>Zebrina pendula</i>		49 : 51
4.	<i>Begonia albo-picta</i>		49 : 51
5.	<i>Lamium maculatum</i>		48 : 52
6.	<i>Begonia rex</i> „Fee“		47 : 53
7.	<i>Lamium maculatum</i>		47 : 53
8.	<i>Peperomia sandersii</i>		45 : 55
9.	<i>Begonia rex</i> var. <i>indet.</i>		45 : 55
10.	<i>Zebrina pendula</i>	junges Blatt	44 : 56
11.	<i>Scilla violacea</i>		42 : 58
12.	<i>Pulmonaria maculosa</i>		42 : 58
13.	<i>Begonia rex</i>		41 : 59
14.	<i>Pilea cadieri</i>		41 : 59
15.	<i>Cyclamen purpurascens</i>	ausgewachsenes Blatt	40 : 60
16.	<i>Zebrina pendula</i>		39 : 61
17.	<i>Begonia rex</i> var. <i>indet.</i>		39 : 61
18.	<i>Begonia rex</i>		39 : 61
19.	<i>Begonia</i> „Axel Lange“		39 : 61
20.	<i>Peperomia sandersii</i>		38 : 62
21.	<i>Begonia</i> „Axel Lange“		38 : 62
22.	<i>Pilea cadieri</i>		36 : 64
23.	<i>Cyclamen purpurascens</i>	ausgewachsenes Blatt	36 : 64
24.	<i>Zebrina pendula</i>	älteres welkes Blatt	35 : 65
25.	<i>Cucurbita pepo</i>	junges Blatt	35 : 65
26.	<i>Begonia lucerna</i>	altes Blatt	34 : 66
27.	<i>Begonia dregei</i>		33 : 67
28.	<i>Begonia lucerna</i>	junges Blatt	30 : 70
29.	„	„	30 : 70
30.	<i>Begonia dregei</i>		30 : 70
31.	<i>Cyclamen purpurascens</i>	älteres Blatt	14 : 86
32.	<i>Ranunculus repens</i>		13 : 87

stantem Turgor unverändert beibehalten, was praktisch nicht der Fall ist. Schwankungen im Turgor werden also unbedingt Veränderungen der Zellform hervorrufen. Wegen der zweidimensionalen Anordnung der Epidermiszellen werden sich diese Schwankungen vor allem an den freien, periklinalen Wänden auswirken. Sie werden also gerade die Form jener Flächen verändern, die für die Refraktion und Reflexion der Zellen massgebend sind. Mit der Änderung des Turgors wird vor allem der Krümmungsradius der Aussenfläche verändert, womit auch die gegenseitige Lage der beiden Brennpunkte beeinflusst wird.

Nehmen wir an, dass wir bei einer voll turgeszenten Zelle gerade den in Textfig. 3 dargestellten Sonderfall vor sich haben. Das reelle Bild einer unendlich entfernten Lichtquelle liegt im gemeinsamen Brennpunkt der beiden Teilflächen der Aussenmembran. Unter diesen Bedingungen werden alle aus dem Brennpunkt kommenden Strahlen wieder parallel, und da sie totalreflektiert wurden, haben wir ein Strahlenbündel vor uns, das jenem der vollkommenen regulären Reflexion, also Spiegelung, entspricht. Nun soll der Turgor in der Zelle nachgeben, was sich zunächst in der abnehmenden Krümmung der Aussenmembran kundgeben wird. Der weniger gekrümmten Fläche entspricht ein längerer Radius und diesem eine grössere Brennweite. Mit der Abnahme des Turgors wird also das reelle verkleinerte Bild zwischen den Brennpunkt F_2 und die Krümmungsfläche gelangen und dem Beobachter als ein virtuelles Bild erscheinen. Die Spiegelung wird jetzt nur an das Bild der Lichtquelle beschränkt sein. Die Grösse des virtuellen Bildes wird mit dem sinkenden Turgor weiter abnehmen. Ausser bei der Aussenwand wird mit dem abfallenden Turgor auch bei der Innenwand eine Abnahme der Krümmung bemerkbar werden. Dadurch wird auch der Vorgang der Totalreflexion Änderungen erfahren. Ein Wendepunkt tritt ein, wenn mit dem sinkenden Turgor die Aussenwände der Epidermiszellen plan werden. Wir haben dann die gleichen Verhältnisse wie im Deckglaspräparat, indem die spiegelnd erscheinenden Flächen jetzt nur an die Zellränder beschränkt sind. Lassen wir die Zellen noch weiter an Wassermangel zu leiden, so tritt mit fortschreitender Verdunstung eine Faltung der Zellmembranen ein. Dadurch büssen die totalreflektierenden Flächen ihre glatte Beschaffenheit ein und die totale Reflexion kann nur noch an einzelnen kleineren Flächenteilen, die nun auch verschieden geneigt sind, zustande kommen; ausserdem wirken auch die gefalteten antiklinalen Wände als Streufilter. Das Glitzern der Blätter geht somit fast völlig verloren. Die Flecke werden grüner, denn das aus dem Blattinneren zurückreflektierte grüne Licht kommt nun weit mehr zum Vorschein, indem es jetzt vom totalreflektierten weissen Licht nur wenig überdeckt wird. Ändern wir nun die Lebensbedingungen der Pflanze so, dass die Zellen wieder mit genügend Wasser versorgt werden, so werden sich die ursprünglichen Verhältnisse, unter Auftreten der soeben beschriebenen Veränderungen in verkehrter Reihenfolge, wieder herstellen.

Die Richtigkeit dieser Vorstellung lässt sich bei einzelnen *Begonia*-Arten, ganz besonders schön aber bei *Zebrina pendula*, beweisen. Ein gut geübtes freies Auge, ev. bewaffnet mit einer Lupe, genügt bereits um die Vorgänge verfolgen zu können. Schneidet man von *Zebrina pendula* einen jungen Zweig mit prächtig glitzernden Blättern ab und lässt ihn welken, so kann man schön die Abnahme des Glitzerns bis zum fast völligen Verschwinden verfolgen. Der Fleck ist nun fettlich glänzend (Oberflächen-glanz!) und graugrün geworden. Wie die Aussenmembran der Epidermiszellen mit sinkendem Turgor plan geworden ist, lässt sich ebenfalls mit dem freien Auge wahrnehmen, indem die früher deutlich »mosaikartige« Blattoberfläche nun papierglatt erscheint. Sind die Blätter ganz welk geworden und die Spuren des Glitzerns nahezu verschwunden, so bringt man den Zweig in ein Gefäss mit Wasser unter eine Glasglocke und beobachtet unter gleichen Verhältnissen das Zurückkehren des Glitzerns. Den effektvollsten Umschlag von fettlich glänzenden, graugrünen Flecken kann man aber erzielen, wenn man ein junges, prachtvoll glitzerndes Blatt stark verwelken lässt. Sobald das Glitzern völlig verschwunden ist, infiltrierte man es mit Leitungswasser und lässt es darin bei niedrigen Wasserstand einige Zeit verweilen. Darauf hebt man es aus dem Wasser, in dem man nur die Blattbasis belässt, und wartet bis die Luft in die Interzellularen eindringt. Die hellen Flecke werden dabei wieder in vollen Masse glitzernd, ohne an ihrer ursprünglichen Pracht etwas eingebüsst zu haben. Ähnliche Versuche kann man auch mit Begonien durchführen; besonders *Begonia albo-picta* hat sich hierzu geeignet. Alle Veränderungen lassen sich unter dem Mikroskop gut verfolgen.

b) Irreversible Veränderungen

Die irreversiblen Veränderungen von Glanz und Farbe der hellen Flecke sind an die Prozesse der Entwicklung, der Differenzierung und der Alterung des Blattes gebunden. Die während der Durchführung der Untersuchungen begegneten Fälle lassen sich auf drei Ursachen zurückführen, nämlich: 1. auf zellmorphologische Veränderungen die die Grösse der totalreflektierenden Flächen beeinflussen, 2. auf Veränderungen der optischen Homogenität der in Frage kommenden Zellschichten und 3. durch irreversible Veränderungen des Krümmungsgrades von Aussenmembranen der Epidermiszellen.

Entstehen während der Wachstumsvorgänge des Blattes Zellformveränderungen, die die Krümmung der totalreflektierenden Innenwand beeinflussen, so werden dadurch die spiegelnden Flächen verändert, was sich natürlich im makroskopischen Aussehen der Flecke deutlich bemerkbar macht. Solche Veränderungen kommen in grösseren oder kleineren Masse bei allen Pflanzen mit hellgefleckten Laubblättern vor. Sie sind in vielen Fällen, bei denen keine anderen Faktoren in Frage kommen können, die einzige Ursache der Veränderungen der hellen Flecke im Laufe der Blattentwicklung. Meistens handelt es sich dabei um eine, infolge der

auftretenden Gewebespannungen abnehmende Krümmung der Innenmembran, was eine Abschwächung der hellen Flecke zu Folge hat. Bei solchen Veränderungen der Zellform können auch Verdickungen der Membran eine zumindestens mitspielende Rolle haben, wie bei *Begonia heracleifolia* var. *nigricans* beobachtet wurde (Abb. 57).

Die Veränderungen der optischen Homogenität können durch verschiedene Differenzierungs- und Alterungsvorgänge hervorgerufen werden. Sie betreffen vor allem den Zellinhalt und die Zellwände. So wurde bei alten Blättern von *Begonia lucerna* eine Dämpfung des Glitzerns der hellen Flecke beobachtet, die durch Bildung von feinkörnigen, dichten Niederschlägen von Kalziumoxalat an den Aussenwänden der Epidermiszellen (Abb. 52) entsteht. Bei *B. heracleifolia* var. *nigricans* spielt neben der bereits erwähnten Membranverdickung auch die Membranstreifung (Abb. 57) eine Rolle, bei *Peperomia sandersii* u. a. Pflanzen die zunehmende Ausbildung der Kutikularstrukturen u. dgl. m. Auch Wachsausscheidungen sind in diesem Zusammenhang zu nennen.

Schliesslich wurde bei alten Blättern, deren Epidermiszellen als Scheinwerferzellen ausgebildet sind, beobachtet, dass mit dem Auswachsen des Blattes die Aussenwände der Epidermiszellen wegen zunehmender tangentialen Gewebespannung ihre Krümmung allmählich verlieren, bis sie endlich bei älteren Blättern nahezu plan gedehnt werden. Solches Verhalten zeigen besonders schön die alten Blätter von *Zebrina pendula*, vorüber man sich besonders an Querschnitten überzeugen kann. Bei *Begonia* konnten ebenfalls ähnliche Beobachtungen gemacht werden.

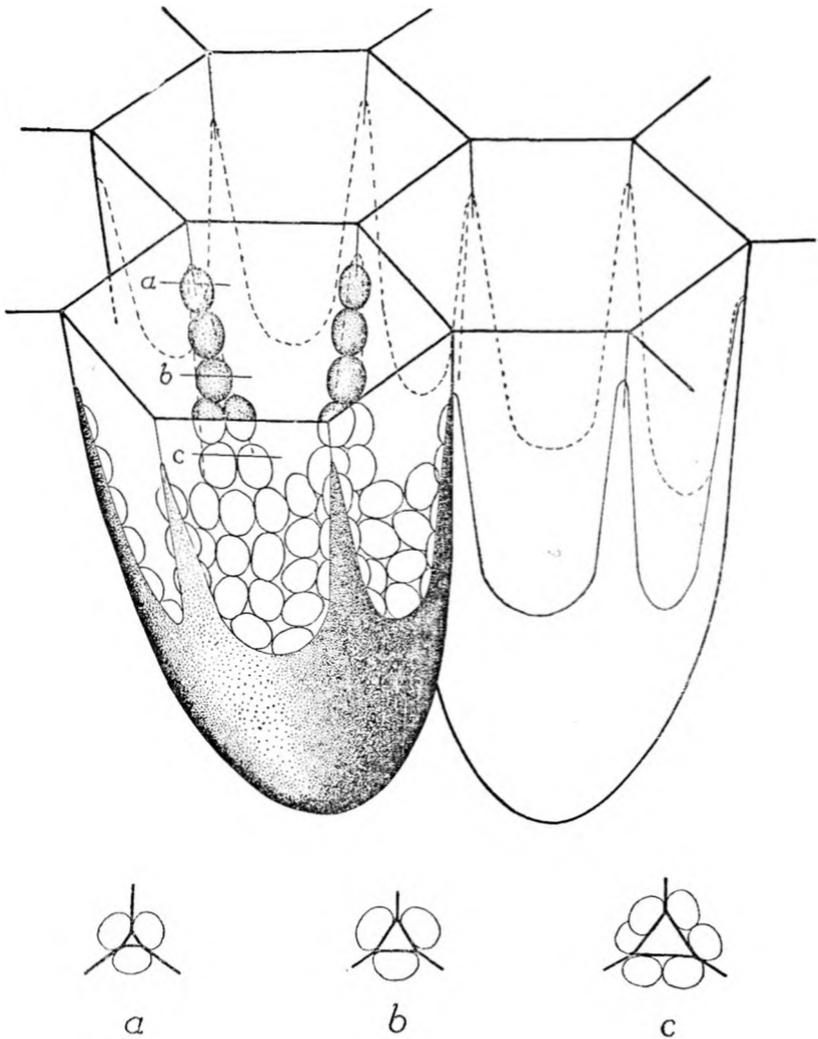
Solche und wahrscheinlich noch andere Ursachen können im Laufe der Blattentwicklung die hellen Flecke auch völlig zum Verschwinden bringen, wie dies z. B. bei *Begonia heracleifolia* var. *nigricans*, besonders aber bei gewissen gefleckten Pflanzen von *Cucurbita pepo* der Fall ist.

B. Bemerkungen zur Lage der Chloroplasten im Assimilationsparenchym

Während der Untersuchungen über die optischen Verhältnisse in den Zellen hellgefleckter Laubblätter wurde nebenbei gewisse Aufmerksamkeit der Lage der Plastiden in dem Assimilationsparenchym heller und grüner Blattpartien gewidmet. In dieser Hinsicht wurde jedoch nur wenig bemerkenswertes und neues gefunden. Es soll deshalb nur kurz über einen — sofern an Hand der verfügbaren Literatur beurteilt werden konnte — noch nicht notierten Sonderfall der Chloroplastenlage im Assimilationsparenchym berichtet werden.

Bei fünf der untersuchten Objekte (*Pilea cadieri*, *Begonia rex*, *B. rex* »Fee«, *B. lucerna* und *Plectranthus oerthendalii*) wurde in der Aufsicht grüner Blattpartien im Assimilationsparenchym eine auffallend regelmässige und konstante Chloroplastenverteilung in den Zellecken gefun-

den. In den Palisadenhomologen, den sog. Trichterzellen, die hier gegenseitig völlig dicht anschliessen, ist in der Aufsicht stets immer nur je ein Chloroplast in jeder Ecke der Zelle vorhanden, während dazwischen die Membranflächen völlig chloroplastenfrei sind (Siehe Abb. 36, 47, 48). Dieses Bild wiederholte sich in allen Trichterzellen aller untersuchten Blätter mit unglaublicher Regelmässigkeit und liess sich zunächst nicht erklären. Erst die Untersuchung von dickeren, nicht infiltrierten Querschnitten durch die grünen Partien solcher Blätter zeigten, dass diese Chloroplastenlage nur ein Sonderfall der Escharostrophe (S e n n 1908) ist, die infolge der besonderen Form der Interzellularen zustande kommt. Bei allen fünf Objekten sind die Trichterzellen becherförmig bis kegelförmig, schliessen aber an die Epidermiszellen vollständig dicht, also ohne jeden Interzellularen, an (Abb. 34, 35, 46). So ein Anschluss ist aber nur dann möglich, wenn die Trichterzellen mit ihren oberen Teil auch unter sich völlig dicht anschliessen. Das dies wirklich der Fall ist, lässt sich ohne weiteres in Aufsicht nachweisen (vgl. Abb. 36, 47, 48, 51). Die Trichterzellen sind also so dicht gelagert, dass sie in ihrem oberen Teil polyedrisch werden, während ihr unterer Zellabschnitt infolge der becher- oder kegelförmigen Gestalt frei bleibt. Die Folge solcher Zellagerung und Zellform sind Interzellularräume, die gegenüber den Ecken der polyedrisch angeordneten Berührungsflächen der Palisadenhomologen in hohle, nadeligspitze, dreiseitige Pyramiden ausgezogen sind (siehe Textfig. 7). Diese stachelartigen, luftefüllten Kanäle sind nun die Ursache der zunächst rätselhaften Chloroplastenlagerung in den Zellecken. Entlang dieser »Luftstacheln« erhalten die Chloroplasten, die sich hier angesammelt haben, da sie in dem dichten Gedränge der Plastiden im Hinterteil der Zelle keinen Platz finden konnten, genügend Licht, das hier totalreflektiert wird, sowie noch genügend Kohlenstoffdioxyd für ihre Tätigkeit. Da die Luftkanäle rasch an ihrer Weite abnehmen, kann entlang ihrer Spitze nur noch eine Reihe von einzelnen Chloroplasten Platz finden (Textfig. 7 und 7 a, b, c). Dieser Sachverhalt lässt sich nur indirekt erkennen. Eine direkte Beobachtung ist aus folgenden Gründen schwierig: Wegen der kleinen Tiefenschärfe des Lichtmikroskopes, kann man nur den optischen Querschnitt durch die in den Zellecken übereinander gereihten Chloroplasten erhalten. Bei tiefer Einstellung der Optik wird infolge der Präparatdicke das Bild trübe und man kann keine Einzelheiten mehr erkennen. Im Blattquerschnitt lässt sich aber nicht feststellen, ob sich der im Schnitt getroffene Teil der Interzellulare entlang der Zellfläche oder entlang der Zellkante befindet. Am besten lässt sich noch die Sachlage veranschaulichen, wenn man dickere Blattquerschnitte herstellt und solche Stellen im Präparat aufsucht, wo das Wasser die Luft aus den Interzellularräumen nicht verdrängt hat. Auch Schrägschnitte dürften geeignet sein. Raumllich gesehen, bilden also die Chloroplasten in den becherförmigen Palisadenhomologen der grünen Blattpartien der fünf hier angesehenen Objekte dichte Ansammlungen, die nach ihrer Form etwa einem Seestern mit einseitig gekrümmten Armen



Textfig. 7. Eckenstellung der Chloroplasten (Aktinoescharostrophe) in den Trichterzellen (Palisadenhomologen) der grünen Blattpartie einiger hellgefleckten Laubblätter. (Räumliche, rein schematische Darstellung; a, b und c optische Schnitte.)

ähneln würden. Die hier beschriebene Lage der Chloroplasten ist also ein, durch dichte Zellagerung verursachter Sonderfall der Escharostrophe, denn man vielleicht zweckmässig als Aktinoescharostrophe bezeichnen könnte.

Damit im Zusammenhang taucht nun wiederum die alte Frage auf, ob das an den lufthaltigen Kanalen totalreflektierte Licht oder das in ihnen enthaltene Kohlenstoffdioxyd für diese äusserst selektive Chloroplastenstellung in erster Reihe verantwortlich zu machen ist.

Eigene Beobachtungen an hellgefleckten Blättern zeigten, dass die Chloroplasten in den im Bereich der hellen Flecken locker angeordneten, oft eiförmigen oder kugeligen Palisadenhomologen stets eine deutliche Peristrophe, also eine gleichmässige Verteilung der Chloroplasten im ganzen Wandbelag der Zelle, aufweisen (z. B. Abb. 45, 53, 71, 78, 84). Da solche Chloroplastenlage sich durch die bei diffusem Tageslicht in den Zellen herrschenden Beleuchtungsverhältnisse fast ebensogut erklären lässt, wie durch die Annahme, dass das in den Interzellularen enthaltene Kohlenstoffdioxyd für diese Erscheinung die Verantwortung trägt, scheint die Entscheidung, welcher der beiden Faktoren der Ausschlaggebende ist, schwierig zu sein.

Die Beobachtungen *Haberlands* (1896), dass bei Palisadenzellen, die zufällig die Epidermiszellen nicht erreichen, die periklinale Wand stets mit Chloroplasten belegt ist, während bei den normal entwickelten Palisadenzellen dies nie der Fall ist, scheinen dafür zu sprechen, dass auch bei den hellgefleckten Laubblättern sowohl die Aktinoescharostrophe im Assimilationsgewebe der grünen Blatteile wie auch die Peristrophe im Assimilationsparenchym der gefleckten Blattpartien vor allem durch die Kohlenstoffdioxyd enthaltende Luft und nicht durch die Beleuchtungsverhältnisse verursacht ist. Für eine sichere, entgeltige Entscheidung scheint aber zumindestens in dem vorliegenden Fall ein experimenteller Beweis dennoch erwünscht zu sein.

C. Über die Verteilung der Spaltöffnungen an hellgefleckten Laubblättern

1. Verteilung der Spaltöffnungen an der Blattoberseite

Von den 30 untersuchten Pflanzenarten waren es nur 7 Arten, deren Blätter auch an der Oberseite mit Spaltöffnungen versehen waren. In allen untersuchten Fällen war die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen an den Flecken bedeutend geringer als an den benachbarten grünen Blattpartien. Die gefundenen Verhältnisse sind in der Tabelle IV zusammengestellt. Es bedeutet hierbei N die Zahl der Zählungen, \bar{x} den arithmetischen Mittelwert der Spaltöffnungsdichte, d. h. der Zahl der Spaltöffnungen pro Flächeneinheit (= Gesichtfeld), s die Standardabweichung und SE den mittleren Fehler der Differenz. Es wurde angenommen, dass zwischen den zwei Zählreihen ein statistisch gesicherter Unterschied

besteht, wenn $\bar{x}_g - \bar{x}_h > 2 SE \bar{x}_g - \bar{x}_h$, d. h. wenn $\frac{\bar{x}_g - \bar{x}_h}{2SE \bar{x}_g - \bar{x}_h} > 1$ ist. (Die

Indices g und h bedeuten: »grüne Blattpartie« und »heller Fleck«.) In der letzten Kolonne ist das Verhältnis der Gesamtsummen verschiedener

TABELLE IV.
Spaltöffnungsverteilung an der Blattoberseite

Pflanze	Heller Fleck			Angrenzende grüne Blattpartie			$\bar{x}_g - \bar{x}_h$	SE $\frac{\bar{x}_g - \bar{x}_h}{\sqrt{x_g - x_h}}$	$\frac{\bar{x}_g - \bar{x}_h}{\sqrt{x_g - x_h}}$	$\frac{2 \text{ SE}}{\sqrt{x_g - x_h}}$	Δx_{ih} in% (hF) $f_{x_{ig}} = 100\%$ (gB)
	N_h	\bar{x}_h	s_h	N_g	\bar{x}_g	s_g					
1. <i>Ficaria verna</i>	5	6,4	2,1	5	18,4	2,2	12,0	1,35	4,4	33%	
2. <i>Silybum marianum</i>	10	6,1	1,4	10	9,8	2,1	3,7	0,79	2,3	33 — 66%	
3. <i>Erythronium dens-canis</i>	10	0,4	0,5	10	1,1	0,6	0,7	0,24	1,5	40%	
4. <i>Lamium maculatum</i>	10	2,7	1,1	10	4,5	0,7	1,8	0,4	2,2	60%	
5. <i>Scilla violacea</i>	10	9,8	3,7	10	15,2	2,6	5,4	1,42	1,9	66%	
6. <i>Cucurbita pepo</i>	20	30,5	6,2	20	36,5	5,7	6,0	0,59	5,1	82 — 84%	
7. <i>Trifolium pratense</i>	20	16,8	3,2	20	20,0	1,7	3,1	0,8	1,9	84 — 85%	

Zählreihen prozentuell angegeben, wobei die Zahl der Spaltöffnungen an der gemessenen Oberfläche der grünen Blattpartie gleich 100% gestellt wurde.

Wie aus der Tabelle IV ersichtlich ist, beträgt die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen an hellen Flecken nur etwa 30 — 85% der Verteilungsdichte der angrenzenden grünen Blattpartien. Sämtliche Zählwerte sind statistisch gesichert. Zusammenfassend kann man also sagen, dass in allen untersuchten Fällen die Spaltöffnungen der Blattoberseite an den hellen Flecken bedeutend spärlicher verteilt sind als an den daran grenzenden grünen Blattpartien.

2. Verteilung der Spaltöffnungen an der Blattunterseite

Da bei der Mehrzahl der Untersuchungsobjekte die Spaltöffnungen nur an die Blattunterseite beschränkt waren, schien eine Untersuchung, ob die an der Blattoberseite sich befindlichen hellen Flecke einen Einfluss an die Spaltöffnungsverteilung auch an der Blattunterseite haben, lohnenswert zu sein. Die an den zur Verfügung stehenden Objekten durchgeführten Zählungen haben gezeigt, dass mit Ausnahme von wenigen Fällen, auch an der Blattunterseite im Bereich der sich auf der Blattober-

seite befindlichen hellen Flecke die Spaltöffnungen spärlicher verteilt sind als an den Blatteilen, die oberseits grün sind. Die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen beträgt im Bereich der hellen Flecke etwa 70 — 85 (bzw. 94)⁰% der Verteilungsdichte der grünen Blatteile. Von den gezählten 10 Pflanzen konnten allerdings nur bei 7 Pflanzen die Unterschiede statistisch gesichert werden. Eine genauere Einsicht in die bei den einzelnen Pflanzen vorgefundenen Verhältnisse können aus der Tabelle V entnommen werden.

TABELLE V.
Spaltöffnungsverteilung an der Blattunterseite

Pflanze	Heller Fleck			Angrenzende grüne Blattpartie			$\bar{x}_g - \bar{x}_h$	SE $\bar{x}_g - \bar{x}_h$	$\frac{\bar{x}_g - \bar{x}_h}{\frac{2 \text{ SE}}{\bar{x}_g - \bar{x}_h}}$	Σx_{ih} in % (hF)
	N_h	\bar{x}_h	s_h	N_g	\bar{x}_g	s_g				$\Sigma x_{ig} = 100\%$ (gB)
1. <i>Begonia dregei</i>	3	65	4,6	3	95	3,6	30	3,8	3,9	70%
2. <i>Begonia rex</i> var. <i>indet.</i>	20	3,6	1,1	20	5,1	0,9	1,4	0,3	2,3	73%
3. <i>Begonia rex</i> » <i>Fee</i> »	10	30	4,7	10	40,8	3,5	10,8	1,9	2,9	77% (74 — 79%)
4. <i>Begonia</i> » <i>Axel Lange</i> »	40	3,5	0,9	40	4,4	1,1	1,08	0,2	2,5	78% (75 — 80%)
5. <i>Begonia albo-picta</i>	10	23,2	4	10	28,1	3,2	4,9	1,6	1,5	82%
6. <i>Begonia rex</i>	10	27,6	2,2	10	32,5	3,3	4,9	1,2	2	84%
7. <i>Begonia lucerna</i>	15	16,6	1,8	15	20,7	2,3	4,1	0,8	2,7	85%
8. <i>Peperomia sandersii</i>	10	48	3,0	10	50,2	3,8	2,2	1,5	(0,7)	89% (82 — 96%)
9. <i>Cyclamen purpurascens</i>	20	7,4	1,5	20	8,1	1,3	0,6	0,9	(0,4)	90%
10. <i>Pulmonaria maculosa</i>	20	7,7	2,5	20	8,2	1,9	0,4	0,7	(0,3)	94%

Es besteht also kein Zweifel, dass zwischen den an der Blattoberseite sich befindlichen hellen Flecken und der in ihrem Bereich an der Blattunterseite herabgesetzten Verteilungsdichte der Spaltöffnungen ein Zusammenhang besteht. Dieser Zusammenhang ist allerdings nicht so scharf ausgeprägt wie bei den Blättern mit Spaltöffnungen an der Blattoberseite, da die Unterschiede in der Verteilungsdichte im allgemeinen gerin-

ger sind. In drei Fällen (*Peperomia sandersii*, *Cyclamen purpurascens*, *Pulmonaria maculosa*) waren sie so gering, dass die Werte nicht mehr statistisch gesichert werden konnten. Unterschiede in der Gesamtzahl der Spaltöffnungen an gleichgrossen untersuchten Flächen wurden jedoch auch in diesen Fällen fast immer festgestellt.

Neben den in der Tabelle V angeführten Pflanzen wurden auf die Spaltöffnungsverteilung noch *Zebrina pendula*, *Pilea cadieri*, *Pteris cretica* var. *albolineata* und *Begonia heracleifolia* var. *nigricans* untersucht. Bei *Zebrina pendula* hat die grüne Partie am Rande des Blattes und in dem Bereich der Mittelrippe zwei beträchtlich verschieden hohe Werte der Spaltöffnungsverteilung, während die Verteilungsdichte der Spaltöffnungen am hellen Fleck zwischen den beiden Werten liegt. Bei *Pilea cadieri* und *Pteris cretica* var. *albolineata* zeigten sämtliche Zählungen, dass bei den beiden Pflanzen die Spaltöffnungsverteilung von den hellen Flecken völlig unabhängig ist. Ein ähnliches Verhalten scheint bei *Begonia heracleifolia* var. *nigricans* vorzuliegen, die jedoch nicht eingehender untersucht wurde.

3. Der Ausnahmefall: *Sansevieria*

Bei den verschiedenen kultivierten Arten der Gattung *Sansevieria* kann man sich bereits mit einer Lupe überzeugen, dass die Spaltöffnungen an den hellgefleckten Partien der Blätter (die sich ebenso wie die Spaltöffnungen an beiden Seiten der Blätter befinden) bedeutend dichter verteilt sind als an den grünen Blatteilen. Man gewinnt geradezu den Eindruck, als ob die dicht gelagerten Spaltöffnungen etwa mit dem mit ihnen verbundenen Interzellularensystem die hellen Blattflecke verursachen würden. Blattquerschnitte zeigen jedoch, dass die hellen Flecke nicht nur durch Totalreflexion, sondern auch durch Rückbildung der Plastiden in den äusseren Zellschichten des Mesophylls ausgezeichnet sind. Die Verhältnisse sind, sofern dies untersucht wurde, bei allen *Sansevieria*-Arten gleich (*S. trifasciata*, *S. grandis*, *S. cylindrica*). Die Gattung *Sansevieria* stellt also z. Zt. den einzig bekannten Sonderfall dar, bei dem die Spaltöffnungen — im Gegensatz zu den meisten anderen bisher bekannten Fällen — an den hellen Flecken nicht spärlicher sondern dichter verteilt sind.

IV. ÜBERSICHT DER BEI DEN UNTERSUCHTEN PFLANZEN FESTGESTELLTEN BEFUNDE

1. *Pteris cretica* L. var. *albolineata* Hort.

(Abb. 29—31)

Flecke gelblich-hellgrün bis grünlich-weiss; matt. Totalreflektierende Flächen in den mehr oder weniger flachen Epidermiszellen schmal, etwa 5—6 μ , und infolge der stark wellig verlaufenden antilokalinalen Membranen weitgehend zerteilt. Da die totalreflektierenden

Flächen schmaler als 8μ sind, können die Flecke trotz den optisch homogenen Epidermiszellen nicht glitzernd erscheinen. Scheinwerferzellen nicht vorhanden und infolge der unregelmässigen, flachen Epidermiszellen (Abb. 31) auch nicht zu erwarten.

Die Hauptursache der hellen Flecke, die hier vor allem durch den Farbunterschied gekennzeichnet sind, sind die in ihrem Bereich locker angeordnete Zellen der subepidermalen Mesophyllpartie, die nur winzig kleine, rudimentäre Plastiden führen (Abb. 29, 30). Das an unzähligen mikroskopischen Flächen dieser chlorophyllarmen Zellen reflektierte und totalreflektierte Licht erfährt also nur ganz geringe Absorptionsänderungen, weshalb es nahezu weiss bleibt.

Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite entwickelt; ihre Verteilung durchwegs gleichmässig, also von den hellen Flecken der Blattoberseite völlig unabhängig.

2. *Pilea cadieri* A. Guill.

(Abb. 32—36)

Flecke an der Blattoberseite graulich bis weiss, sehr schwach pulverig glitzernd. Epidermis einschichtig. Epidermiszellen im Bereich der hellen Flecke prismatisch mit schwach vorgewölbten Aussenwänden und stark vorgewölbten Innenwänden. Kutikula mit dichter körniger Struktur und Wachsüberzug. Oberflächenreflexe sehr schwach. Totalreflexion in den Epidermiszellen. Scheinwerferzellen vorhanden (Abb. 32), ihre Wirkung jedoch durch die rauhe Blattoberfläche sehr stark herabgesetzt. Eckenstellung der Chloroplasten in Palisadenhomologen (Abb. 35, 36) der grünen Blatteile (Aktinoescharostrophe). Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite vorhanden, in ihrer Verteilung von den hellen Flecken völlig unabhängig.

3. *Peperomia sandersii* A. DC.

(Abb. 12—14, 19 und 37—39)

Flecke weiss, aus dem Blattinnern durch die mattglänzende obere Epidermis durchscheinend; schwach, aber grobkörnig silberglitzernd. Epidermis aus drei Zellschichten bestehend, mit Ölbehälter. Epidermiszellen prismatisch, jene der äussersten Zellschichte ausserdem klein, mit schwach gewölbter Aussenwand. Kutikula zartkörnig strukturiert, Wachsabscheidungen schwach. Oberflächenreflexe wachsig glänzend. Totalreflexion in Epidermiszellen (unterste Zellschichte). Breite der totalreflektierenden Flächen $10 - 20\mu$ (Deckglaspräparat). Scheinwerferzellen-Systeme vorhanden, aus kleinen Zellen der äussersten und den grossen Zellen der innersten Schichte der Epidermis bestehend. Ihre Wirkungen sind durch die zart-rauliche Beschaffenheit der Blattoberfläche z. T. aber auch durch Zelleinschüsse (Stärke, Öl) etwas abge-

schwächt (Abb. 12 — 14 und 19). Epidermis im Bereich der hellen Flecke und grüner Teile durchwegs gleich gebaut. Palisadenzellen sehr klein, dicht gedrängt. Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite vorhanden, in ihrer Verteilung eine statistisch ungesicherte Beziehung zu den hellen Flecken aufweisend ($hF = 89\%$ gB).¹

4. *Ranunculus lanuginosus* L.

(Abb. 26—27)

Hellgrüne Flecke von der grünen Blattpartie mit scharfem Innenrand und verlaufenden Aussenrand abgegrenzt. Der Farbunterschied zwischen der grünen Blattpartie und den Flecken ist an jüngeren Blättern besonders kontrastreich und nimmt mit den Altern der Blätter ab. An den grünen Blatteilen nur winzige Interzellularen ab und zu vorhanden. Im Bereich der hellgrünen Flecken ist das Mesophyll an Stelle der Palisadenschichte schwammparenchymartig. Durch das in den Mesophyllzellen totalreflektierte Licht entsteht auch die hellgrüne Farbe der Flecke.

5. *Ranunculus repens* L.

Flecke hell grün, nicht glitzernd. Ähnliche Verhältnisse wie bei *R. lanuginosus*. Ursache der Flecke: lockeres Mesophyllgewebe im Bereich der Palisadenschichte. Totalreflektierende Flächen in Epidermiszellen spärlich und schmal (4 — 8 μ). Die helle Farbe der Flecke stammt hauptsächlich von dem aus dem Mesophyll stammenden reflektierten und totalreflektierten Licht. Soweit ein Glanz vorkommt, handelt es sich nur um den Glanz der Blattoberfläche.

6. *Ficaria verna* Huds.

(Abb. 1, 40—43)

Die gelb und dunkelrot gefleckten Blätter dieser Pflanze wurden bereits von Stahl (1896) untersucht und geschildert. Die hier untersuchten Blätter einer aus Bukovac bei Zagreb stammenden Pflanze hatten neben diesen zwei Arten von Flecken noch zwei weitere, nämlich glitzernd gelbe und glitzernd grüne Flecke. Ein solches Blatt ist in Abb. 1 dargestellt. Trotzdem es sich hier nur um eine stark nachvergrößerte Aufnahme handelt, die mit einer einfachen Feldkamera gemacht wurde, kommt die bunt mosaikartige Zeichnung des Blattes auf dem Original zur Geltung.

¹ hF bedeutet: heller Fleck; gB bedeutet: grüne Blattpartie. Genaueres darüber siehe Abschnitt III. C.

Die Untersuchung dieser Blätter ergab folgendes:

1. Der dunkelrote, im Bereich der Mittelrippe sich erstreckende Fleck stammt von anthozyanhaltigen Zellen des Mesophylls, namentlich der Palisadenzellen und ist ohne Besonderheiten.

2. Die gelben Flecke werden durch Totalreflexion in den kugeligen Palisadenhomologen verursacht, wie dies bereits *Stahl* (1896) beschrieben hat. Im Gegensatz zu den *Stahl*'schen Befunden waren jedoch in diesen Kugelzellen die Chloroplasten völlig normal entwickelt (Abb. 40).

3. Die schwach glitzernden gelben Flecke waren ebenfalls durch Totalreflexion in Palisadenhomologen verursacht, die jedoch im Bereich dieser Flecke nicht kugelig sondern trichterartig, dichter gepackt und etwas kleiner als die kugeligen Palisadenhomologen der gelben Flecke waren. Die Chloroplasten schienen in diesen Zellen etwas weniger zahlreich zu sein, waren aber ebenfalls normal entwickelt (Abb. 41).

4. Die schwach glitzernden grünen Flecke werden durch Totalreflexion in Epidermiszellen verursacht, die hier an zylindrische, lose angeordnete Palisadenzellen grenzen (Abb. 42).

5. Im Bereich der grünen Blattpartie sind die zylindrischen Palisaden dicht gepackt und fast ohne Interzellularräume mit der Epidermis verbunden (Abb. 43).

Die Breite der totalreflektierenden Flächen wurde nicht gemessen. Es lässt sich aber aus den Zeichnungen abschätzen, dass sie breiter als 8μ sein musste. Aus welchem Grunde die gelben Flecke nicht glitzerten bleibt aber trotzdem unerklärlich.

Spaltöffnungen an der Oberseite vorhanden ($hF = 33\%$ gB).

7. *Begonia dregei* *Otto et Dietr.*

(Abb. 53 — 55)

Flecke an der Blattoberseite, klein, blas weiss bis graulich, splitterig glitzernd. Totalreflexion in den Epidermiszellen, deren Aussenwände mit kleinen, unregelmässigen linsen- bis warzenförmigen Membranverdickungen versehen sind. Eine besondere Bedeutung dieser Bildungen für die Entstehung von Farbe und Glanz der Flecke konnte nicht nachgewiesen werden. Sie ergeben wohl eine Streufilterwirkung und tragen etwas zur Verstärkung der Oberflächenreflexe der Epidermiszellen bei. Scheinwerferzellen nicht vorhanden, da die Epidermiszellen zu niedrig sind. Das Glitzern wird vor allem direkt von den Totalreflexen in den Epidermiszellen verursacht. Breite der totalreflektierenden Flächen (im Deckglaspräparat) $5 - 20\mu$. Die starken Oberflächenreflexe tragen zur Intensität des Glanzes heller Flecke einen wesentlichen Anteil bei.

Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite; unter den hellen Flecken bedeutend spärlicher ($hF = 70\%$ gB).

8. *Begonia rex* Putz.

(Abb. 44 — 47)

Flecke an der Blattoberseite grünlich grau, feinsplitterig glitzernd, zugleich mit starken fettigen bzw. lackartigen Glanz. Epidermiszellen prismatisch, mit bedeutend vorgewölbten Aussenwänden. Die inneren Wände der Zellen sind mindestens mit 1 — 2 Palisadenzellen verwachsen. Die Totalreflexion kommt in den Epidermiszellen zustande, die als Scheinwerferzellen ausgebildet sind. Ihre Wirkung lässt sich oft jedoch von den auffallend starken Oberflächenreflexen schwer unterscheiden. (Dies gelingt in befriedigender Weise, wenn man ein geflecktes Stück des Blattes infiltriert und abtrocknet. Man sieht dann unter dem Mikroskop im Auflicht deutlich die Oberflächenreflexe der Epidermiszellen und wartet den Zeitpunkt ab, bis die Luft in die Interzellularräume neuerlich zu eindringen beginnt. Man kann dann das Auftreten der durch die Scheinwerferzellen vergrösserten Reflexe von Zelle zur Zelle verfolgen.) Der starke lackartige Glanz stammt von den Oberflächenreflexen der Epidermiszellen.

Chloroplasten in den Palisadenhomologen der rot-grünen Blattpartien zeigen die charakteristische Eckstellung der Chloroplasten (Aktinoescharostrophe).

Spaltöffnungsverteilung (Unterseite) hF = 84% gB.

9. *Begonia rex* Putz. var. *indet.*

Die hellen Flecke an der Blattoberseite dicht feinsplitterig glitzernd. Die Totalreflexion kommt in der Epidermis zustande, deren Zellen als Scheinwerferzellen ausgebildet sind. Kutikula ohne mikroskopisch wahrnehmbarer Struktur. Die Aussenmembranen der zur rot-grünen Blattpartie gehörigen papillösen Epidermiszellen haben kleine linsenförmige Verdickungen. Die Palisadenhomologen derselben Blattabschnitte zeigen auch die charakteristische Chloroplastenstellung in den Zellecken (Aktinoescharostrophe).

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) hF = 73% gB.

10. *Begonia rex* Putz. »Fee« Hort.

(Abb. 18, 48)

Flecke an der Blattoberseite graulich bis weiss, splitterig glitzernd. Totalreflexion in der Epidermis. Oberflächenreflexe der Epidermiszellen von der Wirkung der Scheinwerferzellen deutlich verschieden.

Die Chloroplasten in den Palisadenhomologen der rot-grünen Blattpartien in Aktinoescharostrophe.

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) hF = 77% gB.

11. *Begonia heracleifolia* Cham. et Schlecht.

var. *nigricans* Hook.

(Abb. 56 — 58)

Die durch Interzellularräume hervorgerufenen hellen Flecke befinden sich an der Oberseite junger Blätter, wo sie sich entlang der Mittelrippen der fingerspaltig zerteilten Lamina erstrecken. Sie sind hellgrün bis grünlichweiss, lackartig glänzend, mit zerstreuten feinsplitterig glitzernden Pünktchen. Die übrige Partie junger Blätter ist infolge komplementärer Farbwirkung von Chlorophyll und Anthozyan fast schwarz (schwarz-rot) und zeigt einen sammtigen Glanz (Papillen). Mit dem Wachsen der Blätter gehen die Flecke allmählich verloren und verschwinden an erwachsenen Blättern fast spurlos, ebenso wie auch die dunklen sammtig glänzenden Partien.

Die Epidermis der Blätter ist zweischichtig. Bei jungen Blättern befinden sich im Bereich der hellen Flecke bedeutende Interzellularen. Die Totalreflexion kommt also in den grossen Zellen der unteren Epidermiszellschicht zustande. Die kleinen Zellen der oberen Epidermiszellschicht wirken zusammen mit den Zellen der unteren als Scheinwerferzellen-Systeme und erzeugen dadurch die glitzernden Punkte (Abb. 56). Der lackartige Glanz stammt von den Oberflächenreflexen der Epidermiszellen.

Das Vergehen der Flecke mit fortschreitender Blattentwicklung kommt offensichtlich durch Verformung der Interzellularen sowie durch Bildung von Membranverdickungen vor. Ausbildung feiner Membranfalten dürfte ebenfalls dabei eine Rolle mitspielen (Streufilterwirkung).

Spaltöffnungen, die nur an der unteren Blattseite vorkommen, zeigen in ihrer Verteilung keine gesetzmässigen Beziehungen zu den weissen Flecken der Blattoberseite.

12. *Begonia albo-picta* Hort.

(Abb. 2 — 8)

Blattoberseite mit kleinen, runden, weissen, feinsplitterig glitzernden Flecken. Totalreflexion in den Epidermiszellen, die auch als Scheinwerferzellen entwickelt sind. Kutikula mit sehr zarter, körniger Struktur. Reversible Veränderungen des Glitzerns durch Turgorschwankungen lassen sich gut beobachten.

Spaltöffnungen (Unterseite) $hF = 82\%$ gB.

13. *Begonia lucerna* Hort.

(Abb. 49 — 52)

Blattoberseite mit kleinen rundlichen Flecken, die bei jungen Blättern lebhaft glitzern und rein weiss, bei alten dagegen fast matt und graulich weiss sind. Die totalreflektierenden Flächen liegen in den Epidermiszel-

len (Breite im Deckglaspräparat etwa 5 — 18 μ). Scheinwerferzellen vorhanden. Bei alten Blättern werden die Flecke matt vor allem infolge der auftretenden dichten Aussenwandstrukturen der Epidermiszellen, z. T. aber auch durch die Abnahme der Wirkung der Scheinwerferzellen, deren äussere periklinale Membranen infolge der Epidermisdehnung plan werden.

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) hF = 85% gB.

14. *Begonia* »Axel Lange« Hort.

Rundliche, weisse, splitterig glitzernde Flecke an der Blattoberseite. Totalreflexion in den Epidermiszellen. (Breite der totalreflektierenden Flächen im Deckglaspräparat 4 — 18 μ .) Das Glitzern der Flecke durch Scheinwerferzellen wesentlich verstärkt, von Turgorschwankungen sehr abhängig.

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) hF = 78% gB.

15. *Trifolium pratense* L.

(Abb. 61 — 62)

Die matten grünlichgrauen bis grünlichweissen Flecke sind durch zahlreiche, kleine, subepidermale Interzellularen verursacht. Da die Epidermiszellen flach und klein sind, sind die totalreflektierenden Flächen sehr schmal (1—8 μ) und ein Vorkommen von Scheinwerferzellen unmöglich. Deshalb glitzern die Flecke ausgewachsener Blätter niemals.

Spaltöffnungsverteilung (Blattoberseite) hF = 84—85% gB.

16. *Cyclamen purpurascens* Mill.

(Abb. 15, 16, 20, 22, 23, 63 und 64)

Helle Flecke an der Blattoberseite graugrün bis grünlich weiss, immer matt. Epidermiszellen beiderseits ziemlich gewölbt, mit wellig verlaufenden Antiklinalwänden. Die Totalreflexion kommt in den Epidermiszellen zustande. Scheinwerferzellen nicht ausgebildet und aus geometrischen Gründen auch nicht zu erwarten. Flecke infolge der starken Streufilterwirkung der Kutikula (Kutikularleisten, Abb. 20, 22, 23) bei erwachsenen Blättern immer völlig matt. Die Farbe der Flecke ist gegenüber den grünen Blattpartien ausserdem noch von der Ausbildung des Palisandenparenchyms abhängig, worüber man sich leicht im Auflicht bei schwacher Vergrösserung überzeugt. Im Bereich der hellen Flecke sind die Palisandenzellen grösser und lockerer angeordnet, weshalb diese Blattpartie weniger Chloroplasten enthält. Das im Bereich heller Flecke aus dem Blattinneren zurückreflektierte (auch totalreflektierte) Licht ist also in spektraler Zusammensetzung weniger verändert als das aus den grünen

Blattpartien stammende. Auch die lichtstreuende Wirkung der Kutikula lässt sich bereits bei schwacher Vergrößerung im Auflicht schön beobachten (Abb. 15, 16).

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) $hF = 90\% gB (?)$.

17. *Cyclamen repandum* Sibth.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *C. purpurascens*.

18. *Cerinthe minor* L.

Weisse, matte Flecke kommen an beiden Seiten des Blattes vor. Sie decken sich nicht gegenseitig in ihrer Lage und sind an der Blattoberseite stärker entwickelt. Die Totalreflexion kommt ausschliesslich in der Epidermis zustande. Scheinwerferzellen nicht vorhanden.

19. *Pulmonaria maculosa* Lieblein

(Abb. 24, 25, 59 und 60)

Die Laubblätter sind oberseits, je nach der Pflanze graugrün bis intensiv kalkweiss (Pflanzen aus Podsused bei Zagreb) gefleckt. Die Totalreflexion entsteht in den Epidermiszellen. Die Breite der totalreflektierenden Flächen beträgt im Deckglaspräparat bis 15μ . Scheinwerferzellen wurden nicht gefunden und sind infolge der geometrischen Eigenschaften der Epidermiszellen auch nicht zu erwarten. Trotz der erheblichen Breite der totalreflektierenden Flächen glitzern die Flecke niemals. Die Hauptursache dafür ist die rauhe Beschaffenheit der Blattoberfläche infolge von zahlreichen stachelartigen Papillen- und Haarbildungen sowie auch verschieden stark gewölbter und gekrümmter Epidermiszellen. Im Deckglaspräparat glitzern die weissgefleckten Stücke von *Pulmonaria*-Blättern mehr oder weniger stark und deutlich. Die ausgesprochen matten, kalkweissen Flecke junger Blätter der aus Podsused stammenden Pflanzen haben im Deckglaspräparat fast so stark geglitzert wie die Flecke der *Begonia albo-picta*.

Spaltöffnungsverteilung (Blattunterseite) $hF = 94\% gB (?)$.

20. *Lamium maculatum* L.

(Abb. 65 und 66)

Die namentlich im Spätherbst schön kalkweiss bis grünlichweiss gefleckten Laubblätter sind so gut wie niemals glitzernd. Im Bereich der hellen Flecke ist das Assimilationsparenchym aus locker angeordneten Zellen gebaut, die die Epidermis nur mit ihren papillenartigen Fortsätzen

berühren. Infolge der ziemlich stark gewölbten und freien Innenmembranen erreichen in den Epidermiszellen die totalreflektierenden Flächen, beobachtet im Deckglaspräparat, eine Breite von 5—25 μ , wobei sie deutlich glitzern. Die Ursache des matten Aussehens der Flecke ist also vor allem die Rauigkeit der Blattoberfläche. Das Vorkommen von Scheinwerferzellen ist infolge der wellig verlaufenden antiklinalen Membranen der Epidermiszellen nicht möglich.

21. *Plectranthus oerthendalii* Th. Fries jr.

Die Blätter sind oberseits entlang den Blattnerven weisslich gefleckt. Wegen zahlreichen Haarbildungen lässt sich an der Luft die Blattoberfläche nicht beobachten, so dass der Glanz der hellen Flecke und der grünen Blattoberfläche nicht zum Vorschein kommen kann. Im Deckglaspräparat glitzern die hellen Flecke deutlich. Die Totalreflexion kommt in den Epidermiszellen zustande. Die Breite der totalreflektierenden Flächen beträgt 10—13 μ . Die Palisandenzellen der grünen Blattpartien sind Becherförmig und zeigen, von oben gesehen, eine deutliche und regelmässige Eckenstellung der Chloroplasten (Aktinoescharostrophe).

22. *Fittonia aryoneura* E. C o e m.

Die an der Blattoberseite weissen Adern erscheinen auch bei intensivster Beleuchtung völlig matt. Im Deckglaspräparat lässt sich selbst eine Spur feinst pulveriges Glitzern kaum erkennen. Die Breite der totalreflektierenden Flächen wurde mit rund 8 μ abgeschätzt. Zwischen den chlorophyllfreien, lufthaltigen Zellen, in denen die Totalreflexion zustande kommt, und der Epidermis ist ein Kolenchym eingeschaltet, dessen Membranverdickungen als ein starkes Streufilter wirken.

23. *Cucurbita pepo* L.

(Abb. 28, 67 und 68)

Bei gewissen kultivierten Formen erscheinen regelmässig während der Entwicklung jedes Blattes in den Ecken der Aderverzweigungen weisse bzw. graue Flecke, die bei gewissen Pflanzen an ausgewachsenen Blättern wieder verschwinden. Die Ursache dieser Flecke ist die Totalreflexion in den Epidermiszellen. Die totalreflektierenden Flächen sind infolge der kleinen und nur schwach vorgewölbten Zellen sehr schmal (Deckglaspräparat: 2—7 μ), weshalb die Flecke auch bei stärksten Sonnenlicht keine Spur eines Glitzerns zeigten.

Spaltöffnungsverteilung (Blattoberseite) hF = 82—84% gB.

24. *Silybum marianum* (L.) Gaertn.

Die Blätter sind oberseits entlang der Blattadern weissgefleckt. Im Bereich der weissen Flecken, die zumindestens bei den jungen Blättern schwach glitzernd sind, sind die Epidermiszellen nach innen stark vorgewölbt und grenzen an grosse subepidermale Hohlräume. Die Breite der totalreflektierenden Flächen beträgt stellenweise (Deckglaspräparat) von 10—16 μ , meist aber von 8—10 μ . Da die Epidermiszellen gedrungen sind und ihre äussere Membran plan ist, so ist ein Vorkommen von Scheinwerferzellen nicht zu erwarten. Die Kutikula scheint zumindestens bei jüngeren Blättern nicht nennenswert strukturiert zu sein.

Spaltöffnungsverteilung (Blattoberseite) hF = 33—66% gB.

25. *Scilla violacea* Hutch.

(Abb. 69 — 71)

Flecke graulich weiss, matt, an beiden Seiten der Blätter vorhanden. Die totalreflektierenden Flächen liegen in den Epidermiszellen und haben eine beträchtliche Breite. (Deckglaspräparat: 2—30 μ .) Ihr Glitzern wird jedoch durch die Streufilterwirkung der Wachsausscheidungen aufgehoben. Durch entsprechend schonendes Wegwischen des Wachses, namentlich aber durch optische Homogenisierung der Blattoberfläche, werden die Flecke deutlich feinsplitterig glitzernd. Scheinwerferzellen wurden nicht beobachtet, können aber erwartet werden, da die Zellen stellenweise genügend hoch sind.

Spaltöffnungsverteilung: hF = 66% gB.

26. *Erythronium dens-canis* L.

(Abb. 72 — 77)

Die weisslichen zartgetönten Flecke befinden sich über den grünen, also nicht Anthozyan enthaltenden Partien der Laubblätter. Nicht blühende, erstjährige Pflanzen entwickeln ein einziges Laubblatt, dessen grüne Blattpartien sofort weisslich gefleckt sind. Blühende Pflanzen entwickeln dagegen gleichzeitig mit der Blüte zwei Laubblätter, die zunächst keine weisslichen Flecke enthalten. Sobald die Pflanze aber abblüht, entwickeln sich die weisslichen Flecke an den grünen Partien der beiden Blätter. Die hellen Flecke werden durch subepidermale Interzellularräume verursacht. Der anatomische Bau des Blattes ist an weisslichen, grünen und purpurnen Blatteilen verschieden. Die Epidermiszellen sind langgestreckt und verlaufen parallel mit der Längsachse des Blattes. Im Bereich weisslicher Flecke verlaufen die Zellen der äussersten Mesophyllschichte, die walzenförmig sind, quer zur Längsachse des Blattes. Auf diese Weise entsteht ein recht loser Anschluss der beiden Zellschicht-

ten aneinander. Dieser lose Anschluss ist zum Teil noch durch papillenartige Ausstülpungen der inneren Epidermiswand verstärkt.

Spaltöffnungsverteilung (Blattoberseite) $hF = 40\%$ gB.

27. *Smilax aspera* L.

(Abb. 78 und 79)

Bei gewissen Pflanzen sind die Laubblätter oberseits hellgrün gefleckt. Die gefleckten Teile enthalten unter der Epidermis mehr oder weniger regelmässige, in antiklinaler Richtung verlängerte Zellen, die nur lose an die Epidermis anschliessen. Die Breite der totalreflektierenden Flächen, die sich in den Epidermiszellen befinden, betrug höchstens etwas über 5μ . Die Oberfläche der Epidermis war, nach dem Flächenschnitt urteilend, rau gekörnelt. Ein Glitzern der Flecke ist nicht zu erwarten. Der Glanz der Flecke gleicht dem der Blattoberfläche. Die grünen Blattpartien enthalten Zellen unregelmässigen Umrisses, die sich mehr in periklinaler Richtung erstrecken und ohne bemerkenswerter Interzellularen an die Epidermis anschliessen.

28. *Sansevieria*-Arten

Die grünlichweiss gefleckten Blattpartien, die sich an beiden Seiten der Blätter befinden, sind durch ein an Interzellularen reiches und mit stark reduzierten Chloroplasten ausgestattetes Gewebe ausgezeichnet. Die zwischen den weissen Flecken sich befindlichen grünen Blattabschnitte sind dagegen fast frei von Interzellularen und ihre Zellen enthalten normal entwickelte Chloroplasten. Im Deckglaspräparat lässt sich kein Glitzern nachweisen; wegen der dichten Packung der Zellen sowie der körnig strukturierten Kutikula lässt sich die Breite der totalreflektierenden Flächen nicht gut bestimmen. Die Verteilung der Spaltöffnungen lässt sich bereits mit einer Lupe gut beobachten. Im Gegensatz zu allen bisher beobachteten Fällen sind die Spaltöffnungen bei *Sansevieria*-Arten an den weissgefleckten Stellen dichter als an den grünen. Da jede Spaltöffnung auch auf den grünen Blatteilen als ein weisslicher Punkt zu erkennen ist, bekommt man den Eindruck, als ob die weissgefleckten Blatteile eine Folge der hier dichter gelagerten Spaltöffnungen wären. Die Blattquerschnitte lassen einen so einfachen Zusammenhang jedoch nicht erkennen.

29. *Crocus neapolitanus* Hort. ex M o r d a n t (non T e n.)

(Abb. 80 und 81)

An der Blattoberseite befindet sich über der als eine hohle Falte der Spreite ausgebildeten Mittelrippe ein seidig glänzender weisser Streifen. Die Totalreflexion des Lichtes kommt in der subepidermalen, an dem

Hohlraum der Mittelrippe grenzenden Zellschichte zustande. Diese Zellen sind bedeutend grösser als die Epidermiszellen und auch beträchtlich gewölbt. Die totalreflektierenden Flächen gemessen in dem Deckglaspräparat haben eine Breite von etwa 10—13 μ , weshalb bei genügend intensiver Beleuchtung der benetzte Streifen deutlich glitzernd erscheint. Dieses Glitzern kommt jedoch bei trockener Blattoberfläche nicht zum Vorschein, da die viel schmäleren und zahlreicheren sehr langgestreckten Epidermiszellen einerseits als ein Streufilter wirken, anderseits aber der ganzen Blattoberfläche einen bedeutenden seidigen Glanz verleihen.

30. *Zebrina pendula* Schnizl.

(Abb. 9—11, 17, 21, 82—84)

Blätter oberseits mit zwei parallel verlaufenden, breiten, glitzernden, weissen Längsstreifen, jederseits der Mittelrippe verlaufend. Das intensivste Glitzern zeigen junge Blätter von Pflanzen, die feucht und kühl gewachsen sind, während bei welken oder bei alten Blättern die Streifen hell graugrün und fettglänzend werden. Epidermiszellen mehr oder weniger prismatisch, 1—3-schichtig, mit namentlich in Jugendstadium stark vorgewölbten periklinalen Membranen. Kutikula völlig strukturlos und glatt (Abb. 17, 21). Die Totalreflexion findet in den Epidermiszellen der untersten Schichte statt. Scheinwerferzellen stark entwickelt, gross (80—160 μ), mit freiem Auge also noch wahrnehmbar. Ursachen von hellen, glitzernden Flecken: breite totalreflektierende Flächen (Deckglaspräparat: 10—50 μ), starke Wirkung der Scheinwerferzellen und glatte Oberflächenbeschaffenheit der Epidermiszellen. Mit sinkendem Turgor geht das Glitzern reversibel, mit dem Altern des Blattes irreversibel verloren.

Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite vorhanden, ihre Verteilung von der Ausdehnung der hellen Flecke wahrscheinlich nicht unabhängig.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Der Gesamtglanz heller Blattflecke besteht aus dem Glanz der Blattoberfläche und dem Glitzern, das von der im Blattinneren sich befindlichen totalreflektierenden Schichte herrührt.

Damit die Lichtstrahlen ungefähr normal zur Blattoberfläche totalreflektiert werden können, müssen die an die in den Interzellularen eingeschlossene Luft grenzenden Zellwände entsprechend stark gewölbt sein. Dabei muss bei einer prismatisch gestalteten Zelle der Zellendurchmesser mehr als $\frac{3}{4}$ des Krümmungsradius der Innenwand betragen.

Es wurde empirisch festgestellt, dass bei den hellgefleckten Laubblättern ein Glitzern mit dem freien Auge nur dann wahrnehmbar ist, wenn die Breite der totalreflektierenden Flächen mehr als etwa 8 μ beträgt. (Dieser Wert hängt von der Augenempfindlichkeit des Beobachters ab.)

Das Glitzern kann durch die Wirkung besonders gebauter Zellen, die ich Scheinwerferzellen genannt habe, erheblich verstärkt werden. Diese verstärkende Wirkung wird durch die Vereinigung der optischen Achsen zweier sphärischen Krümmungsflächen der Aussenmembranen mit Hilfe von totalreflektierenden Flächen zustande gebracht. Sie ist umso stärker, je näher die zu den beiden Krümmungsflächen zugehörigen Brennpunkte zu liegen kommen. Das Prinzip dieser Wirkung wurde an Hand eines idealisierten Zellmodells erklärt, das durch eine halbkugelförmige Innenwand und eine mehr oder weniger sphärisch gekrümmte Aussenwand gekennzeichnet ist, wobei die beiden Krümmungsmittelpunkte gegenseitig mindestens um $\frac{4}{3}$ des Krümmungsradius der Innenwand entfernt sein müssen. Solches, rein theoretisch aufgebaute Modell stimmte mit den beobachteten Formen der Scheinwerferzellen tatsächlich gut überein.

In Wirklichkeit sind die Verhältnisse jedoch viel komplizierter als diejenigen beim vorgeführten Zellmodell, da die optisch wirksamen Flächen nicht nur der gleichen Zelle, sondern auch verschiedenen Zellen zugehören können (Scheinwerferzellen-Systeme). Dies ist aber auch bei den typischen Scheinwerferzellen oft der Fall.

Von den Faktoren, die das Glitzern herabsetzen, ist vor allem das Vorkommen optischer Inhomogenitäten zu nennen. Diese werden durch die Beschaffenheit der Blattoberfläche (bzw. der Kutikula), durch Membranstrukturen, sowie durch Zelleinschlüsse hervorgerufen.

Die Farbe der hellen Flecke ist vor allem von dem Mengen- bzw. Intensitätsverhältnis des totalreflektierten Lichtes und dem aus dem Mesophyll zurück reflektierten grünen Lichtes abhängig. Änderungen in der Totalreflexion können deshalb bedeutende Veränderungen der Farbe heller Flecke zu Folge haben.

Glanz und Farbe der hellen Flecke sind also keinesfalls einfach nur von der räumlichen Ausdehnung der Interzellularen abhängig, wie das bisher angenommen wurde, sondern von einer beträchtlichen Anzahl von Faktoren (Zellgrösse, Zellform, Zellanordnung im Gewebe, Beschaffenheit der Blattoberfläche und Kutikula, Membranstrukturen, Zelleinschlüsse usw.).

Je nachdem sich die einzelnen Faktoren im Laufe der Blattentwicklung verändern, treten auch entsprechende Änderungen im Aussehen der hellen Blattflecke auf, die reversibel (wie z. B. Turgorschwankungen), meist aber irreversibel (Veränderungen im anatomischen Bau, Vorgänge der Zelldifferenzierung usw.) sind.

Über die Chloroplastenlage und die Spaltöffnungsverteilung wurde folgendes festgestellt:

In den Palisadenhomologen von fünf Pflanzenarten wurde eine besondere, durch die eigenartige Ausbildung von Interzellularen hervorgerufene Chloroplastenlage festgestellt, die als Aktinoescharostrophe bezeichnet wurde.

Es wurde festgestellt, dass bei sämtlichen hellgefleckten Laubblättern an den hellen Partien die Spaltöffnungen beträchtlich spärlicher verteilt sind als an den benachbarten grünen Blatteilen. Dieser Unterschied besteht, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auch bei Pflanzen deren oberseits hellgefleckte Laubblätter die Spaltöffnungen nur an der Blattunterseite besitzen, ist aber etwas weniger ausgeprägt. Einen Ausnahmefall stellt offensichtlich die Gattung *Sansevieria* dar, bei der die Spaltöffnungen an den hellen Flecken dichter verteilt sind als an den grünen Blattabschnitten.

Die während der Untersuchungen bei rund 30 Pflanzenarten vorgefundenen Tatsachen sind in Abschnitt IV. kurz angeführt.

DANKSAGUNGEN

Herrn Prof. Dr. Branimir Marković (Physikalisches Institut der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Fakultät der Universität Zagreb) danke ich herzlichst für die Überprüfung meiner physikalischen Ausführungen.

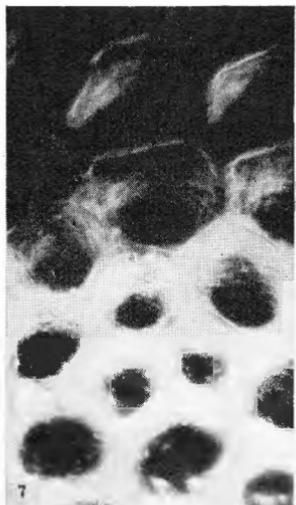
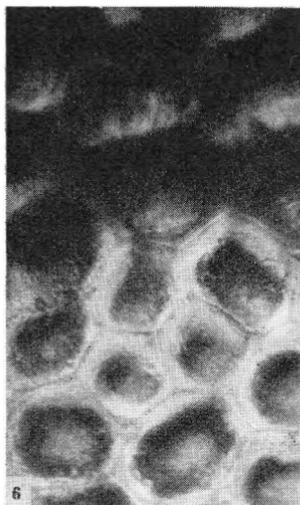
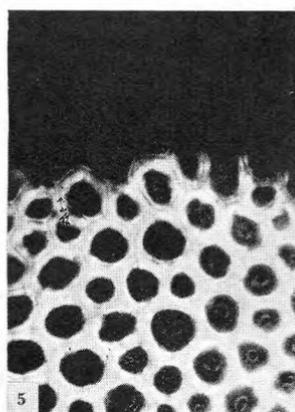
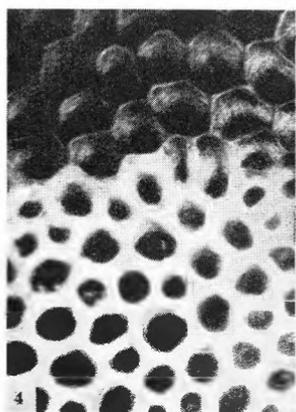
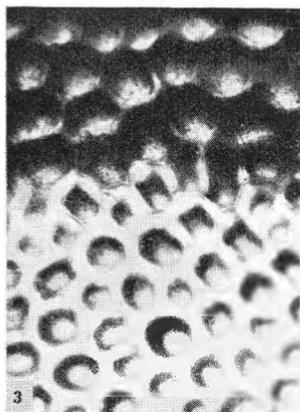
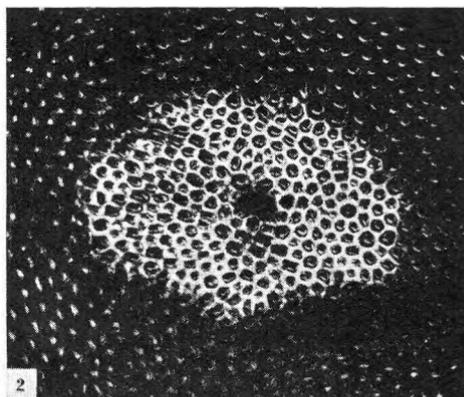
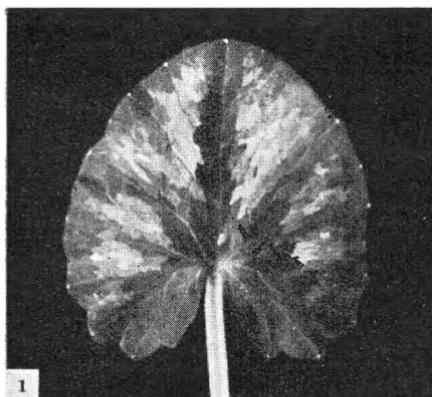
Herrn Prof. Dr. Lothar Geitler, Vorstand des Botanischen Institutes und Gartens der Universität Wien, schulde ich meinen besten Dank für die freundlichste Zusendung von Literatur.

Fräulein Mercedes Wrischer, Assistentin des Institutes »Ruder Bošković«, Zagreb, soll für Ihre bereitwillige technische Mithilfe bei der Ausarbeitung einzelner Mikrophotographien schönsten Dank ausgesprochen werden.

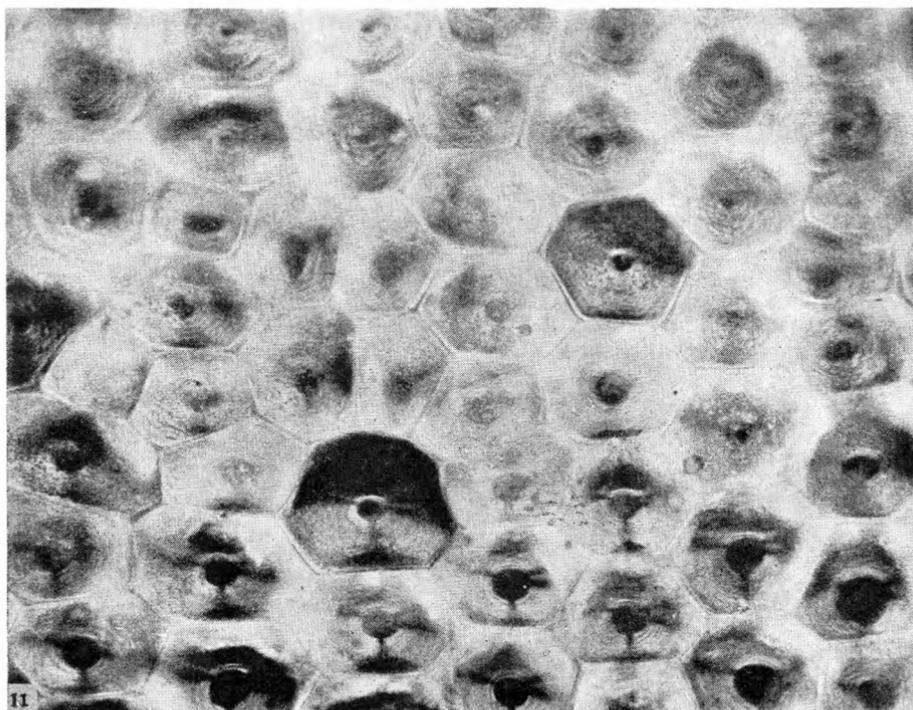
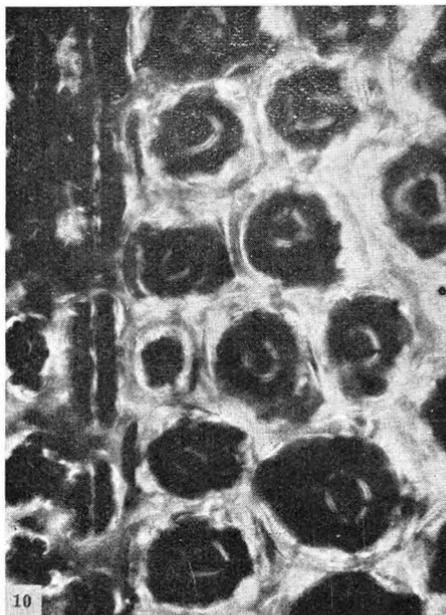
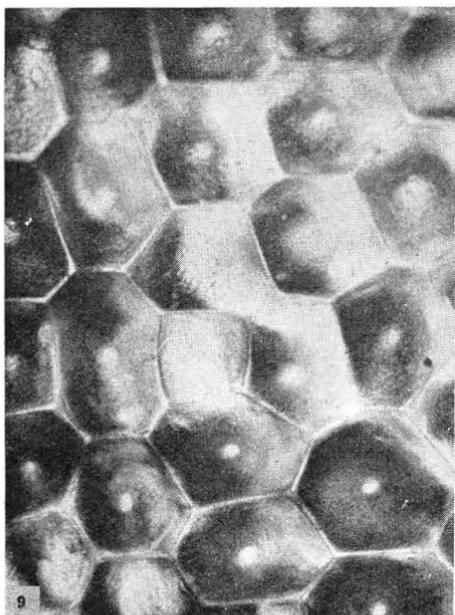
VI. LITERATUR

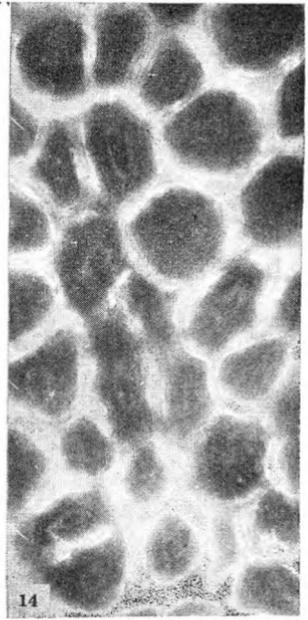
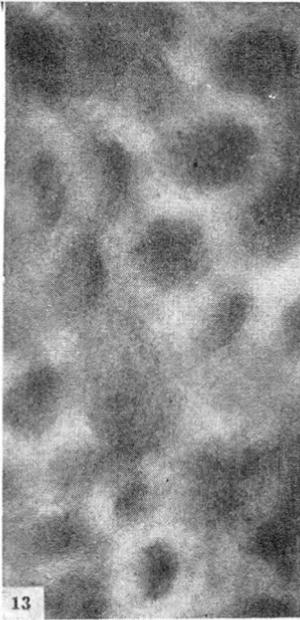
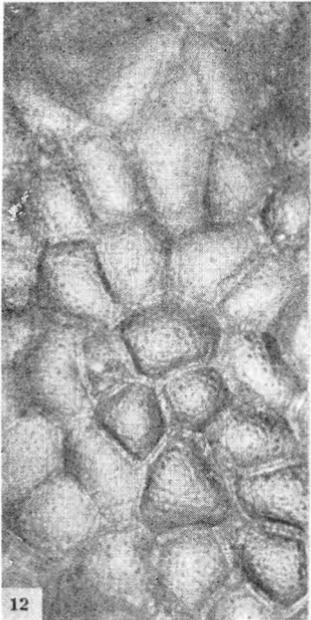
- Bergdolt, B.*: Anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Panachierung und anderer Blattmuster bei Araceen. Z. f. Bot. **43**, 309—340 (1955).
- Brown, R.*: Manual of Botany. London 1874.
- Dalitzsch, M.*: Beiträge zur Kenntnis der Blattanatomie der Aroideen. Bot. Zentralbl. **25**, 153—156, 184—187, 217—219, 249—253, 280—285, 312—318, 343—349 (1886).
- Exner, F. und S.*: Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitzungsber. d. kais. Akad. Wissensch. Wien, mathem.-naturw. Klasse, Abt. I., **119**, 191—245 (1910).
- Gicklhorn, J.*: Notiz über den durch *Chromulina smaragdina* nov. spec. bedingten Smaragdglanz des Wasserspiegels. Arch. f. Protistenkunde, **44**, 219—226 (1922).
- Gistel, R.*: Beziehung zwischen Licht und *Schistostega*-Vorkeim. Ber. Dtsch. bot. Ges. **44**, 483—492 (1926).
- Haberlandt, G.*: Über das Assimilationssystem. Ber. Dtsch. bot. Ges. **4**, 206—236 (1886).
- Haberlandt, G.*: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.
- Haberlandt, G.*: Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. Dtsch. bot. Ges. **22**, 105—119 (1904).

- Haberlandt, G.*: Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.
- Hara, N.*: Study of the Variegated Leaves, with Special Reference to Those Caused by Air Spaces. *Jap. J. Bot.* **16**, 86—101 (1957).
- Hassack, K.*: Untersuchungen über den anatomischen Bau bunter Laubblätter, nebst einigen Bemerkungen, betreffend die physiologische Bedeutung der Buntfärbung derselben. *Bot. Zentralbl.* **28**, 84—85, 116—121, 150—154, 181—186, 211—215, 243—249, 276—279, 308—312, 337—340, 373—375, 385—388 (1886).
- Helmholtz, H. v.*: Handbuch der physiologischen Optik, 3. Aufl., Hamburg 1909.
- Kerner von Marilaun, A.*: Pflanzenleben. I. Bd. Leipzig 1887.
- Köhler, A.*: Allgemeine mikroskopische Optik. In Peterfi's Methodik der wissenschaftlichen Biologie, Bd. I, 203—380, Berlin 1928.
- Küster, E.*: Die Pflanzenzelle. Dritte Aufl. Jena 1956.
- Mathä, A.*: Der Seidenglanz der Kakteenblüthen. *Österr. Bot. Z.* **85**, 81—115 (1936).
- Möbius, M.*: Merkwürdige Zeichnungen auf Marantaceenblättern. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* **36**, 263—270 (1918).
- Möbius, M.*: Die Farbstoffe der Pflanzen. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. I, Teil 1, Bd. III. Berlin 1927.
- Molisch, H.*: Über den Goldglanz von *Chromophyton Rosanoffii* Woronin. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.* **110**, Abt. 1, 354—363 (1901).
- Schanderl H. und Kaempfert W.*: Über die Strahlungsdurchlässigkeit von Blättern und Blattgeweben. *Planta* **18**, 700—750 (1933).
- Schittengruber, B.*: Stomata auf weissen Blattflecken. *Österr. bot. Z.* **190**, 652—656 (1953).
- Senn, I. G.*: Gestalt und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren, Leipzig 1908 (zitiert nach Küster 1956).
- Stahl, E.*: Über bunte Laubblätter. *Extr. d. Ann. d. jard. bot. d. Buit.* **13**, 137—216 (1896).
- Weiss*: Allgemeine Botanik. Wien 1878, I. Bd. (Zitiert nach Hassack, 1886.)
- Westphal, W.*: Physik (Ein Lehrbuch). 7. und 8. Aufl. Berlin 1941.
- Wiebalck, G.*: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Blattzeichnungen in der Gattung *Begonia*. *Z. f. Bot.* **45**, 175—199 (1957).
- Zocher, H. und Reinicke, F.*: Über die Entstehung des Glanzeindrucks. *Zeitsch. f. Physik*, **33**, 12—27 (1925).

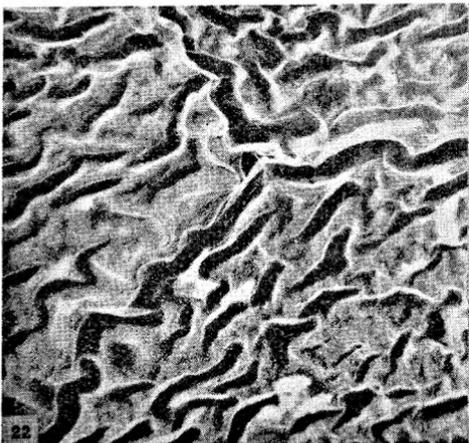
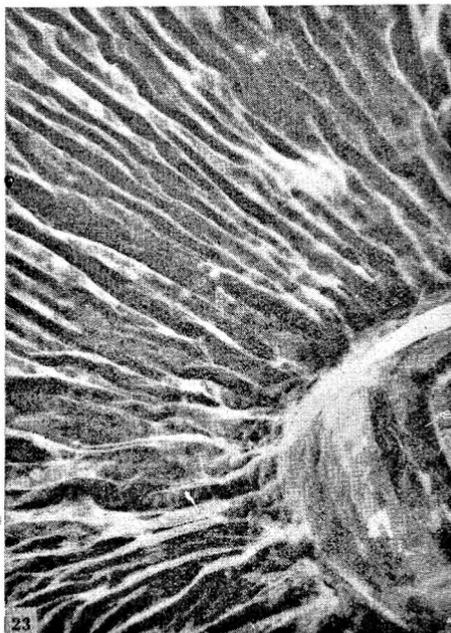
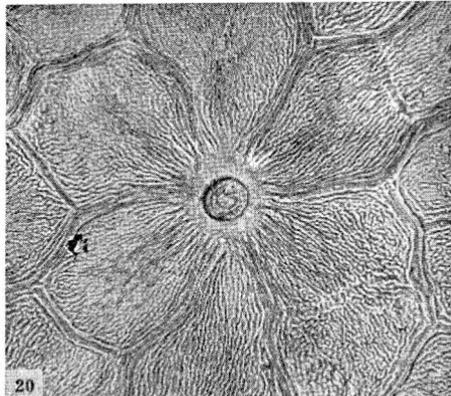
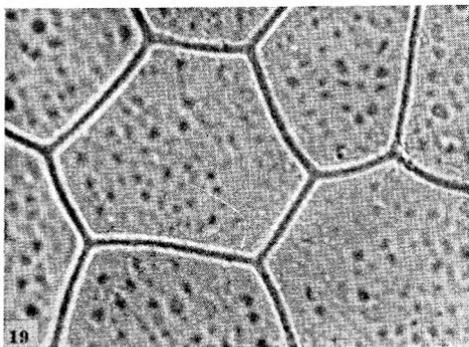
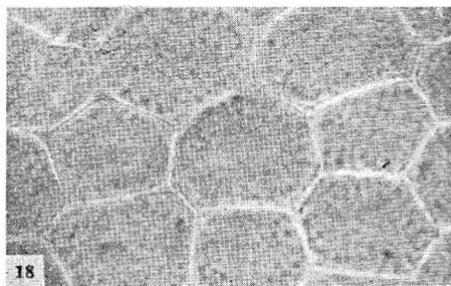
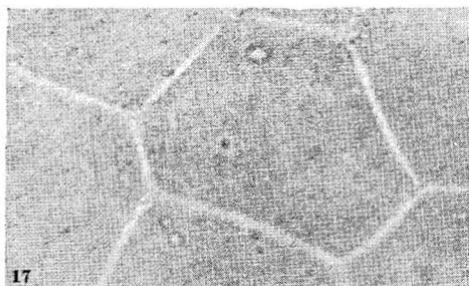


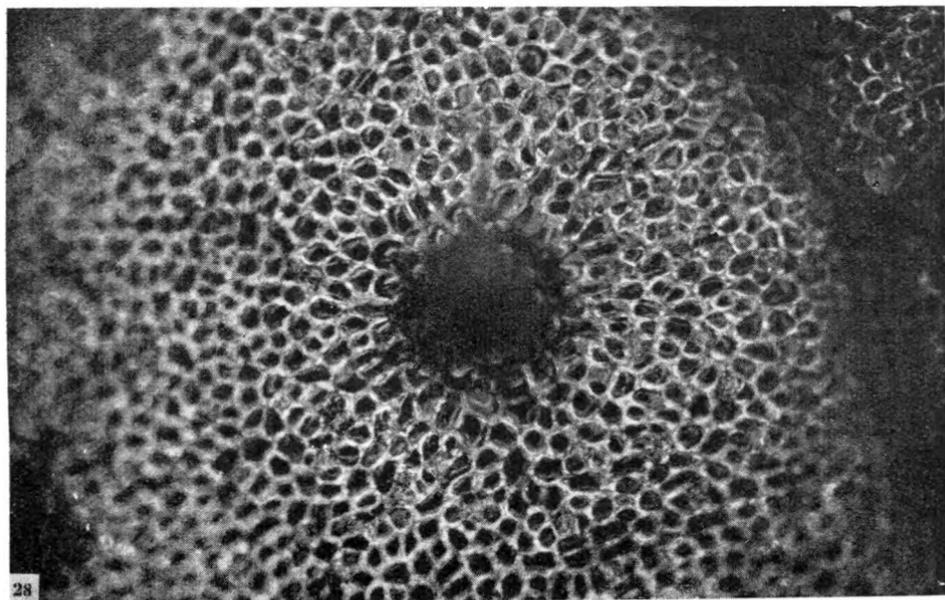
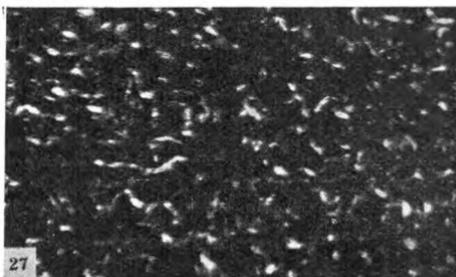
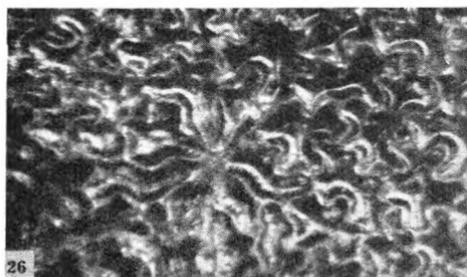
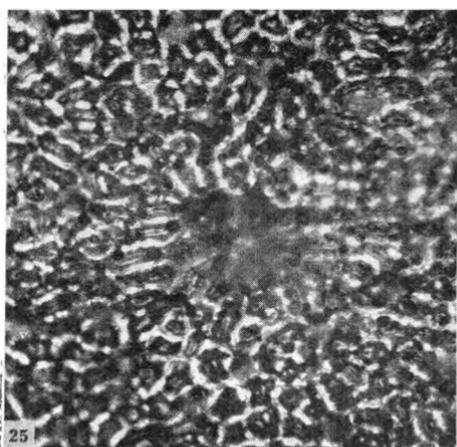
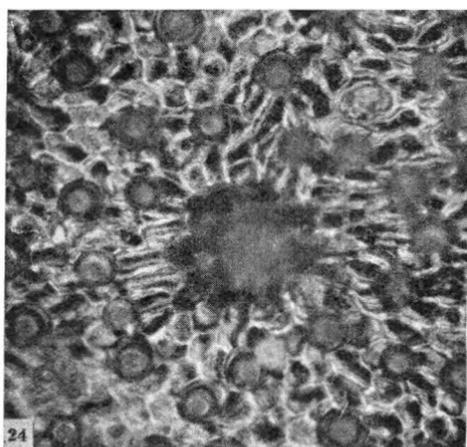
TAFEL II



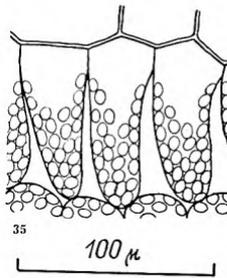
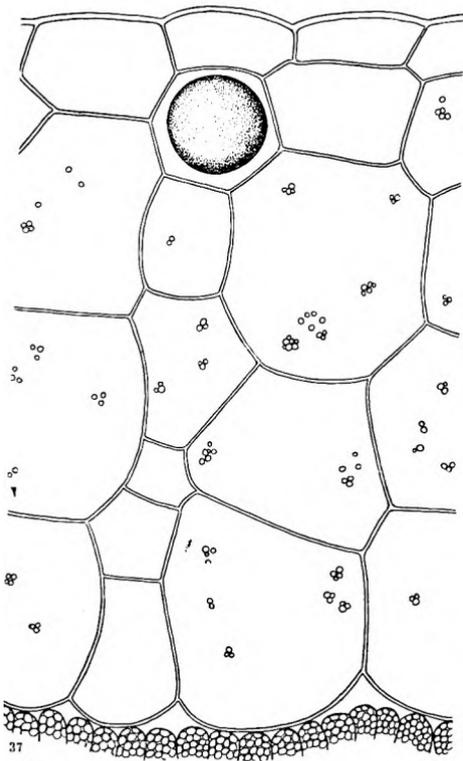
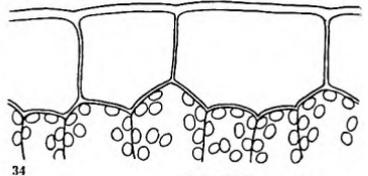
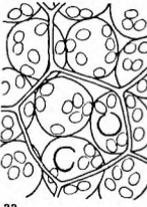
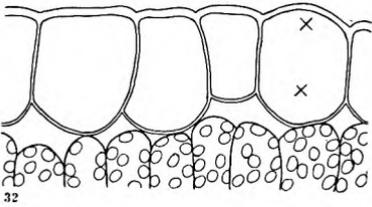
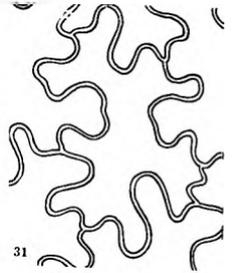
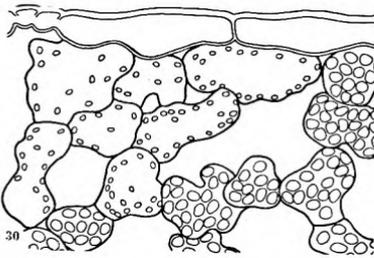
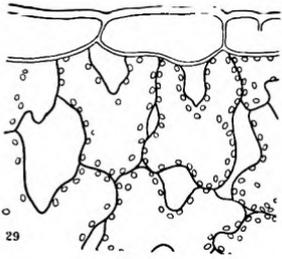


TAFEL IV

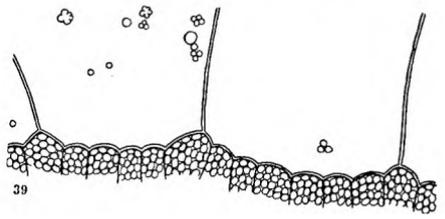
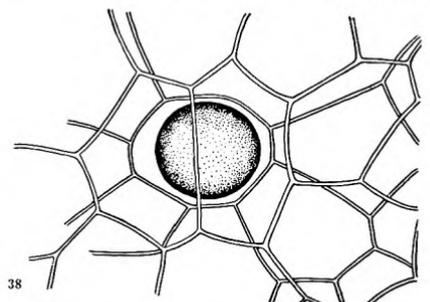
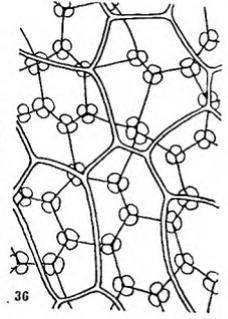


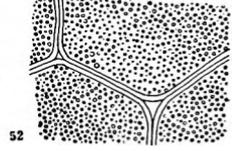
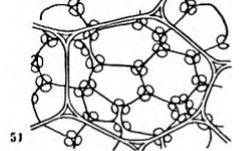
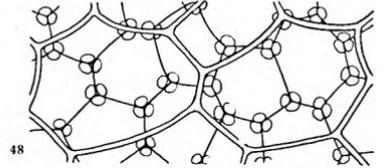
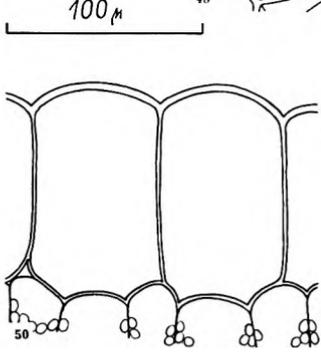
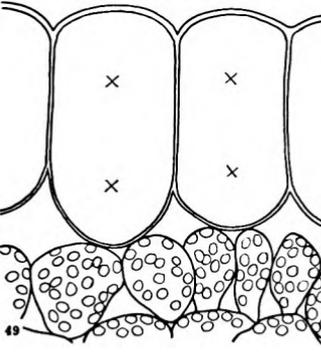
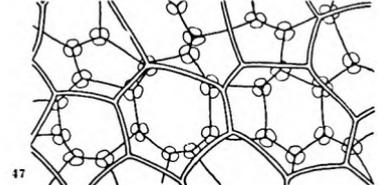
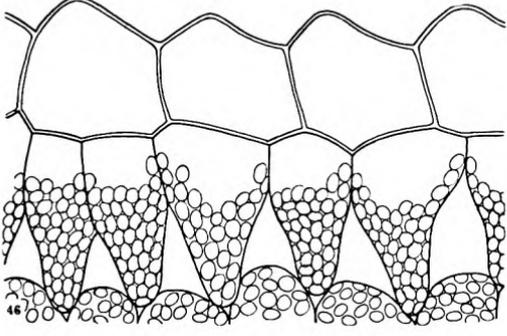
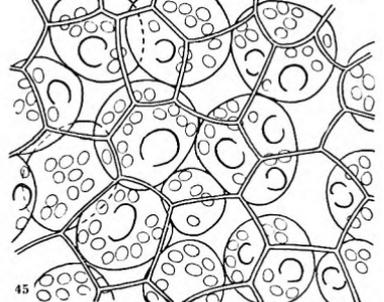
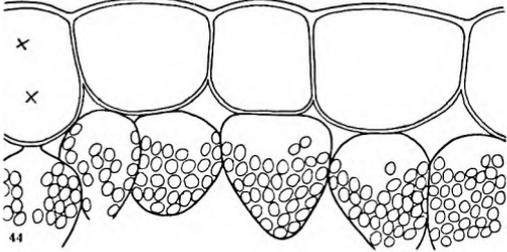
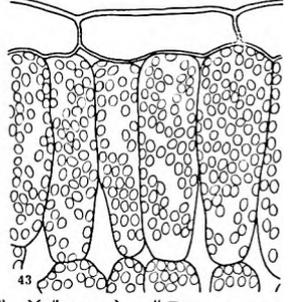
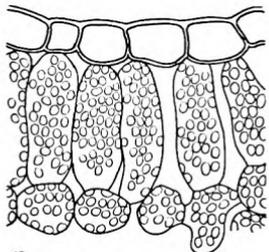
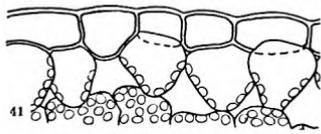
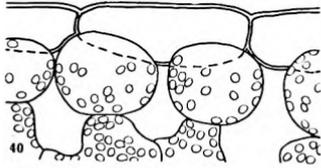


TAFEL VI



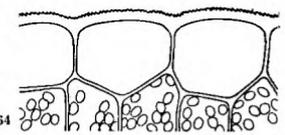
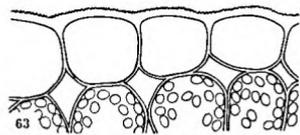
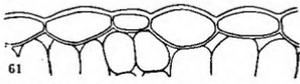
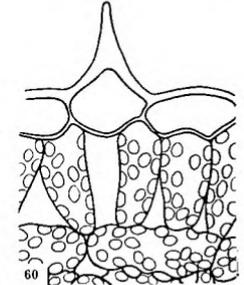
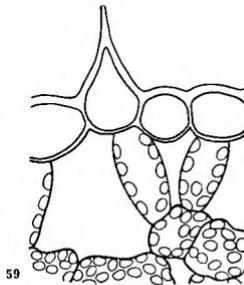
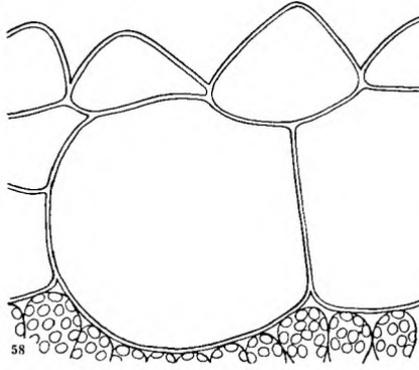
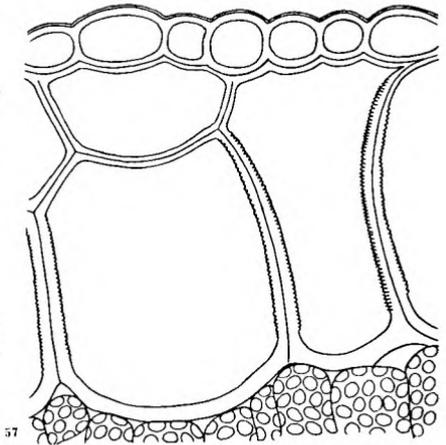
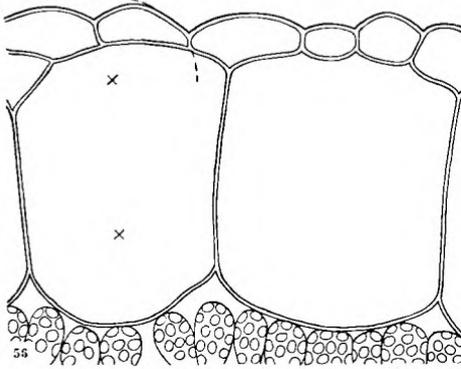
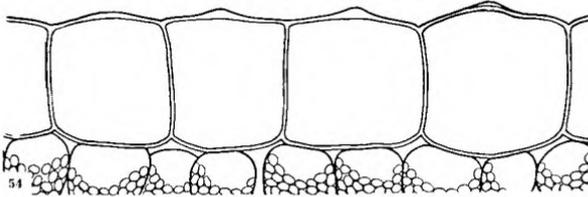
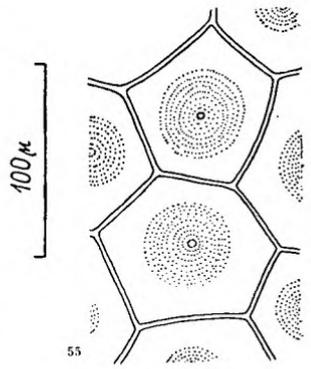
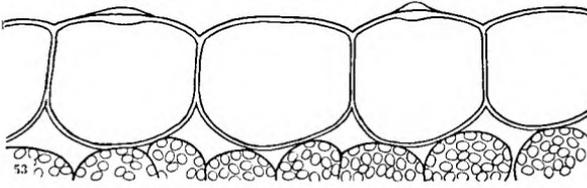
100 μ

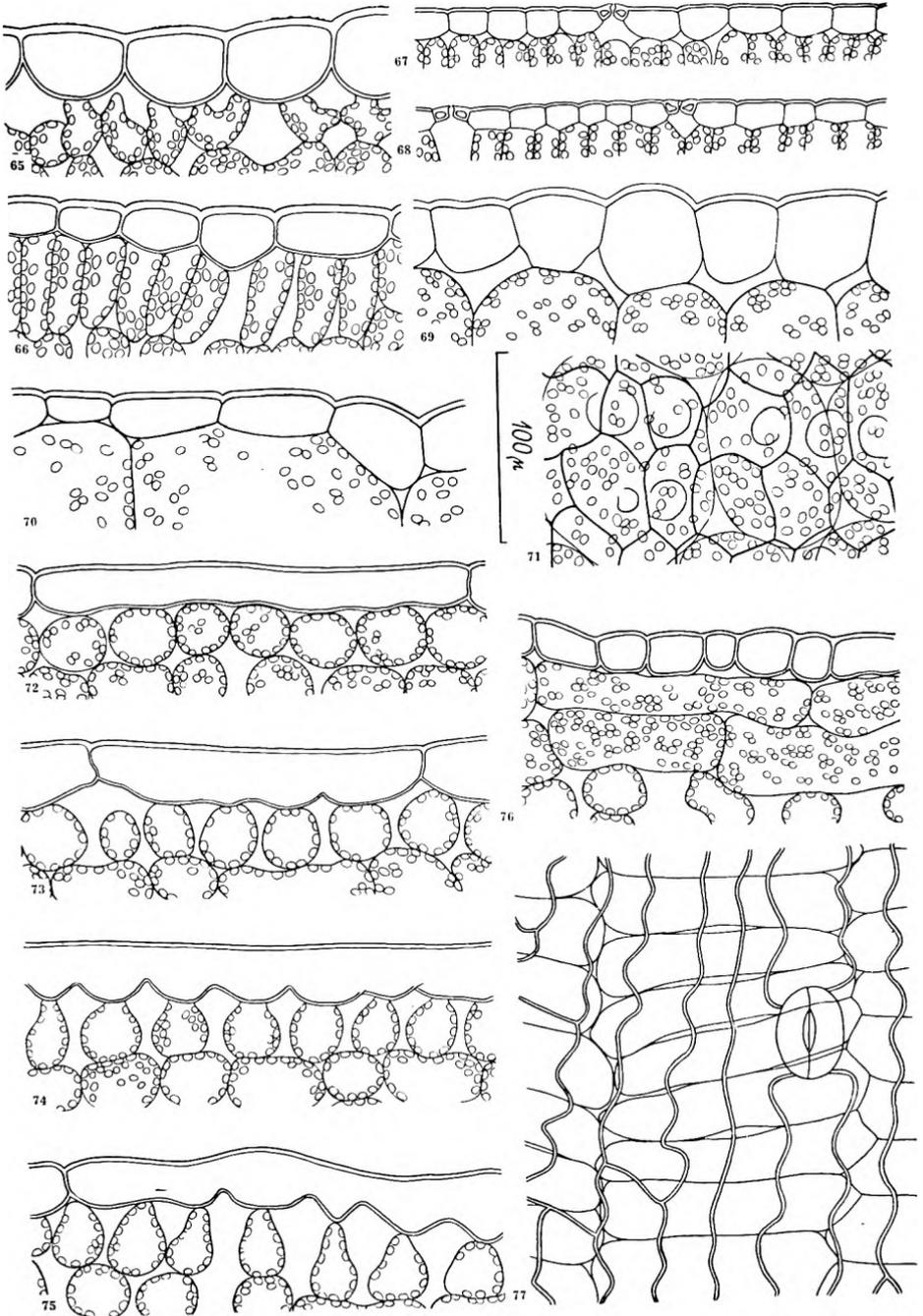




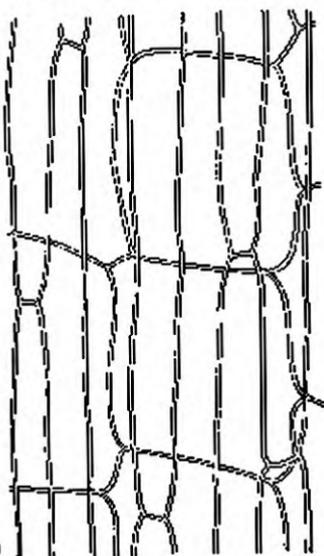
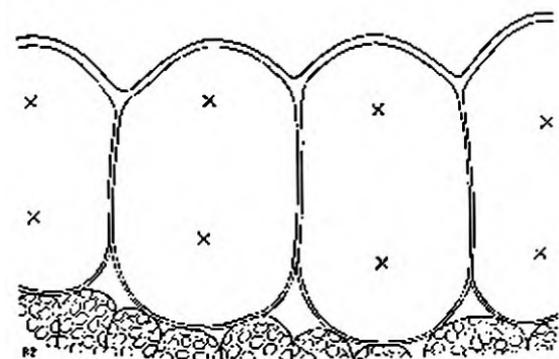
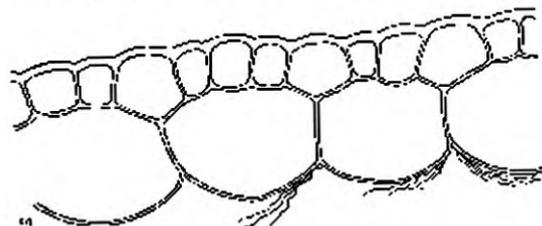
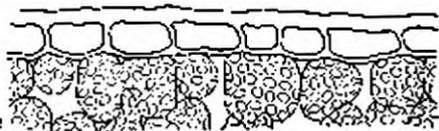
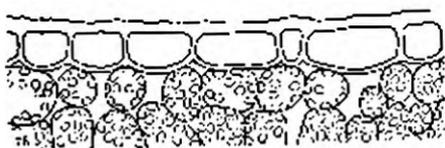
100 μ

TAFEL VIII

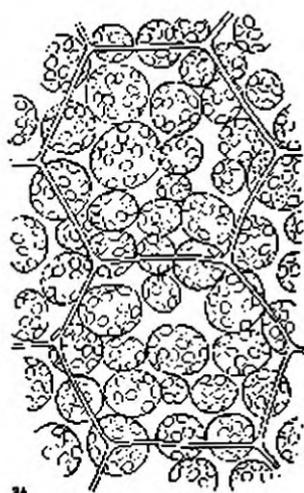
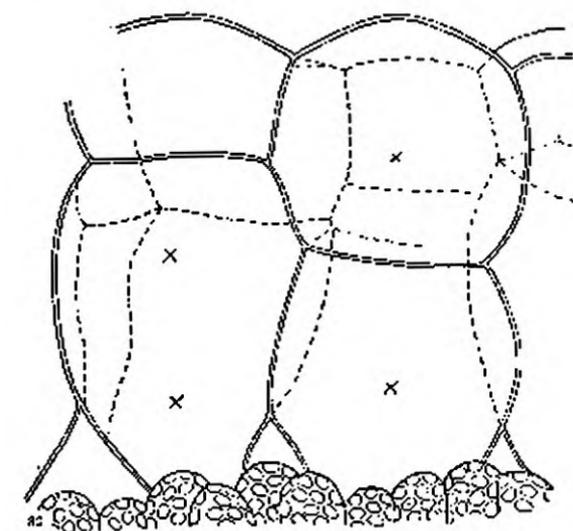




TAFEL X



100 μ



VII. TAFELERKLÄRUNG

- AB — Aussenbeleuchtung
AM — Abbildungsmaßstab
AS — Aufsicht
BL — Blattlängsschnitt
BQ — Blattquerschnitt
DP — Deckglaspräparat
IB — Innenbeleuchtung
× — Bezeichnung des ungefähren
Krümmungsmittelpunktes der
danebenliegenden Fläche

TAFEL I.

- Abb. 1. *Ficaria verna* (Gornji Bukovac, Zagreb). Blatt mit vier Arten von Flecken. Entlang der Mittelrippe ein länglicher schwarzroter Fleck, bedingt durch Anthozyangehalt der Mesophyllzellen (hauptsächlich Palisadenzellen); sämtliche andere Flecke, die ein gelbes, schwach glitzernd gelbes und schwach glitzernd grünes Aussehen haben, werden durch Totalreflexion des Lichtes hervorgerufen. (Ausschnitt aus einer stark nachvergrößerten Aufnahme.) AM 1:1.
- Abb. 2—8. *Begonia albo-picta*.
- Abb. 2. Kleiner heller Fleck mit dem Haar in seiner Mitte. Man sieht deutlich, dass die totalreflektierenden Flächen entlang den antiklinalen Membranen der Epidermiszellen liegen. DP/AB; AM 33:1.
- Abb. 3—8. Die Grenze zwischen dem hellen Fleck und der grünen Blattpartie bei schwächerer und stärkerer Vergrößerung. Abb. 3 und 6: IB; Abb. 4 und 7: AB; Abb. 5 und 8: DP, AB. (Beachte das Verschwinden der Oberflächenreflexe).
AM 150:1. (Abb. 3—5).
AM 300:1 (Abb. 6—8).

TAFEL II.

- Abb. 9—11. *Zebrina pendula*; heller Fleck.
- Abb. 9. IB. Man sieht deutlich die Wirkung der Scheinwerferzellen. Die kleine quadratische Zelle fast durchwegs spiegelnd. (Die hellen Punkte sind Oberflächenreflexe.)
- Abb. 10. DP, AB. Dieselbe Stelle wie in Abb. 9. Durch die über dem Blatt sich befindliche Wasserschicht wurde die Wirkung der Scheinwerferzellen aufgehoben. Man sieht jetzt nur die schmalen, ringförmigen totalreflektierenden Flächen. Beachte besonders das Aussehen der kleinen quadratischen Zelle und vergleiche es mit Abb. 9.
- Abb. 11. AB. Beachte die Abhängigkeit der Wirkung der Scheinwerferzellen von der Lage der Zellachse gegenüber der Beobachtungsrichtung (= optischer Achse des Mikroskopes). Zwei Zellen (links oben und rechts unten von der Mitte des Bildes) sind völlig dunkel, da ihre Achsen mit der optischen Achse des Mikroskopes parallel sind. Die in vielen Zellen sichtbaren dunklen Punkte mit vier strahlenartigen dunklen Fortsätzen sind ein optisches Artefakt, das von den Optikträgern herrührt und sich nicht vermeiden lässt. Es entsteht durch spiegelnden Glanz an der Oberfläche der Aussenwände ebenso wie die hellen Punkte in Abb. 9.
AM 150:1.

TAFEL III.

- Abb. 12—14. *Peperomia sandersii*. Heller Fleck.
 Abb. 12. IB. Oberfläche des Blattes. Die obersten, kleinen Epidermiszellen wirken zusammen mit den darunter liegenden Epidermiszellen als Scheinwerferzellen-Systeme.
 Abb. 13. Wie Abb. 12, dieselbe Stelle bei tiefer Einstellung. Man sieht die totalreflektierenden Flächen der untersten Epidermiszellschichte. Wegen optischen Inhomogenitäten der Blattoberfläche ist das Bild trübe und unscharf.
 Abb. 14. DP, AB. Wie Abb. 13. Durch die Wasserschichte sind die Wirkungen der totalreflektierenden Flächen bei weitem aufgehoben; das Bild ist wesentlich deutlicher.
 AM 150:1.
- Abb. 15—16. *Cyclamen purpurascens*. Grenze zwischen dem hellen Fleck und der grünen Blattpartie.
 Abb. 15. AB. Man erkennt deutlich die Kutikularfalten und die durch ihre lichtstreuende Wirkung deutlich herabgesetzte Spiegelung der totalreflektierenden Epidermiszellflächen.
 Abb. 16. DP, AB. Die gleiche Stelle wie in Abb. 15. Durch die über dem Blatt sich befindliche Wasserschichte wird die Blattoberfläche optisch homogenisiert, weshalb die Spiegelung der totalreflektierenden Flächen jetzt voll zur Geltung kommt.
 AM 300:1.

TAFEL IV.

Abdrücke der über den hellen Flecken liegenden Epidermisoberfläche verschiedener Pflanzen.

- Abb. 17—20. Nitrozelluloseabdrücke im Lichtmikroskop (Durchlicht).
 Abb. 17. *Zebrina pendula* (nahezu strukturlos).
 Abb. 18. *Begonia rex* »Fee« (zart punktiert).
 Abb. 19. *Peperomia sandersii* (deutlicher punktiert).
 Abb. 20. *Cyclamen purpurascens* (scharf und dicht ausgebildete Kutikularfalten).
 AM 300:1 (Abb. 17—20).
- Abb. 21—23. Nitrozellulose-Kohleabdrücke, bedampft mit Manganin. (Aufgenommen im Institut »Ruder Bošković«, Zagreb).
 Abb. 21. *Zebrina pendula* (fast strukturlos).
 Abb. 22. *Cyclamen purpurascens* (Kutikularfalten unregelmässig, ohne bevorzugte Richtung).
 Abb. 23. *Cyclamen purpurascens* (Basis eines Trichoms mit der um sie radiär verlaufenden Kutikularfalten).
 Elektronenmikroskopische Aufnahmen.
 AM 3.500:1 (Abb. 21—23).

TAFEL V.

- Abb. 24—25. *Pulmonaria maculosa*; heller Fleck, in der Mitte ein grösseres Trichom.
 Abb. 24. IB. Die rundlichen Gebilde sind spitzige Papillen.
 Abb. 25. AB. Dieselbe Stelle wie Abb. 24. DP. Durch die Wasserschichte werden sämtliche Reflexe der Blattoberfläche nahezu ausgelöscht. Die totalreflektierenden Flächen sind klein und zerstreut.
 AM 150:1.

- Abb. 26—27. *Ranunculus lanuginosus*; — heller Fleck.
 Abb. 26. IB.
 Abb. 27. AB. DP. Dieselbe Stelle wie in Abb. 26. Die totalreflektierenden Flächen sind klein und zerstreut.
 AM 150:1.
 Abb. 28. *Cucurbita pepo*; heller Fleck mit Haarbildung (in der Mitte) und Leitbündel (rechts). AB. Zellen klein, totalreflektierende Flächen sehr schmal.
 AM 150:1.

TAFEL VI.

- Abb. 29—31. *Pteris cretica* var. *albolineata*.
 Abb. 29. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 30. Grenze zwischen dem hellen Fleck und dem grünen Teil des Blattes. (Beachte den Unterschied in der Grösse der Plastiden.) BQ.
 Abb. 31. Obere Blattepidermis des hellen Fleckes; AS.
 Abb. 32—36. *Pilea cadieri*.
 Abb. 32. Heller Fleck; BQ.
 (Rechts eine schwach ausgebildete Scheinwerferzelle).
 Abb. 33. Heller Fleck; AS.
 Abb. 34. Grüne Blattpartie; BQ.
 Abb. 35. Palisandenhomologen der grünen Blattpartie; BQ.
 Abb. 36. Grüne Blattpartie; AS.
 Beachte die Lage der Plastiden (Aktinoescharostrophe).
 Abb. 37—39. *Peperomia sandersii*.
 Abb. 37. Heller Fleck; BQ. (Oben eine Ölzelle, in den übrigen Epidermiszellen Stärkekörner.)
 Abb. 38. Heller Fleck. AS.
 Abb. 39. Grüne Blattpartie: Anschluss der Palisandenzellen an die Epidermis. BQ.

TAFEL VII.

- Abb. 40—43. *Ficaria verna* (Gornji Bukovac, Zagreb).
 Abb. 40. Gelber Fleck; BQ.
 Abb. 41. Schwach glitzernder gelber Fleck; BQ.
 Abb. 42. Schwach glitzernder grüner Fleck; BQ.
 Abb. 43. Grüne Blattpartie; BQ.
 Abb. 44—47. *Begonia rex*.
 Abb. 44. Heller Fleck; BQ. (Links eine Scheinwerferzelle).
 Abb. 45. Heller Fleck; AS. Beachte die Lage der Plastiden in den Palisandenzellen und die Berührungsflächen zwischen den Epidermiszellen und den Palisandenzellen.
 Abb. 46. Grüne Blattpartie; BQ.
 Abb. 47. Grüne Blattpartie; AS.
 Beachte die Lage der Chloroplasten (Aktinoescharostrophe).
 Abb. 48. *Begonia rex* »Fee«. Rotgrüne Blattpartie; AS. Chloroplasten in Aktinoescharostrophe.
 Abb. 49—52. *Begonia lucerna*.
 Abb. 49. Heller Fleck, Scheinwerferzellen. BQ.
 Abb. 50. Grüne Blattpartie. BQ.
 Abb. 51. Grüne Blattpartie; AS.
 Abb. 52. Die Aussenwandstruktur (Kalziumoxalateinlagerungen) der Epidermiszellen über dem hellen Fleck eines alten Blattes. (Bei jungen Blättern ist die Membran optisch homogen.)

TAFEL VIII.

- Abb. 53—55. *Begonia dregei*.
 Abb. 53. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 54. Rotgrüne Blattpartie; BQ.
 Abb. 55. Obere Blattepidermis; AS. Beachte die linsenförmigen Verdickungen in der Aussenwand der Epidermiszellen.
- Abb. 56—58. *Begonia heracleifolia* var. *nigricans*.
 Abb. 56. Heller Fleck eines jungen Blattes; BQ.
 Abb. 57. Blattpartie des ehemaligen hellen Fleckes eines alten Blattes. Beachte die verdickten Membranen. BQ.
 Abb. 58. Grüne Partie des jungen Blattes. BQ.
- Abb. 59—60. *Pulmonaria maculosa*.
 Abb. 59. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 60. Grüne Blattpartie; BQ.
- Abb. 61—62. *Trifolium pratense*.
 Abb. 61. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 62. Grüne Blattpartie; BQ.
- Abb. 63—64. *Cyclamen purpurascens*.
 Abb. 63. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 64. Grüne Blattpartie; BQ.

TAFEL IX.

- Abb. 65—66. *Lamium maculatum*.
 Abb. 65. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 66. Grüne Blattpartie; BQ.
- Abb. 67—68. *Cucurbita pepo*.
 Abb. 67. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 68. Grüne Blattpartie; BQ.
- Abb. 69—71. *Scilla violacea*.
 Abb. 69. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 70. Grüne Blattpartie; BQ.
 Abb. 71. Heller Fleck; AS.
- Abb. 72—77. *Erythronium dens-canis*.
 Abb. 72. Heller Fleck; BL, median, 1. Abschnitt.
 Abb. 73. Heller Fleck; BL, median, 2. Abschnitt.
 Abb. 74. Heller Fleck, BL, median, 3. Abschnitt.
 Abb. 75. Heller Fleck, BL, median, 4. Abschnitt.
 Abb. 76. Heller Fleck, BQ, transversal.
 Abb. 77. Heller Fleck. AS.

TAFEL X.

- Abb. 78—79. *Smilax aspera*.
 Abb. 78. Heller Fleck; BQ.
 Abb. 79. Grüne Blattpartie; BQ.
- Abb. 80—81. *Crocus neapolitanus*; weisser Streifen über der »Mittelrippe«.
 Abb. 80. BQ.
 Abb. 81. AS.
- Abb. 82—84. *Zebrina pendula*.
 Abb. 82. Heller Fleck eines ganz jungen Blattes. Typische Scheinwerferzellen. BQ.
 Abb. 83. Heller Fleck eines erwachsenen Blattes. Veränderte Scheinwerferzellen; BQ.
 Abb. 84. Heller Fleck; AS.

SADRŽAJ

PRILOZI POZNAVANJU GRAĐE SVIJETLOPJEGAVOG LIŠĆA

Z. Devidé

(Iz Botaničkog instituta Sveučilišta u Zagrebu)

Poznata je činjenica da su uzrok svijetlih pjega na zelenom lišću intercelularni prostori ispunjeni zrakom, koji zbog pojava totalne refleksije svjetlosti daju dojam bijelo obojenih tvorevina. Temeljna istraživanja izvršio je Hassack (1886), koji je došao do zaključka, da velike, plosnate intercelularne lakune uzrokuju na zelenom lišću srebrne mrlje, a mali intercelularni prostori sive do sivozelene, odnosno — uz nedostatak klorofila — bijele pjege. To je mišljenje općenito prihvaćeno pa se održalo sve do danas.

Polazeći sa stanovišta geometrijske optike posumnjao sam u potpunu ispravnost tog shvaćanja. Orijentacijski radovi na većem broju objekata potvrdili su opravdanost mojih sumnji i donijeli zanimljive podatke, koji su mi dali pobudu za daljnja i iscrpnija istraživanja. Glavnu sam pažnju posvetio istraživanju uzroka sjaja, a time i boje svijetlih pjega. Kod toga sam se ograničio samo na fizičku stranu tih pojava.

Uporedo s ovim radovima istražio sam položaj plastida u asimilacijskom parenhimu kao i raspodjelu puči na svijetlim i zelenim dijelovima pjegavih listova. Izvršena istraživanja dala su ove rezultate:

Ukupni sjaj svijetlih pjega zelenih listova sastoji se od sjaja površine lista te blistanja, koje uzrokuju pojave totalne refleksije u unutrašnjosti lista.

Svjetlost se može totalno reflektirati u smjeru približno okomitom na površinu lista samo u određenim stanicama. To su takve stanice, čija je unutrašnja stijenka, koja graniči sa zrakom ispunjenim intercelularnim prostorima, dovoljno jako izbočena. Kod prizmatičnih stanica to je onda, kada veličina polumjera stanice iznosi više od $3/4$ dužine polumjera zakrivljenosti unutarnje membrane.

Empirički je utvrđeno, da se blistanje svijetlopegavih listova može zamijetiti prostim okom samo onda, ako širina ploha, koje svjetlost totalno reflektiraju u oko promatrača, iznosi više nego približno 8μ . (Ta vrijednost ovisi međutim od osjetljivosti oka promatrača.)

Blistanje se može znatno pojačati djelovanjem stanica posebnog oblika, koje sam nazvao reflektorskim stanicama. To djelovanje uvjetovano je spajanjem dviju optičkih osi, koje pripadaju dvjema različitim zakrivljenim površinama vanjskih membrana, pomoću pojava totalne refleksije na unutarnjim membranama. Ono je to jače što se oba žarišta međusobno više približe. Princip tog djelovanja protumačio sam na idealiziranom modelu reflektorske stanice. Model je definiran polukuglastom unutarnjom membranom te sferički više ili manje zakrivljenom vanjskom membranom uz uvjet, da su središta obiju zakrivljenih ploha međusobno udaljena barem za $\frac{4}{3}$ polumjera zakrivljenosti unutrašnje membrane. Takav teoretski konstruirani model dobro se podudara s oblikom promatranih reflektorskih stanica. U biljnim su stanicama odnosi mnogo složeniji nego kod spomenutog modela, budući da zakrivljene plohe, od kojih ovisi djelovanje, ne moraju pripadati istoj stanici već različitim stanicama (reflektorski stanični sistemi). Međutim i kod tipičnih reflektorskih stanica dolazi bez sumnje često do zajedničkog djelovanja pojedinih susjednih stanica.

Razne optičke nehomogenosti mogu oslabiti blistanje svijetlih pjega. Od faktora koji uzrokuju te nehomogenosti treba spomenuti hrapavost površine lista odn. kutikule, strukture membrana, kao i razne stanične uklopine.

Boja svijetlih pjega ovisi prvenstveno o omjeru intenziteta bijele, totalno reflektirane svjetlosti i zelene svjetlosti, koju reflektira mezofil. Promjene uvjeta totalne refleksije mogu stoga znatno promijeniti boju svijetlih pjega.

Sjaj i boja svijetlih pjega dakle nipošto ne ovise samo o prostornoj konfiguraciji intercelularnih prostora, kao što se to dosad mislilo, nego o većem broju faktora (veličina, oblik i raspored stanica, svojstva površine lista odn. kutikule, membranskih struktura, staničnih uklopina i t. d.).

Već prema promjenama pojedinih činilaca u toku razvoja lista nastupaju i promjene u izgledu svijetlih pjega, koje mogu biti reverzibilne (kao n. pr. kod promjene turgora), a češće ireverzibilne (promjene u anatomske građi, procesi stanične diferencijacije i sl.).

U asimilacijskom parenhimu kod pet vrsta biljaka nađen je posebni, dosad nezabilježeni položaj kloroplasta, uzrokovan osebujnim oblikom intercelulara, koji zbog zvjezdolikog oblika možemo nazvati aktinoesharostrofom.

Utvrđeno je, da su kod listova svih istraženih objekata na svijetlim pjegama puči znatno rjeđe raspodijeljene nego na zelenim dijelovima listova. Ta razlika postoji, izuzev malobrojne iznimke, i kod biljaka čiji su listovi pjegavi s gornje strane, a imaju puči samo na donjoj strani, iako je ta razlika ovdje nešto manje izrazita. Iznimku čini očito rod *Sansevieria*, kod kojeg su puči na svijetlim dijelovima listova gušće raspodijeljene nego na zelenim odsječcima listova.

Činjenice, koje sam utvrdio kod istraženih tridesetak biljnih vrsta pregledno sam prikazao u IV. poglavlju originalnog teksta.