Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 65 (1955)

Artikel: Über die Ultraviolettdurchlässigkeit von Blattepidermen

Autor: Lautenschlager-Fleury, Dagmar

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-45987

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über die Ultraviolettdurchlässigkeit von Blattepidermen

Von *Dagmar Lautenschlager-Fleury*

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel)

Eingegangen am 19. Januar 1955

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	343
Das ultraviolette Sonnenspektrum	346
Künstliche Ultraviolettquellen	347
Methode	347
1. Die Präparation der Epidermis	348
2. Die Transparenzbestimmung	348
3. Fehlerquellen	349
4. Versuchspflanzen	350
5. Die Darstellung der Meßresultate	350
Experimentelle Ergebnisse	350
A. Spezielle Untersuchungen an *Vicia Faba*	350
1. Kurve der normalen Epidermistransparenz	350
2. Durchlässigkeitsänderung während der natürlichen Blattalterung	352
3. Saisonbedingte Durchlässigkeitsänderung	353
4. Kurzfristige Transparenzschwankungen	354
5. Experimentelle Erzeugung des höchsten Transparenzwertes	355
6. Der niedrigste Transparenzwert bei *Vicia Faba*	356
7. Einfluß des ultravioletten und des sichtbaren Lichtes	357
8. Transparenz von Zellwänden und Zellsaft	359
9. Zellsafttransparenz und CO_2-Assimilation	360
10. Zusammenfassung der Untersuchungen an *Vicia Faba*	361
B. Epidermistransparenz anderer Pflanzen	362
1. Verhältnis von oberer Blattepidermis zu unterer Blattepidermis	362
2. Variabilität der Epidermistransparenz	364
3. Einfluß der Kutikula auf die Epidermistransparenz	366
C. Epidermistransparenz von Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte	368
1. Durchschnittstransparenz von Schattenpflanzen	369
2. Durchschnittstransparenz von Sonnenpflanzen	370
3. Durchschnittstransparenz von mediterranen Sonnenpflanzen	371
4. Durchschnittstransparenz von Alpenpflanzen	372
5. Vergleichende Betrachtungen	374
Zusammenfassung	376
Literatur	378
Anhang: Tabellen der Transparenzwerte	381

Einleitung

Einflüsse des strahlungsreichen Alpenklimas auf den Habitus und die Entwicklung bestimmter Pflanzen wurden schon Ende des letzten Jahrhunderts sehr ausführlich von Bonnier (1888) untersucht. Seine

Versuchspflanzen im Hochgebirge und im Tiefland zeigten deutlich eine Abhängigkeit ihrer Wuchsform, Blattausbildung und Blattfunktion von den speziellen Faktoren des Alpenklimas, vor allem der gesteigerten Lichtintensität (siehe auch: Lohr, 1919).

Anatomische und physiologische Veränderungen bei Alpenpflanzen infolge von ultravioletten Strahlungseinflüssen wurden von Pirschle (1941) erforscht. Er bestrahlte seine Versuchspflanzen in Klimakammern mit künstlichen Ultraviolettquellen. Alpenpflanzen erwiesen sich dabei gegenüber mittelwelligem Ultraviolett von 280 bis 320 mμ resistenter als Tieflandgewächse, während die Bestrahlung mit langwelligem Ultraviolett von 320 bis 400 mμ für beiderlei Pflanzen keinerlei Schädigung zur Folge hatte.

Zahlreiche Autoren, wie Gilles (1932), Single (1936), Masure (1932) und Hügi (1942), untersuchten die Wirkung von Ultraviolettstrahlen auf Samen und Keimpflanzen. Ihre Versuche ergaben, daß gewisse keimungsstimulierende Wirkungen bei optimalen Strahlendosen möglich sind.

Benedict (1934—1935) erkannte, daß der Calciumgehalt und damit das Trockengewicht der Pflanze nur im spektralen Bereich von 290—310 mμ ansteigen, während eine Bestrahlung mit kürzeren Wellenlängen eine Wachstumshemmung ausübt.

Eine Atmungssteigerung durch kurzwellige Bestrahlung beobachtete Montfort (1950) an Spinatblättern.

Ursprung und Blum (1917) konnten die schädliche Wirkung von Ultraviolettstrahlen an der Änderung der osmotischen Zelleigenschaften zeigen. Sie bestrahlten Blätter mit Quecksilberdampflampen und stellten an Quer- und Längsschnitten die Strahlungswirkung mittels Plasmolyse und anschließender Deplasmolyse fest. Auf diese Weise fanden sie eine *Schutzwirkung der Epidermisaußenwand,* speziell der *Kutikula,* für das darunterliegende Mesophyll.

In neuerer Zeit verwendete Biebl (1942) ebenfalls die osmotischen Eigenschaften der Zelle zu seinen Untersuchungen über die Strahlenresistenz von inneren und äußeren Epidermen verschiedener Schuppen von *Allium cepa.*

Seemann (1950) stellte bei seinen Arbeiten über den Einfluß der Ultraviolettbestrahlung auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas fest, daß die Epidermis verschiedener untersuchter Pflanzen eine stark filtrierende Eigenschaft für die kurzwelligen ultravioletten Strahlen aufweist.

Verschiedentlich wurde der Einfluß des ultravioletten Lichtes auf die Pflanzenzelle auch direkt im Mikroskop beobachtet oder photographiert. So hat Schulze (1910) seine Versuchsobjekte mit dem Köhlerschen Monochromator bestrahlt. Gleichzeitige mikroskopische Beobachtungen ergaben, daß das Licht der Magnesiumlinie (280 mμ) zerstörend

auf die Zelle wirkt; die Protoplasmaströmung setzt aus, und in den Zellmembranen entstehen Knickungen infolge von Spannungsunterschieden.

Im Bereich des langwelligen Ultravioletts von 350 bis 400 mμ hat Metzner (1930) die Absorptionserscheinungen lebender Zellen mit Hilfe von Photographien mikroskopischer Präparate untersucht. Seine Aufnahmen belegen, daß die Kutikularschichten für diesen Wellenbereich wenig durchlässig sind. Besonders starke Absorption findet sich aber vor allem *im Zellsaft der Epidermis:* sie ist auf Gerbstoffe und Flavone zurückzuführen.

Andere Methoden zur Messung der Strahlungstransparenz von Blattgeweben wendeten Schanderl (1933) und Seybold (1932) an, wobei eine Filterwirkung der Epidermis an verschiedenen Pflanzen festgestellt wurde.

Bünning (1947) untersuchte den Ultraviolettschutz der Blätter in den tropischen Gebieten von Sumatra. Da in äquatorialen Breiten die Ozonschicht von geringerer Dichte ist als in gemäßigten Zonen, erreicht die kurzwellige Strahlung dort ähnliche Intensitäten wie bei uns im Hochgebirge. Seine Beobachtungen und Versuche zeigten, daß auch tropische Pflanzen, die dem Sonnenlicht ausgesetzt sind, über einen epidermalen Strahlenschutz verfügen, während Urwald-Schattenpflanzen im direkten Licht große Strahlenschädigungen erleiden. Bünning folgert daraus, daß *gewisse Substanzen des Epidermiszellsaftes* wie auch der *Zellmembran* durch ihre Absorptionsfähigkeit einen wirksamen, unentbehrlichen Ultraviolettschutz darstellen.

Nachdem die Filterwirkung der Epidermis und der Kutikula erkannt worden waren, extrahierten Wuhrmann und Meyer (1941) die Kutin- und Wachsschichten und prüften sie spektroskopisch auf ihre Ultraviolettdurchlässigkeit. Es ergab sich, daß sowohl Wachs als auch Kutin in einer 1 bis 2 μ dicken Kutikula eine Schwächung der Ultraviolettstrahlen um das 1,1- bis 1,5fache bewirken.

Von einer völlig andern Seite der Strahlungsphysiologie her versuchte Montfort (1950 *a, b, c, d;* 1952 *a, b*) in seinen verschiedenen Arbeiten über die Lichteinwirkung auf den Chlorophyllgehalt, die Frage der epidermalen Filterwirkung zu lösen. Je nach der Reaktion des Mesophylls auf die Bestrahlung mit maximalem Tageslicht unterschied er zwei Grundtypen: beim «photostabilen Typ» steigt der Chlorophyllgehalt der Fläche mit dem Lichtfaktor an, beim «photolabilen Typ» dagegen wirkt direktes Sonnenlicht stark hemmend auf die Bildung des Blattgrüns. Montfort setzt voraus, daß die Filterwirkung der Epidermis von ihrer Mächtigkeit und dem Grad der Kutinisierung der Außenwand abhängig ist. Somit müßten enge Beziehungen bestehen zwischen der Photolabilität des grünen Laubblattes und der Dicke des kutikulären Filters. Seine Beobachtungen haben aber gezeigt, daß un-

abhängig von der Dicke der Kutikula (0,6 bis 15 μ) Formen mit photostabilem und photolabilem Mesophyll vorkommen.

Alle diese Arbeiten lassen erkennen, daß gewisse Filterwirkungen von Epidermis und Kutikula im ultravioletten Spektralbereich bestehen müssen. Meist wurden sie auf Grund von Reaktionen der parenchymatischen Blattgewebe festgestellt. Nur Metzner (1930) untersuchte die Ultraviolett-Transparenz mittels mikrophotographischer Methode.

Genaue Messungen der Epidermistransparenz in den einzelnen kurzwelligen Strahlenbereichen existierten aber bisher nicht. Solange sie fehlen, muß die Auswertung von Untersuchungen über Strahlenwirkung auf das Assimilationsgewebe problematisch bleiben.

Das Ziel dieser Arbeit ist daher die eingehende quantitative Bestimmung der Epidermistransparenz für Ultraviolett an Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte.

Das ultraviolette Sonnenspektrum

Der ultraviolette Anteil des Sonnenlichtes, welcher die Erdoberfläche erreicht, beträgt nur zirka 5 % der Gesamtstrahlung. Die Streuung und Absorption im kurzwelligen Bereich ist besonders groß. Die Intensität des Sonnenultravioletts hängt von folgenden Faktoren ab: Tageszeit, Jahreszeit, Breitengrad, Meereshöhe, atmosphärischer Trübung und Dicke der Ozonschicht.

Je steiler die Sonne einfällt, um so kürzer ist ihr Strahlenweg durch die absorbierenden und reflektierenden Luftschichten. Dunstschleier tieferer Lagen bewirken eine starke Ultraviolettabsorption; deshalb steigt die Intensität der kurzwelligen Strahlung mit zunehmender Meereshöhe an. Immerhin schwächt diese Absorption der Lufthülle die kurzwelligen Sonnenstrahlen nur wenig. Von entscheidender Bedeutung für den geringen Ultraviolettanteil des Sonnenlichtes auf der Erde ist die Filterwirkung der Ozonhülle.

Der kurzwellige Anteil der ultravioletten Sonnenstrahlen von 200 mμ und darunter erzeugt in den äußersten Schichten der Erdatmosphäre aus Sauerstoff *Ozon;* dieses wirkt seinerseits als strenges Filter für das Ultraviolett von 220 bis gegen 300 mμ. Der Ozongürtel weist eine mittlere Höhe von 25 bis 30 km auf. Die Dichte dieses Gases variiert nach Breitengraden, polwärts nimmt sie zu. Auch jahreszeitlich ergeben sich Unterschiede, im Winter ist die Dichte am größten, im Sommer am kleinsten (siehe hierzu Koller, 1952, S. 106 ff.).

Die Bestimmung der spektralen Intensität im kurzwelligen Teil der Sonnenstrahlung ist kompliziert und benötigt kostspielige Quarzspektrographen. Aus diesem Grunde wurden bis heute nur wenige Untersuchungen vorgenommen. Für Mitteleuropa bilden die Messungen von

Dorno (1919) in Davos und von Götz (1954) in Arosa zuverlässige Anhaltspunkte.

Die niedrigsten Wellenlängen für Davos (1560 m ü. M.) liegen nach Dorno (1919, S. 61) bei 297 mμ, während im Tiefland die Ultraviolettstrahlung selten unter 300 mμ sinken dürfte (siehe auch meine Fig. 17). Der kürzeste bisher auf der Erdoberfläche gemessene Wert wurde in den USA mit 286,3 mμ bekanntgegeben (Koller, 1952, S. 134).

Künstliche Ultraviolettquellen

Als künstlicher Ultraviolettstrahler wird heute allgemein die Quecksilberdampflampe (Quarzlampe), bei Quarzspektrographen auch die Wasserstofflampe verwendet. Benützt man die Hg-Lampe zu biologischen Bestrahlungsversuchen, so ist zu bedenken, daß ihre Ultraviolettemission von derjenigen der Sonne stark verschieden ist. Während die Intensität des ultravioletten Sonnenspektrums von 400 mμ an allmählich abnimmt bis zum Ende bei zirka 300 mμ, strahlt die Quarzlampe in einzelnen schmalen, verschieden intensiven Banden, die im Ultraviolett zum Teil bedeutend kurzwelliger sind als das Sonnenspektrum. Die «künstliche Höhensonne» emittiert damit zum großen Teil Strahlen, wie sie natürlicherweise auf der Erdoberfläche *niemals vorkommen.*

Physiologische Strahlenwirkungen auf Grund von künstlichem Ultravioletteinfluß lassen sich somit nur bedingt mit Wirkungen natürlicher Sonnen-Ultraviolettstrahlung vergleichen.

Methode

Transparenzbestimmungen an der Blattepidermis setzen zunächst voraus, daß dieses Gewebe unverletzt vom Mesophyll losgelöst werden kann. Seine Durchlässigkeit läßt sich dann mittels eines Spektrophotometers messen.

Als Transparenz wird der von der Epidermis durchgelassene prozentuale Anteil des eingestrahlten Gesamtlichtes ermittelt. Demnach wird ihr Wert nicht nur von der Absorption, sondern auch von der Reflexion der Blattepidermis bestimmt. Die Reflexion ist von der Richtung des Lichteinfalls und von der Oberflächenbeschaffenheit der Epidermen (glatt, rauh, papillös usw.) abhängig. Durch Auswahl von Epidermen mit glatten, unbehaarten Oberflächen und durch senkrechten Lichteinfall auf das Präparat wurde bei der Messung das jeweilige Reflexionsminimum angestrebt.

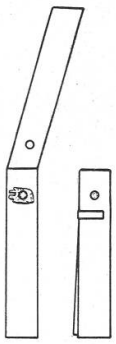
Am natürlichen Standort kann durch schiefen Lichteinfall eine wesentlich stärkere Reflexion auftreten, so daß der gemessene Transparenzwert nicht ohne weiteres der Lichtmenge gleichzusetzen ist, welche am Standort bei normaler Blattstellung durch die Epidermis ins innere Blattgewebe eindringt.

1. Die Präparation der Epidermis

Zunächst galt es, eine zweckmäßige Fixierung für die meist kleinen empfindlichen Epidermisstücke zu finden: dünne Kartonstreifen von 8 cm Länge und 8 mm Breite werden im Sinne von Figur 1 zusammengefaltet; 1 cm vom Falz entfernt wird ein Loch von 2 mm Durchmesser ausgestanzt.

Die obere bzw. untere Blattepidermis wird mit einer spitzen Pinzette in kleinen Stückchen abgezogen und sofort, noch feucht, über ein Loch des aufgeschlagenen Kartonstreifens gespannt. Die zweite Hälfte des Streifens, mit deckungsgleichem Loch, wird darübergefaltet und mit einer Klebefolie fixiert. So entsteht ein haltbares Präparat (Figur 1).

Empfindliche Epidermen neigen beim raschen Trocknen zu Rißbildungen. Man bewahrt sie bis zur Messung zweckmäßig in einer Schale über feuchtem Fließpapier auf. Die Epidermen dürfen aber nicht



Figur 1
Das Epidermispräparat

mit Wasser benetzt werden, dies würde Veränderungen der Transparenz zur Folge haben.

2. Die Transparenzbestimmung

Zu den Messungen wurde ein Beckman-Quarzspektrophotometer, Modell DU, mit UV-Zusatz verwendet. Dieses Instrument eignete sich vorzüglich für meine Arbeiten. Zur Aufnahme der Epidermispräparate mußte ein spezieller Halter angefertigt werden, der an Stelle des Küvettenträgers in die Meßkammer des Quarzspektrophotometers eingesetzt wird. Er besitzt vier Bohrungen von 1 mm Durchmesser, die genau den Rasten des Küvettenschlittens entsprechen. Federnde Klammern fixieren die Präparate, wobei die aufgespannten Epidermen genau vor die Bohrungen zu liegen kommen.

Die Transparenzbestimmungen der vorliegenden Arbeit umfassen den Wellenbereich von 220 bis 580 mμ, wozu als Lichtquelle eine Wasserstofflampe Verwendung fand. Für die ergänzenden Messungen im langwelligen Bereich von 500 bis 800 mμ diente dagegen eine Wolfram-

lampe. Um die Meßfläche der kleinen Epidermisstücke immer gleichmäßig auszuleuchten, wird, wenigstens im Bereich von 220 bis 580 mμ, mit einer konstanten Spaltbreite von 1,125 mm gearbeitet.

3. Fehlerquellen

Außer den oben (Seite 347) diskutierten prinzipiellen Fehlern zeigt jede Messung auch zufällige Meßfehler; sie liegen nach meiner Erfahrung unter 1 %. Größere Ungenauigkeiten können sich durch die Präparation ergeben; durch Kontrolle jedes Präparates unter der Lupe lassen sie sich jedoch vermeiden.

Als natürlich wachsendes Gewebe zeigt die Epidermis selbst eines einzigen Blattes dagegen eine gewisse Streuung der Ultraviolettdurchlässigkeit, die meist 2 bis 3 % beträgt.

Eine Schwierigkeit entsteht dadurch, daß die losgelösten Epidermen nach kurzer Zeit eintrocknen. Kann die Messung nicht unmittelbar nach der Präparation erfolgen, so wird man nur tote Zellen auf ihre Durchlässigkeit prüfen! Entsprechende Kontrollen ergaben, daß bei den untersuchten Epidermen durch das *Eintrocknen die Durchlässigkeit um 3 bis 4 % zunehmen kann.*

Nachmessungen der Präparate nach Stunden und Wochen lassen keine weiteren Differenzen mehr erkennen: die Präparate sind demnach im *Trockenzustand* in ihrer *Transparenz stabil.* Um vergleichbare Werte zu erhalten, wurden daher *die Messungen dieser Arbeit an eingetrockneten Epidermispräparaten ausgeführt.*

Bei der Untersuchung von Alpenpflanzen an ihrem natürlichen Standort sind Frischmessungen mit einem Spektrographen praktisch kaum möglich. Zur Kontrolle, ob die Veränderungen infolge von Eintrocknung im gewohnten geringen Maße erfolgen, mußte ein spezielles Verfahren entwickelt werden: *die Frischmessung mit dem «UV-Fluoreszenzphotometer».*

Das für diesen Zweck gebaute Instrument beruht auf der Umwandlung der Sonnen-Ultraviolettstrahlung in sichtbares Fluoreszenzlicht. Wird das Epidermispräparat in den Strahlengang gebracht, so leuchtet, entsprechend der Ultraviolettdurchlässigkeit, eine Fluoreszenzfolie verschieden hell auf. Durch Vergeich mit einem geeichten Graukeil kann die Gesamtabsorption der Epidermis für Ultraviolett bestimmt werden. Eine Nachmessung mit dem Fluoreszenzphotometer im Laboratorium läßt Veränderungen der Transparenz durch Austrocknen und Zelltod feststellen.

Epidermistransparenzen wurden nur dann ausgewertet, wenn diese Vorkontrolle keine wesentlichen Unterschiede zwischen lebendigem und totem Gewebe erkennen ließ.

4. Versuchspflanzen

Zu speziellen Untersuchungen über die Durchlässigkeitsverhältnisse benötigte ich eine Versuchspflanze, die folgenden Bedingungen entsprechen mußte: leichte Ablösbarkeit der Epidermen von Blattober- und -unterseite, sowie geringe Transparenzveränderung beim Eintrocknen; außerdem waren erwünscht reichliche Blattbildung, rasches Wachstum und jederzeitige billige Beschaffung von keimfähigem Samenmaterial. Diesen gestellten Anforderungen entspricht *Vicia Faba* [1] weitgehend, so daß ich an ihr solche Versuche ausführte.

Bei der Auswahl von Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte zu Transparenzbestimmungen ihrer Blattepidermen ist vor allem die Ablösbarkeit des betreffenden Gewebes maßgebend. Dadurch wird die Auswahl der Versuchspflanzen sehr eingeschränkt. So sind, wie ich leider feststellen mußte, die Epidermen der Blätter fast aller unserer Bäume nicht ablösbar.

5. Die Darstellung der Meßresultate

Unter den verschiedenen Möglichkeiten, die Transparenzverhältnisse von Epidermen darzustellen, vermitteln *Diagramme* das anschaulichste Bild. In allen Fällen, wo es notwendig erschien, den Transparenzverlauf über den ganzen ausgemessenen Spektralbereich verfolgen zu können, wurden daher die Resultate in Kurven dargestellt. Sie umfassen normalerweise den Bereich von 220 bis 580 mμ; das Sonnenultraviolett von 290 bis 400 mμ wurde jeweils besonders gekennzeichnet.

Für den *zahlenmäßigen Vergleich* der Epidermisdurchlässigkeit ökologisch verschiedener Pflanzentypen wurde der *Durchschnittstransparenzwert* gebildet. Die Erfahrung hat gezeigt, daß Transparenzverhältnisse von Blattepidermen mit Hilfe dieses Zahlenwertes befriedigend zu charakterisieren sind. Zur Ermittlung dieser Größe werden die Mittelwerte der Transparenz der zwölf Meßpunkte 290, 300, 310 ... bis 400 mμ (d. h. entsprechend dem Sonnenultraviolett) addiert und daraus wiederum ein Mittelwert gebildet. Dieser sogenannte *Durchschnittstransparenzwert* kennzeichnet also die mittlere Durchlässigkeit einer Blattepidermis im Bereich des Sonnenultravioletts von 290 bis 400 mμ. Detailvergleiche der einzelnen Meßpunkte können anhand der Tabellen im Anhang vorgenommen werden.

Experimentelle Ergebnisse

A. Spezielle Untersuchungen an Vicia Faba

1. Kurve der normalen Epidermistransparenz

Um die normale Epidermistransparenz zu charakterisieren, sei folgende Messung wiedergegeben: Am 24. Juni 1954, 18 Uhr, wurden

[1] *Vicia Faba,* Sorte Aquadulce; Lieferant Haubensak Söhne, Basel.

Epidermen der obersten ausgebreiteten Blätter von *Vicia Faba*-Pflanzen aus einer Freilandkultur im Botanischen Garten Basel abgezogen und sofort gemessen (Tabelle 1, Figur 2). Die kräftigen, reichlich beblätterten Pflanzen waren durchschnittlich 50 cm hoch und bei der Messung 22 Tage alt.

Bestimmt man die Epidermistransparenz über den gesamten Bereich des Ultravioletts und des sichtbaren Spektrums bis ins Infrarot, so zeigt es sich, daß oberhalb von 500 mμ die Transparenzkurve fast geradlinig verläuft, während unterhalb von 290 mμ auffallende Maxima und Minima bestehen. Diese Beobachtung veranlaßte mich, die Transparenzen auch für dieses kurzwellige Ultraviolett zu bestimmen, obgleich es nicht mehr im Sonnenspektrum enthalten ist. Der spektrale Bereich meiner Messungen umfaßt somit das Strahlengebiet von 220 bis 580 mμ, indem das Sonnenultraviolett von 290 bis 400 mμ enthalten ist.

Es wurden drei obere und drei untere Epidermen von gleichwertigen Blättern verschiedener Pflanzen gemessen. Die Differenz der einzelnen individuellen Transparenzwerte betrug im Maximum 7 %.

Tabelle 1
Beispiel für die Differenz der gemessenen Transparenzwerte (%) bei oberen Blattepidermen von *Vicia Faba*

Wellenlänge mμ	Transparenzwerte			Maximale Differenz	Mittelwert
	Pflanze I	Pflanze II	Pflanze III		
250	8	9	8	1	8,3
300	20	20	18	2	19,3
350	15	15	13	2	14,3
400	31	32	25	7	29,3

Figur 2 zeigt eine normale Transparenzkurve von oberer und unterer Epidermis. Das Diagramm wurde nach den errechneten Mittelwerten der drei Einzelmessungen aufgezeichnet, wobei im kurzwelligen Spektralteil die Transparenz von 10 zu 10 mμ bestimmt wurde.

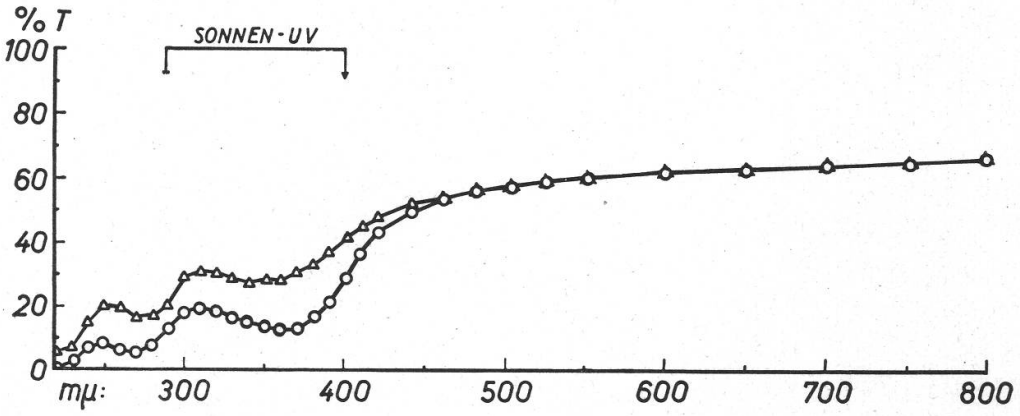
Charakterisierung der normalen Transparenzkurve (Figur 2)

I. *Im Ultraviolett ist die Transparenz der oberen Epidermis deutlich niedriger als diejenige der unteren Epidermis.*

II. Die Kurve weist charakteristische Minima und Maxima auf:
- bei 220 mμ sehr geringe Transparenz
- steiler Anstieg zum Maximum bei 250 mμ
- ausgeprägte Depression bei 280 mμ (ohne Charakteristikum im Absorptionsbereich der Nucleinsäuren bei 265 mμ)
- steiler Anstieg mit Maximum bei 310 mμ
- flache Depression im Gebiet von 350 mμ

— anschließend Anstiegsverflachung und geradliniger Verlauf der Kurve bis ins Infrarot bei 800 mμ.

III. Im sichtbaren Spektralgebiet fallen die Kurven von Ober- und Unterseite zusammen, die Transparenz der Epidermen ist gleich.



Figur 2
Transparenz von *Vicia Faba*
○ = obere Epidermis △ = untere Epidermis

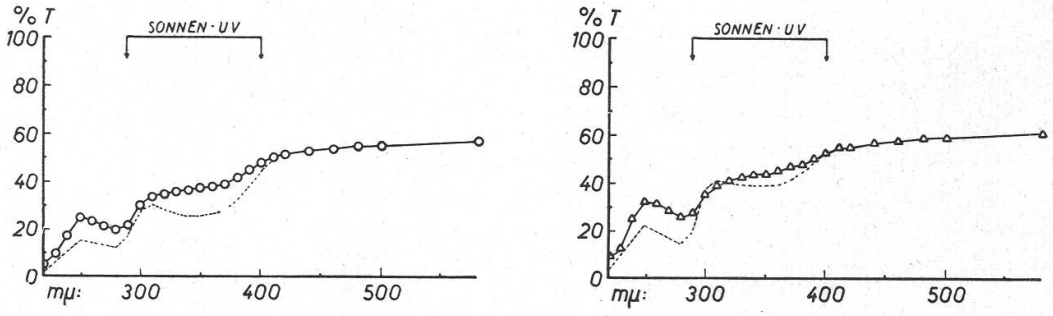
Soll die Durchlässigkeit der *Vicia Faba*-Epidermen zahlenmäßig durch die Durchschnittstransparenz ausgedrückt werden, so ergeben sich für Figur 2 folgende Werte:

Epidermis der Blattoberseite: Summe der 12 Mittelwerte von 290 bis 400 mμ = 214,3 : 12 = *17,8*

Epidermis der Blattunterseite: Summe der 12 Mittelwerte von 290 bis 400 mμ = 368,6 : 12 = *30,7*

2. Durchlässigkeitsänderung während der natürlichen Blattalterung

Mißt man über einen Monat alte Blätter, so weisen sie gegenüber jungen eine bedeutend höhere Durchlässigkeit im kurzwelligen Bereich



Figur 3
Vicia Faba, Blattalterung
links: ○ = obere Epidermis; rechts: △ = untere Epidermis;
---- Kurve eines jungen Blattes

auf. Charakteristisch für solche Altblattkurven ist vor allem das *Fehlen der flachen Depression bei 350 mμ,* so daß vom Maximum bei 310 mμ an ein *gleichmäßiger* Anstieg der Transparenz bis ins sichtbare Spektrum erfolgt (Figur 3).

3. Saisonbedingte Durchlässigkeitsänderungen

Junge Blätter vom Juni zeigen eine allgemein geringere Durchlässigkeit im Ultraviolettbereich als ebenfalls junge Blätter von den Monaten Oktober bis Februar. Bei alten Blättern ließen sich solche Transparenzunterschiede nicht feststellen, da Altblattkurven immer hohe Transparenzen aufweisen.

Solche Beobachtungen von Änderungen der Durchlässigkeit im natürlichen Lichtklima lassen auf jahreszeitliche Lichteinflüsse schließen, wobei die *hohe* Durchlässigkeit mit der *Lichtarmut des Winters* in Verbindung gebracht werden kann.

Nun zeigten aber am 10. Februar 1954 junge, im Kalthaus gezogene Versuchspflanzen ausgesprochene «Sommerwerte». Eine Woche später, am 18. Februar, wiesen die jungen Blätter der gleichen Pflanzen dagegen deutliche «Winterwerte» auf. Nach weiteren fünf Tagen, am 23. Februar, ergaben die Messungen der nächsten jungen Blätter erneut niedrigere Zahlen.

Diese sprunghaften Transparenzänderungen ließen vermuten, daß nicht nur jahreszeitliche Schwankungen des Lichtklimas, sondern auch kurzfristige Wetteränderungen Einfluß auf die Epidermisdurchlässigkeit junger Blätter haben müssen.

Vergleicht man die *tägliche Sonnenscheindauer* in der betreffenden Zeitperiode (Angaben der Meteorologischen Anstalt Basel) mit den errechneten Durchschnittstransparenzen dieser drei Messungen (Blattoberseiten), so ergibt sich folgendes:

Tabelle 2
Sonnenscheindauer und Durchschnittstransparenz

Februar Tag:	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.
Sonnenstunden	5,9	6	0,8	0,2	4,8	7,6	8,2	0,9	0	0	0
Durchschnitts-transparenz										21%	

Februar Tag:	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.
Sonnenstunden	4,0	6,8	1,7	0	0	0	0	0,5	2,2	2,4	7,1	7,8
Durchschnitts-transparenz							50%					32%

Diese Zusammenstellung läßt erkennen, daß sich der hohe «Winterwert» nach einer Folge von trüben, sonnenlosen Tagen (14. bis 18. Fe-

bruar) einstellte. Der tiefe «Sommerwert» vom 10. Februar dürfte auf die drei besonders sonnenreichen Tage (5. bis 7. Februar) zurückzuführen sein, ebenso der mittlere Wert vom 23. Februar auf die vorangegangene Sonnenscheinperiode.

Die Beobachtung solcher kurzfristiger Schwankungen der Epidermistransparenz und ihr Zusammenhang mit dem täglichen Lichteinfluß wurde nun systematisch untersucht.

4. Kurzfristige Transparenzschwankungen

Werden die Epidermen von gleich alten Blättern der Versuchspflanzen während einer Reihe von aufeinanderfolgenden Tagen zur selben Zeit gemessen, so zeigen sich oft beträchtliche Transparenzschwankungen. Vergleiche mit der täglichen Sonnenscheindauer (Tabelle 3) lassen enge Zusammenhänge erkennen:

Tabelle 3
Kurzfristige Transparenzschwankungen

Datum 1954	Zeit	Durchschnittstransparenz % Oberseite	Unterseite	Sonnenstunden
Februar 21.				2,4
Februar 22.				7,1
Februar 23.	14.30	32,1	47,3	7,8
Februar 24.	15.00	40,3	52,7	7,6
Februar 25.	15.30	45,6	50,9	0
Februar 26.	13.00	53,3	53,8	1,7

Noch deutlicher kommt die Lichtabhängigkeit zum Ausdruck, wenn *Gewächshauspflanzen der Winterzeit* und *Freilandpflanzen des Sommers* einander gegenüber gestellt werden:

Datum	Durchschnittstransparenz % Oberseite	Unterseite	Sonnenstunden
1953: Dezember 8.	46,6	47,6	(4,0)
1954: Juni 3.	12,9	27,9	(7,6)

Vergleiche der Sonnenscheindauer von Sommer und Winter vermögen allerdings keinen Aufschluß über die tatsächlichen Strahlungsverhältnisse zu vermitteln; 7,6 Stunden im Juni bedeuten ein Vielfaches an Lichtintensität gegenüber 4 Stunden im Dezember.

Nachdem die obigen Messungen gezeigt haben, daß die Epidermisdurchlässigkeit von der täglichen Belichtung abhängig ist, darf erwartet werden, daß sich die Transparenz schon *im Verlaufe eines einzigen Tages, entsprechend der Lichtperiode, verändert.* Die folgenden Durch-

schnittstransparenzen vom 6. bis 9. Juni 1954 bestätigen diesen Tagesrhythmus.

Tabelle 4
Tagesrhythmus der Epidermistransparenz

Datum 1954	Tageszeit	Durchschnittstransparenz % Oberseite	Unterseite	Sonnenstunden
Juni 6.				1,0
Juni 7.	19.15	20,3	33,4	10,7
Juni 8.	07.15	19,6	31,4	14,6
	12.00	16,5	32,2	
	15.00	14,5	36,2	
	17.00	21,3	38,9	
	19.00	20,6	36,7	
Juni 9.	08.15	25,5	37,4	2,8
	15.00	21,3	28,0	

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß die *Epidermistransparenz im Ultraviolett sehr variabel ist* und daß sie den *gegebenen Lichtintensitäten weitgehend entspricht.*

5. Experimentelle Erzeugung des höchsten Transparenzwertes

Zunächst sollte versucht werden, durch Lichteinschränkung die Pflanze zur Bildung hoher Durchlässigkeitswerte zu zwingen.

Angekeimte *Vicia Faba*-Pflanzen wurden in einer Klimakammer bei 22° Celsius aufgezogen. Als Lichtquelle diente eine 150-Watt-Glühlampe, deren kurzwellige Strahlung bis 500 mμ durch eine gelbe Cellophanfolie ausgefiltert wurde. Die Pflanzen erhielten täglich während acht Stunden eine Lichtintensität von nur 50 Lux (maximales Sonnenlicht im Sommer: 100 000 Lux).

Diese Beleuchtungsstärke erwies sich für das Gedeihen der Pflanze als zu schwach. Die Keimlinge schossen in die Höhe; ihre wenigen Blätter blieben klein, blaßgrün und entfalteten sich nicht vollständig.

Die Epidermisdurchlässigkeit dieser Lichthungerkulturen erreichte sehr hohe Werte. *Unterschiede zwischen oberer und unterer Epidermistransparenz bestanden nicht mehr* (Figur 4 *a*). Die Durchschnittstransparenzen beider Kurven betrugen 53,9 % und 53,6 %.

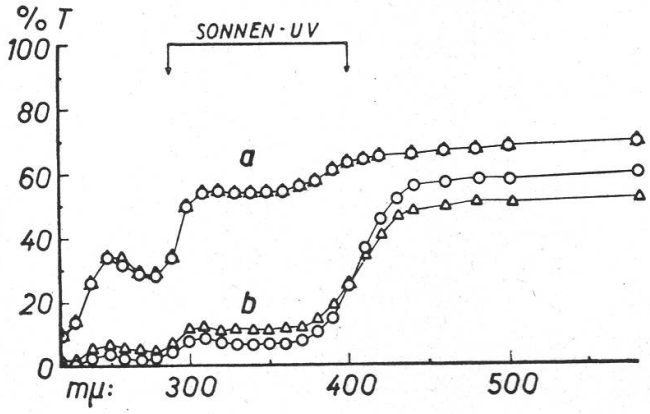
Ähnlich hohe Werte (Durchschnittstransparenz der Oberseite 53,0 %, Unterseite 53,1 %) wiesen andere Versuchspflanzen auf, welche im Kalthaus [1] bei normalem winterlich-trübem Tageslicht wuchsen und am 18. Dezember 1953 gemessen wurden. Trotzdem die Lichthungerpflanzen in der Klimakammer, gegenüber der Gewächshauskultur, nur

[1] Der Lichtabfall für Gewächshauskulturen beträgt zirka 40 % (Stocker, 1949).

einen Bruchteil an Belichtungsintensität erhielten, erwies sich ihre Epidermistransparenz *nicht mehr wesentlich höher.*

Daraus ergibt sich, daß bei ungenügenden Lichtverhältnissen sowohl *obere wie untere Epidermen von Vicia Faba eine sehr hohe Durchschnittstransparenz von 50 bis gegen 60 % erreichen können.*

Steht mehr Licht zur Verfügung, so wird die Transparenz geringer, wobei die *obere Epidermis empfindlicher auf Lichtschwankungen reagiert als diejenige der Unterseite.*



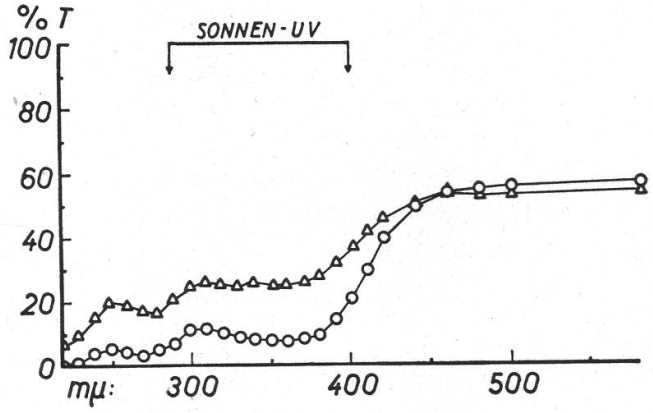
Figur 4
Extremwerte der Epidermistransparenz bei *Vicia Faba.*
a: höchster Wert; *b:* tiefster Wert
O = obere Epidermis
△ = untere Epidermis

6. Der niedrigste Transparenzwert bei Vicia Faba

Der tiefste Wert, den ich bei *Vicia Faba* überhaupt festgestellt habe, stammt von einer Freilandkultur in Le Lavandou an der Côte d'Azur. Am 9. April 1954, einem heißen Frühlingstag mit intensivem diffusem Licht, wurden um 18 Uhr die Präparate hergestellt. Die Durchschnittstransparenz betrug für die obere Epidermis 9,6 %, für die untere dagegen 12,8 %. Die Kurven sind in Figur 4 *b* dargestellt.

In beiden Extremfällen, bei höchster und bei niedrigster Transparenz, sind die *Durchlässigkeiten von oberer und unterer Epidermis sehr ähnlich.*

Samen aus dem Saatgut dieser mediterranen *Vicia Faba* von Le Lavandou wurden dann unter günstigen Bedingungen im Botanischen



Figur 5
Vicia Faba, in Basel aus dem Saatgut eines mediterranen Standortes aufgezogene Pflanze.
O = Transparenz von Oberseiten
△ = Transparenz von Unterseiten

Garten Basel aufgezogen. Daraus gingen kräftige Pflanzen hervor. Trotzdem sie Ende Juni optimale Lichteinwirkung genossen, erreichte ihre Epidermistransparenz nie die tiefen Werte jener, die in Le Lavandou gewachsen waren (Figur 5).

Dies zeigt, daß nicht nur der Lichteinfluß allein, sondern wahrscheinlich die Summe aller Umweltfaktoren in der Transparenz der Blattepidermis mit zum Ausdruck kommt.

7. Einfluß des ultravioletten und des sichtbaren Lichtes

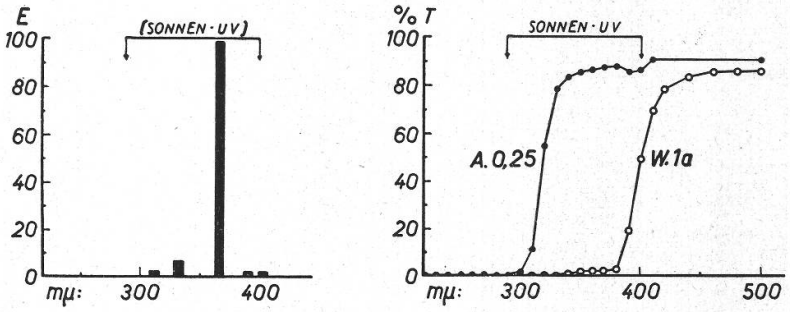
Die Transparenzänderungen der Epidermen treten vor allem im ultravioletten Gebiet des Spektrums auf. Die folgenden Versuche dienten daher zur Abklärung der Frage, ob eventuell der *kurzwellige* Strahlenanteil des Lichtes diese Veränderungen bewirke.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden folgende Versuchsmethoden angewendet:

Additives Verfahren in der Klimakammer

Prinzip: Die Versuchspflanzen erhalten zum langwelligen Licht *zusätzlich künstliches Ultraviolett.*

Vicia Faba-Samen wurden zur Keimung gebracht; dann erhielten die Pflanzen bis zur Messung schwaches langwelliges Licht; die eine Hälfte von ihnen zudem zusätzlich täglich während sechs Stunden, aus einem Meter Entfernung, eine ultraviolette Bestrahlung. Als Lichtquelle für diese zusätzliche Bestrahlung verwendete ich eine Philora HPW 125 Watt, deren spektrale Energieverteilung sich zur Hauptsache aus wenigen Linien bei 365, 334 und 313 mμ zusammensetzt (Figur 6 *a*). Dieses Bandenspektrum entspricht zwar nicht dem kontinuierlichen Sonnenspektrum, jedoch besitzt es wenigstens keine kürzeren Wellenlängen als die natürliche Strahlung.



Figur 6
a: Emission der Philora HPW 125 Watt (nach Philips);
b: Absorption von Azetatfolie, 0,25 mm dick = A 0,25 und Wrattenfilter Nr. 1 a = W. 1 a

Subtraktives Verfahren im Freiland

Prinzip: Die Versuchspflanzen erhalten Sonnenlicht, dessen *ultravioletter Strahlenanteil ausgefiltert* wird.

Pflanzen von *Vicia Faba* im Botanischen Garten wurden seitlich gegen Licht abgedeckt; oben befand sich ein 70 cm² großes Fenster, welches bei den Versuchspflanzen ein Wrattenfilter Nr. 1 a zur Absorp-

tion des Ultravioletts enthielt (Figur 6 *b*), bei den Kontrollpflanzen jedoch mit einer Azetatfolie von 0,25 mm Dicke geschlossen war, welche Ultraviolett durchläßt (Figur 6 *b*), jedoch die Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse im eingeschlossenen Raum jenen bei den Versuchspflanzen anglich. Damit erhielten die Versuchspflanzen eine praktisch ultraviolett*freie* Bestrahlung, die Kontrollen dagegen das gesamte durch die Azetatfolie nur wenig geschwächte Sonnenlicht.

Die Bedeutung dieser Versuche veranlaßte mich, sie mehrmals zu wiederholen; die *Resultate aller Experimente waren absolut eindeutig.*

In Tabelle 5 sind die Mittelwerte der Transparenz von oberen Epidermen im Gebiet von 290 bis 400 mμ für einen additiven und einen subtraktiven Versuch zusammengestellt; sie zeigen, daß jeweils kein signifikanter Unterschied zwischen den Werten von «Versuch» und «Kontrolle» besteht, woraus zu folgern ist, *daß ultraviolette Strahlen die Transparenz der Epidermis für kurzwelliges Licht nicht beeinflussen. Die Transparenzänderungen müssen also ausschließlich vom sichtbaren Spektrallicht bewirkt werden.*

Tabelle 5
Transparenz in % oberer Epidermen bei *Vicia Faba*

Wellenlänge mμ	Additiver Versuch		Subtraktiver Versuch	
	zusätzlich UV	ohne UV	mit Sonnen-UV (Azetatfolie)	ohne Sonnen-UV (Wrattenfilter)
290	41[1]	39[1]	12[1]	11,6[1]
300	52	52	17,6	17
310	55	56	17,6	17
320	55	57	16,3	15,3
330	56	57	15	14
340	56	57	13,6	13
350	57	57	13	12,6
360	58	58	13	13,3
370	59	60	14	14,3
380	61	62	17,3	17,6
390	64	66	22,6	22,3
400	66	68	30,3	30,6
Durchschnittstransparenz	56,6	57,4	15,1	14,8

Dies erklärt auch, weshalb bei künstlicher Ultraviolettbestrahlung von Pflanzen oft Schädigungen auftreten; wird außer mit Ultraviolett nicht gleichzeitig mit einer entsprechenden Dosis sichtbaren Lichtes bestrahlt, so kann die Pflanze ihr Absorptionsverhältnis nicht entsprechend verändern.

[1] Jede Zahl der Kolonne setzt sich aus Messungen an drei verschiedenen, gleichwertigen Blättern zusammen.

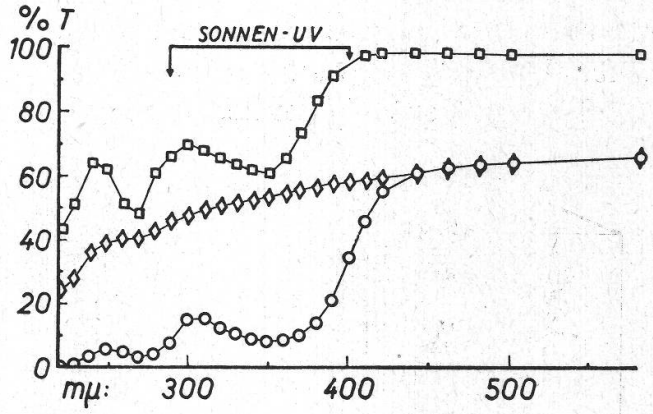
8. Transparenz von Zellwänden und Zellsaft

Meine bisherigen Messungen ergaben, daß unter dem Einfluß von sichtbarem Licht die Transparenz der Epidermis für Ultraviolett sich innert kurzer Zeit zu ändern vermag. Im folgenden soll untersucht werden, welche Bestandteile der Epidermiszellen die Absorption des Ultravioletts bewirken.

Die äußeren Zellwände von Ober- und Unterepidermis bei *Vicia Faba* sind beinahe unverdickt; eine Kutikula ist nicht vorhanden, wie der negative Ausfall der Sudan-III-Reaktion bestätigt. Dies schließt eine Filterwirkung von Wachs- und Kutineinlagerungen aus.

Nachdem bereits Metzner (1930) auf Mikrophotographien im Ultraviolett eine starke Absorption des Zellinhaltes beobachtet hatte, sollten auch *Zellsaftauszüge* bei meinen Epidermispräparaten untersucht werden. Zu diesem Zweck legte ich mehrere Epidermisstückchen während 24 Stunden in 2 cm^3 destilliertes Wasser ein. Dadurch erhielt ich einen Auszug der wasserlöslichen Zellbestandteile, deren Transparenz in den Quarzküvetten des Beckman-Spektrophotometers gemessen werden konnte.

Figur 7
Vicia Faba, obere Epidermis
○ = 1. normale Transparenz
◇ = 2. Transparenz der zellsaftfreien Epidermis
□ = 3. Transparenz des Zellsaftauszugs.
(Infolge Änderung der Zellsaftkonzentration liegt Kurve 3 zu hoch.)



Das Diagramm in Figur 7 zeigt, daß die charakteristische Transparenzkurve der Epidermen von *Vicia Faba* im *Zellsaftauszug* zum Ausdruck kommt. Nach dem Auszug der wasserlöslichen Substanzen besitzt die zellsaftfreie Epidermis eine im Ultraviolett völlig veränderte Transparenzkurve ohne Maxima und Minima:

— die Durchlässigkeit bei 220 mμ ist bedeutend,
— mäßig steiler Anstieg bis 250 mμ,
— gleichmäßig flacher Anstieg bis zum Anschluß an die normale *Vicia Faba*-Kurve im sichtbaren Spektralbereich.

Im sichtbaren Gebiet bleibt die Durchlässigkeit der Epidermis nach dem Auszug des Zellsaftes unverändert.

Die Maxima der Zellsafttransparenz sind gegenüber der normalen Transparenzkurve der Epidermis je um 10 mμ gegen die kürzeren Wellenlängen verschoben. Berücksichtigt man den Anstieg der zellsaftfreien Epidermis im betreffenden Bereich, so erklärt sich diese Differenz.

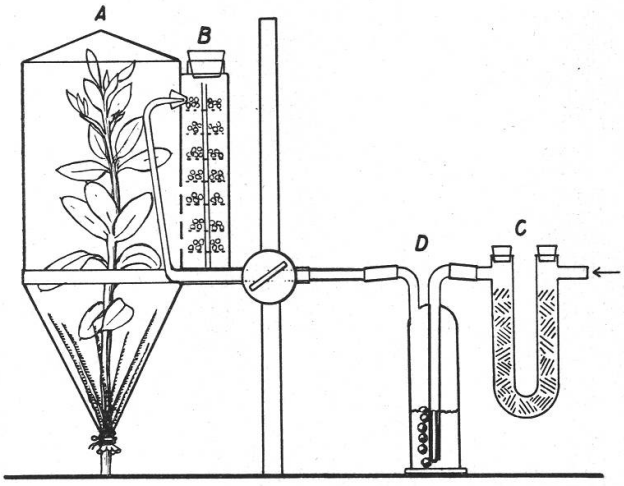
Werden trockene Epidermen von *Vicia Faba* in destilliertem Wasser während 24 Stunden kalt extrahiert, so erweist sich ihre Durchlässigkeit für Ultraviolett als gleichmäßig, unbekümmert darum, welchen lichtklimatischen Einflüssen die Pflanze vorher ausgesetzt war. *Die starke und variable Filterwirkung normaler Epidermen für Ultraviolett muß demnach dem Zellsaft zugeschrieben werden.*

9. Zellsafttransparenz und CO_2-Assimilation

Es fällt auf, daß die Absorption des Zellsaftes für Ultraviolett mit zunehmender Belichtung größer wird, was auf die Vermutung bringt, daß diese Filterwirkung durch Assimilationsprodukte bewirkt wird. Wiederum sollte ein Experiment Auskunft erteilen. Es stützte sich auf folgende Überlegung: Wird die *Belichtung,* eine Hauptbedingung der CO_2-Assimilation, reduziert, so steigt die Transparenz an; drosselt man also der Pflanze die CO_2-Zufuhr, als ebenso wichtigen Assimilationsfaktor, so müßte dieselbe Wirkung eintreten.

Zweimal wurden Versuche mit kräftigen, zirka 50 bis 60 cm hohen *Vicia Faba*-Pflanzen im Freiland durchgeführt. Während jeweils eine Pflanze *ganz verdunkelt* wurde, ließ man eine weitere Pflanze in *CO_2-freier Atmosphäre* wachsen.

Hierzu diente folgende, in Figur 8 dargestellte Einrichtung:



Figur 8
Apparatur zur Belichtung in CO_2-freier Atmosphäre.
A durchsichtiger Zylinder
B Kammer mit Natronkalk
C Natronkalkfilter für Frischluft
D Waschflasche mit Barytwasser

Das zylindrische Gefäß *A* aus durchsichtiger Azetatfolie (Transparenz siehe Figur 6 *b*) wird über die Versuchspflanze gestülpt. Ein Plastiksaum am unteren Ende kann um den Pflanzenstengel zusammengebunden werden. Der Zylinder ist verbunden mit einer zweiten Kammer *B*, in welcher Natronkalk zur CO_2-Adsorption auf Gitterrosten ausgebreitet liegt. Eine Preßluftflasche versorgt den Zylinder ständig mit Frischluft. Auch hier wird ein Natronkalkfilter *C* dazwischengeschaltet und die CO_2-Freiheit mit Barytwasser in einer Waschflasche *D* kontrolliert. Die Frischluftdüse im Zylindergefäß ist so ausgebildet, daß nach dem Injektorprinzip die Zylinderluft angesaugt und durch die Natronkalkkammer getrieben wird. Durch die starke Luftzufuhr ergibt sich ein geringer Überdruck, welcher beim zusammengebundenen Plasticsaum, dem Stengel entlang, entweichen kann.

Die Kontrollpflanzen erhielten ebenfalls einen durchsichtigen Azetatzylinder, welcher aber mit der Außenluft in Verbindung stand.

Die Ergebnisse beider Versuche entsprachen sich vollkommen: sowohl verdunkelte wie CO_2-frei gehaltene Pflanzen zeigten *hohe* Durchlässigkeiten, im Gegensatz zur *niedrigen* Transparenz der Kontrollen, wie dies aus Tabelle 6 hervorgeht.

Tabelle 6

Abhängigkeit der Transparenz oberer Epidermen bei *Vicia Faba* von der CO_2-Assimilation

Wellenlänge mμ	Ohne Licht %	Ohne CO_2 %	Kontrolle (Licht + CO_2) %
290	20	16,8	7,5
300	29	26	14,5
310	29,5	26	15
320	27,2	24,2	12,7
330	25	22,6	10,6
340	23,5	21,8	9
350	22,5	21,4	8,5
360	23,5	22	8,7
370	26	24	10
380	32,2	28	14
390	41,2	35	21,5
400	51	44,2	34,7
Durchschnitts-transparenzen	29,6	25,9	13,8

Resultat: *CO_2-Mangel oder Dunkelheit* bewirken in der Epidermis von *Vicia Faba* bzw. in ihrem Zellsaft eine *starke Erhöhung der Transparenz für kurzwelliges Licht.* Da diese Erscheinung bei Eliminierung sowohl des einen als auch des andern Hauptfaktors der Assimilation auftritt, darf daraus geschlossen werden, daß *die Ultraviolett-Filterwirkung des Zellsaftes durch Assimilationsprodukte hervorgerufen wird.*

Messungen der Ultraviolettabsorption von Glucoselösung zeigten, daß dieser Zucker für die beobachtete Filterwirkung der Epidermis nicht allein verantwortlich gemacht werden kann.

10. Zusammenfassung der Untersuchungen an Vicia Faba

1. Die Transparenz der oberen Epidermis für Ultraviolett ist deutlich geringer als diejenige der Blattunterseite. (Im sichtbaren Bereich ist dagegen die obere Epidermis häufig durchlässiger.)
2. Bei alten Blättern nimmt die Durchlässigkeit für Ultraviolett zu, wobei der Anstieg der Transparenz gleichmäßig erfolgt.
3. *Sichtbares Licht* beeinflußt die Epidermisdurchlässigkeit: geringe Belichtung bewirkt eine hohe, starke Belichtung dagegen eine niedrige Ultraviolett-Transparenz.

4. *Ultraviolettes Licht* hat keinen Einfluß auf die Ultraviolettransparenz der Epidermis.
5. Die Durchlässigkeit der Epidermen für Ultraviolett entspricht jeweils dem Lichtklima des Standortes (Jahreszeit, Tagesgang, Witterung).
6. Die starke und variable Filterwirkung der Epidermis für Ultraviolett wird durch den Zellsaft verursacht; ihr gegenüber ist die Ultraviolettabsorption des Zellgerüstes unbedeutend.
7. Die Zellsaftabsorption für Ultraviolett ist auf Produkte der CO_2-Assimilation zurückzuführen.

B. Epidermistransparenz anderer Pflanzen

1. Verhältnis von oberer Blattepidermis zu unterer Blattepidermis

Aus den Messungen an *Vicia Faba* geht hervor, daß die Epidermistransparenz der Blattoberseite im allgemeinen bedeutend geringer ist als diejenige der Unterseite. Diese Beobachtung bestätigt sich auch an zahlreichen andern Pflanzen [1], wie die nachfolgenden Beispiele in Tabelle 7 zeigen.

Tabelle 7
Durchschnittstransparenz (%) von Blattepidermen

	Oberseite	Unterseite	Differenz
Polygonatum multiflorum All.	13,8	31,1	+17,3
Lotus corniculatus L.	12,0	19,7	+ 7,7
Gentiana Cruciata L.	5,0	14,7	+ 9,7
Lathyrus vernus Bernh.	19,0	29,1	+10,1
Vinca minor L.	17,8	31,4	+13,6
Reseda lutea L.	6,9	21,0	+14,1
Platanthera bifolia Rich.	9,2	30,4	+21,2
Leucojum vernum L.	11,2	36,7	+25,5

Bei allen aufgeführten Beispielen handelt es sich um Pflanzen mit *plagiotroper* Blattstellung, wobei vorwiegend die Blattoberseite belichtet wird.

Daß zwischen der Orientierung des Blattes und seiner Epidermistransparenz für Ultraviolett gewisse Zusammenhänge bestehen, zeigt auch die Tatsache, daß *orthotrope,* beidseitig gleich belichtete Blätter nur geringe Unterschiede in der Durchlässigkeit ihrer obern und untern Epidermis erkennen lassen.

---

[1] Nomenklatur für die einheimischen Pflanzen nach Binz: Schul- und Exkursionsflora der Schweiz, 7. Auflage, 1953.

Tabelle 8
Durchschnittstransparenz (%) von Epidermen bei Pflanzen mit orthotroper Blattstellung

	Oberseite	Unterseite	Differenz
Muscari armeniacum (Gartenform) .	6,7	6,8	+0,1
Iris pallida Lam.	7,2	6,4	—0,8
Tulipa silvestris L.	12,4	10,4	—2,0
Asphodelus microcarpus Salzm. u. Viv.	7,3	5,0	—2,3

Auch bei Dicotyledonen lassen sich ähnliche Transparenzwerte von oberer und unterer Epidermis feststellen, wenn infolge der Blattstellung beide Seiten gleich stark belichtet werden.

	Oberseite	Unterseite	Differenz
Daphne Laureola L.			
junge, senkrecht stehende Blätter .	12,0	12,1	+ 0,1
ältere plagiotrope Blätter	11,5	16,4	+ 4,9
Lactuca Serriola L.			
senkrecht in NS-Richtung gestellte Blätter dieser Kompaßpflanze . . .	9,8	8,1	— 1,7
grundständige plagiotrope Blätter .	20,4	25,5	+ 5,1

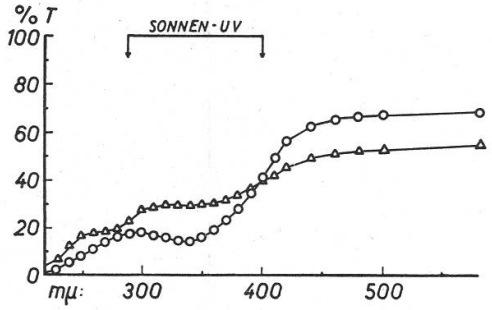
Wird durch besondere Stellung (zum Beispiel dem Stengel anliegend) die Blatt*unterseite* stärker belichtet, so bildet sich eine *Umkehrung* des normalen Verhältnisses aus: die *untere Epidermis* zeigt niedrigere Transparenzwerte als die Oberseite:

	Oberseite	Unterseite	Differenz
Loroglossum hircinum Rich.			
junge Blätter	21,2	17,8	— 3,4
Orchis longibracteata Biv.			
junge Blätter	28,7	18,2	— 10,5

Diese Beispiele lassen deutlich erkennen, daß das Durchlässigkeitsverhältnis von oberer und unterer Epidermis im Ultraviolett von der Blattorientierung respektive von der Belichtung abhängig ist.

Der tatsächliche Lichteintritt in das Blatt am natürlichen Standort mag in manchen Fällen wesentlich unter den gemessenen Transparenzwerten liegen, da durch eine entsprechende Blattstellung die *Reflexion* der Strahlen an der Oberfläche der Epidermis erhöht wird.

Während im *Ultraviolett* die Epidermis der stärker belichteten Blattseite eine *geringere Durchlässigkeit* zeigt, liegen die Verhältnisse im *sichtbaren Lichtbereich* oft umgekehrt: hier erweist sich die dem Licht zugekehrte Blattepidermis durchlässiger als die der abgekehrten Unterseite. Auf dem Diagramm (Figur 9) kommt diese Verschiedenheit der Transparenz im kurz- und langwelligen Bereich deutlich zum Ausdruck in der *Überkreuzung* der Transparenzkurven in der Nähe von 400 mμ.

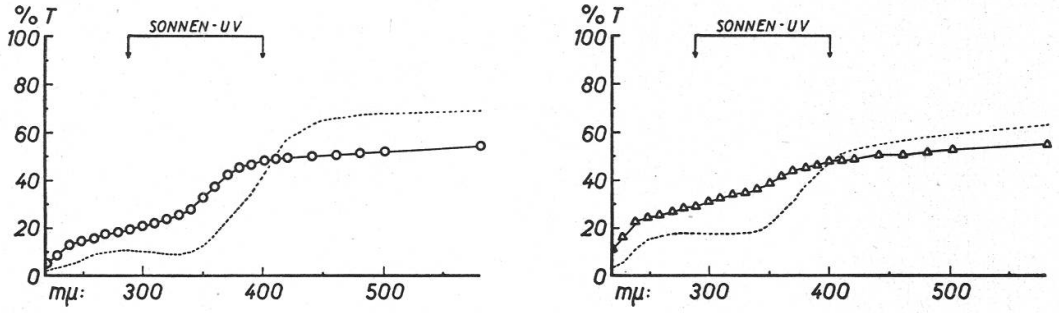


Figur 9
Überkreuzung der Transparenzkurven von oberer (O) und unterer (△) Epidermis im Bereich von 400 mμ bei *Asarum europaeum*

2. Variabilität der Epidermistransparenz

Wie schon bei *Vicia Faba* gezeigt wurde, wirken sich Alterung und Belichtung des Blattes auf die Epidermisdurchlässigkeit aus. Dies kann auch bei andern Pflanzen festgestellt werden.

Infolge der *Alterung* erhöht sich die Durchlässigkeit von oberer und unterer Blattepidermis, Maxima und Minima werden ausgeglichen, so daß die Kurve bis zum sichtbaren Bereich gleichmäßig ansteigt (Figur 10).



Figur 10
Blattalterung bei *Asperula odorata*. Links: obere Epidermis (O), rechts: untere Epidermis (△) ----- junge Blattepidermis

Jahreszeitliche Unterschiede der Strahlungsintensität lassen sich deutlich in der wechselnden Durchlässigkeit der Epidermen erkennen: als Beispiel diene *Saponaria officinalis* L. Möglichst gleichwertige, junge Pflanzen desselben Stand- und Fundortes wurden in den Monaten Mai, Juni, September und Oktober zur Messung ausgewählt. Die Entnahme der Epidermen erfolgte jeweils im Laufe einer Schönwetterperiode.

Tabelle 9
Jahreszeitliche Transparenzunterschiede der Epidermen von *Saponaria officinalis* L.
Standort: Terrassenschotter an der Birs bei Dornach (Soloth.)

Datum 1954	Zeit	Durchschnittstransparenz der Oberseite
13. Mai	16.00	7,5%
19. Juni	15.45	5,0%
1. September	17.00	11,2%
3. Oktober	17.00	12,3%

Die *Einflüsse kurzfristiger Belichtungsänderungen* lassen sich nur schwer kontrollieren, solange die mikroklimatischen Strahlenverhältnisse am natürlichen Standort nicht untersucht sind. Trotzdem kann man bestimmte Schwankungen in der Epidermistransparenz mit der regionalen Sonnenscheindauer in Zusammenhang bringen (Tabelle 10).

Tabelle 10

Kurzfristige Transparenzänderungen der Epidermis von *Polygonatum multiflorum* All.

Datum 1954	Zeit	Durchschnittstransparenz in %		Sonnenstunden (Meteorologische Anstalt Basel)
		Oberseite	Unterseite	
Mai 3.				0,4
Mai 4.				2,1
Mai 5.	16.00	13,8	31,1	1,4
Mai 6.	10.00	21,2	43,0	7,2
Mai 10.				11,5
Mai 11.				7,9
Mai 12.				12,1
Mai 13.	18.00	10,2	22,8	13,3

Die Differenz zwischen dem Nachmittagswert am 5. und dem Vormittagswert am 6. Mai weist auf den bei *Vicia Faba* beobachteten Tagesrhythmus hin. Die Sonnenscheinperiode vom 10. bis 13. Mai kommt in der niedrigen Transparenz von *Polygonatum* deutlich zum Ausdruck.

Derartig ausgeprägte Schwankungen konnte ich nur an Pflanzen mit relativ hohen Transparenzwerten feststellen. Blätter mit geringer Epidermisdurchlässigkeit scheinen sich gegenüber kurzfristigen Lichteinflüssen stabiler zu verhalten.

Viel deutlichere Transparenzunterschiede ergeben Vergleiche von Sonnen- und Schattenpflanzen. An sonnigen Standorten findet man *durchwegs* Pflanzen mit niedrigen Werten, in Waldesschatten dagegen solche mit wesentlich höheren Durchlässigkeiten:

Tabelle 11

Durchschnittstransparenzen von oberen Epidermen bei

Sonnenpflanzen		Schattenpflanzen	
Saponaria officinalis L. ...	5,0%	*Polygonatum multifl. All.* .	13,8%
Reseda lutea L.	6,9%	*Vinca minor L.*	17,8%
Globularia elongata Heget...	6,4%	*Asarum europaeum L.* ...	21,6%
Isatis tinctoria L.	9,0%	*Lathyrus vernus Bernh.* ..	23,4%

Besonders große Transparenzunterschiede ergeben sich dann, wenn eine Pflanze in verschiedenen Lichtklimaten vorkommt:

Tabelle 12
Transparenzunterschiede der Epidermen von gleichen Spezies in verschiedenen Lichtklimaten

Art	Flachland	(Oberseiten) Alpen
Lotus corniculatus L...	12,0% Basel	7,8% Gebiet der Windgälle, im Maderanertal (Uri), 1800 bis 2400 m
Anthyllis Vulneraria L.	16,0% Grellingen.....	6,5%
Saxifraga Aizoon Jacq.	12,0% Bot. Garten Basel	4,9%
Primula Auricula L...	6,8% Bot. Garten Basel	1,5%

3. Einfluß der Kutikula auf die Epidermistransparenz

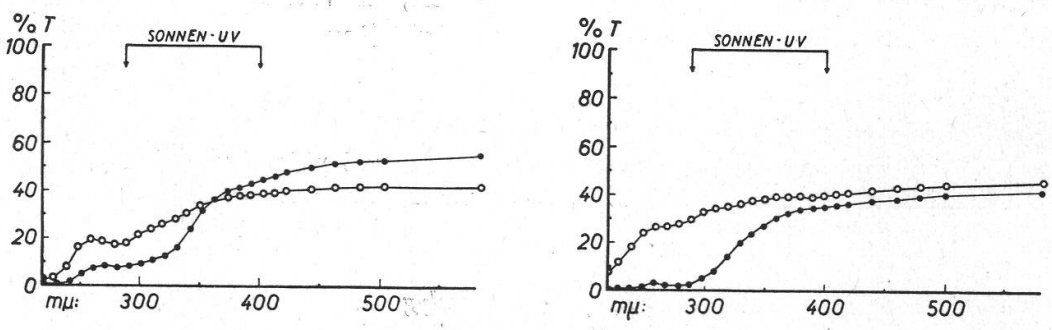
Allgemein besteht die Auffassung, daß die Kutikula eine Ultraviolettabsorption bewirke. Meine Versuche an *Vicia Faba* zeigten, daß an dieser nicht kutinisierten Pflanze jene Eigenschaft dem Zellsaft zukommt.

Tatsächlich lassen sich auch Pflanzen finden mit ähnlich niedriger Ultraviolett-Transparenz ihrer Epidermen, obwohl die einen Arten eine Kutikula besitzen, die andern aber nicht (Nachweis mit Sudan III).

Tabelle 13
Einfluß der Kutinisierung auf die Epidermistransparenz

Art	Blattoberseiten			
	Epidermisdicke μ	Epidermis-Außenwanddicke μ	Kutikuladicke μ	Durchschnittstransparenz %
Saponaria officinalis	18—20	3	0	5,0
Primula viscosa	24	6—8	4	5,1
Reseda Luteola	30	4	0	5,1
Saxifraga Aizoon	26	10	4	4,9—5,7

Vergleicht man die *zellsaftfreien* Epidermen von Pflanzen *mit* und *ohne* Kutikula, so zeigt es sich, daß die Kutikula erst *unterhalb von*



Figur 11
Zellsaftfreie obere Epidermen

ohne Kutikula:
○ = *Saponaria officinalis*
mit Kutikula:
● = *Primula viscosa*

ohne Kutikula:
○ = *Reseda Luteola*
mit Kutikula:
● = *Saxifraga Aizoon*

320 mμ eine größere Absorption bewirkt (Figur 11). Ihre Transparenz für kurzwelliges Licht vermindert sich aber nicht stärker, als dies bei den meisten andern durchsichtigen Körpern der Fall ist (Fensterglas). Daraus geht hervor, daß *die Kutikula nur wenig an der Ultraviolettfilterung mitbeteiligt ist.*

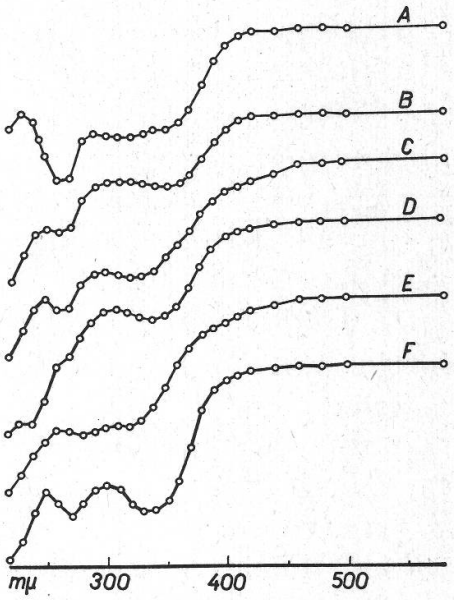
Bei einzelnen Pflanzen, zum Beispiel bei *Primula farinosa* L. und *Saxifraga Aizoon* Jacq., sind die Blätter weißlich bestäubt. Hugo Müller (1915) stellte fest, daß dieser vorwiegend die Blattunterseiten überziehende Belag aus *reinem Flavon* besteht. Bei der Herstellung meiner Epidermispräparate mußte darauf geachtet werden, solche Überzüge nicht abzuwischen, denn durch die Entfernung des weißlichen Pulvers erhöht sich die Durchlässigkeit im Ultraviolett wesentlich.

Durchschnittstransparenzen von Epidermen der Blattunterseiten

	mit pulverigem Überzug	ohne Pulver (abgewischt)
Primula farinosa L.	5,6 %	10,0 %
Saxifraga Aizoon Jacq.	2,4 %	8,5 %

(*Primula farinosa* besitzt eine Epidermis, welche beim Eintrocknen bedeutend transparenter wird. Die obigen Werte sind aus diesem Grunde nicht mit anderen Pflanzen vergleichbar; das Verhältnis zwischen der Epidermis mit und ohne pulvrigem Überzug wird aber dadurch nicht verändert.)

Aus den genannten Beispielen geht hervor, daß ein flächiger, pulveriger Belag auf der Epidermis ihre Durchlässigkeit für Ultraviolett stark herabsetzt.



Figur 12
Zellsaftauszüge verschiedener Pflanzen

A Primula viscosa — *D Reseda Luteola*
B Primula Auricula — *E LactucaSerriola*
C Reseda lutea — *F Iris pallida*

Wenn auch in einzelnen Fällen pulverige Überzüge dem Ultraviolettschutz dienen, so ist es in der Regel doch der *Zellsaft,* dem diese Aufgabe vorwiegend zukommt. Zellsaftauszüge verschiedenster Pflanzen zeigen immer starke Absorption für kurzwelliges Licht (Figur 12).

Verschiebungen der Maxima und Minima in den Transparenzkurven der Zellsäfte zahlreicher Pflanzen deuten darauf hin, daß die absorbierende Wirkung *verschiedenen Stoffen* zufallen muß (Figur 12). Metzner (1930) hat darauf hingewiesen, daß den *Flavonen* und *Gerbstoffen* solche optische Eigenschaften zukommen.

Konzentrationsänderungen des Zellsaftes können rasche Transparenzänderungen bewirken, welche bei schwach kutinisierten Pflanzen deutlich zum Ausdruck kommen (z. B. *Vicia Faba*). Besitzt das Blatt aber eine starke Kutikula, so werden die Durchlässigkeitsschwankungen des Zellsaftes zum Teil überdeckt. Pflanzen mit stark kutinisierten Epidermen erweisen sich daher gegenüber Lichteinflüssen stabiler.

C. Epidermistransparenz von Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte

Nachdem in den bisherigen Kapiteln dieser Arbeit gezeigt wurde, wie die Durchlässigkeit der Blattepidermen von den jeweiligen Lichtverhältnissen weitgehend abhängig ist, soll im folgenden untersucht werden, wie weit das Lichtklima verschiedener ökologischer Standorte sich in der Transparenzcharakteristik der betreffenden Pflanzen ausdrückt. Dazu wurden die nachstehenden Standorte ausgewählt:

Schattiger Standort: Pflanzen aus den Laubwäldern der Hügelstufe in der Umgebung von Basel (Höhenlage: 300 bis 400 m).

Sonniger Standort:

a) Terrassenschotter an der Birs bei Dornach, Sol., Höhe 300 m;

b) Rufacherhügel und Bollenberg bei Westhalten (Elsaß), Höhe 360 m.

Mediterran-sonniger Standort:

a) Steinig-trockene Hügel der Montagnettes bei Tarascon (Provence), Höhe 100 m;

b) felsiger Küstensaum des Mittelmeeres bei Le Lavandou (Côte d'Azur).

Alpine Region: Die Fundstellen verteilen sich zur Hauptsache auf zwei Orte:

a) Gebiet der Windgällenhütte im Maderanertal (Uri). Südexponierte Hänge von 1800 bis 2600 m Höhe. Kalk und Urgestein wechseln häufig, so daß die Alpenflora sehr mannigfaltig ist;

b) Wildmatten im Unteralptal, Gotthardgebiet (Uri). Nordexponierte alpine Rasen auf Silikatunterlage. Höhenlage von 2200 bis 2500 m.

Botanischer Garten Basel: Soweit vorhanden, wurden die Arten der verschiedenen Standorte mit den entsprechenden Pflanzen aus dem Botanischen Garten Basel verglichen (Höhe 270 m).

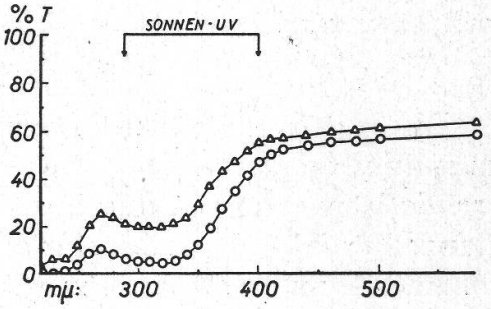
Die Epidermen für alle derartigen Bestimmungen wurden möglichst bei gleichwertigen, jungen und kräftigen Pflanzen, unter Berücksichtigung günstiger Strahlungsbedingungen, entnommen. Leider war es indes unmöglich, alle Präparate bei optimalen Voraussetzungen herzustellen. (Im Kommentar werden solche Fälle jeweils vermerkt.)

1. Durchschnittstransparenz von Schattenpflanzen

	Obere Epidermis	Untere Epidermis
a) Daphne Laureola L.		
8.54. Wald westl. Pfeffingen, Bld., 500 m Höhe	11,5 %	16,4 %
b) Polygonatum multiflorum All.		
5.54. Schluchtwald b. Ettingen, Bld., 450 m Höhe	13,8 %	31,1 %
c) Asperula odorata L.		
5.54. Waldrand b. Hofstetten, Sol., 500 m Höhe	17,4 %	25,4 %
d) Vinca minor L.		
6.54. Botan. Garten Basel	17,8 %	31,4 %
e) Lathyrus vernus Bernh.		
5.54. Schluchtwald b. Ettingen, Bld., 430 m Höhe	19,0 %	29,1 %
f) Asarum europaeum L.		
5.54. Dornachberg, Sol., 480 m Höhe, und Botan. Garten Basel	21,6 %	30,4 %
g) Thlaspi montanum L.		
3.54. Südhang d. Tiefentals b. Dornach, Sol., 440 m Höhe (noch unbelaubter Wald!)	23,6 %	25,9 %

Bei Schattenpflanzen liegen die Durchschnittstransparenzen der oberen Blattepidermen zwischen 11,5 und 23,6 %. Die niedrigste Transparenz zeigt *Daphne Laureola,* wobei die jüngsten, ca. 1 cm langen Blätter dieser Pflanze noch viel tiefere Werte aufweisen (3,1 %).

Die obere Grenze fand ich bei *Thlaspi montanum.* In ihrem hohen Transparenzwert von 23,6 % dürfte die frühe Jahreszeit der Messung (März) mit zum Ausdruck kommen.



Figur 13
Transparenz einer Schattenpflanze: *Vinca minor*
○ = obere Epidermis
△ = untere Epidermis

Der errechnete Mittelwert aus den Durchschnittstransparenzen all dieser Waldpflanzen ergibt für die obere Epidermis *17,8 %*. Figur 13 zeigt die Transparenzkurven einer typischen Schattenpflanze *(Vinca minor)*.

Die Durchschnittstransparenzen der *unteren* Epidermen sind — mit Ausnahme von *Daphne Laureola* — bei allen Schattenpflanzen auffallend hoch (25—31 %).

2. Durchschnittstransparenz von Sonnenpflanzen

	Obere Epidermis	Untere Epidermis
a) Saponaria officinalis L.		
6.54. Terrassenschotter an der Birs bei Dornach (Sol.), Höhe 300 m . . .	5,0 %	12,2 %
b) Reseda Luteola L.		
6.54. Wie *a*	5,1 %	6,8 %
c) Reseda lutea L.		
5.54. Wie *a*	6,9 %	21,0 %
d) Lactuca Serriola L.		
6.54. Wie *a*. Senkrecht gestellte Blätter .	9,8 %	8,1 %
e) Lotus corniculatus L.		
5.54. Wie *a*	12,0 %	19,7 %
f) Globularia elongata Hegetschw.		
6.54. Bollenberg östl. Westhalten, Elsaß, 360 m Höhe	6,4 %	10,9 %
g) Isatis tinctoria L.		
6.54. Rufacherhügel b. Westhalten, Elsaß, 300 m Höhe	9,0 %	15,3 %
h) Lotus corniculatus L.		
7.54. Bruderholz b. Basel, 330 m Höhe . .	15,3 %	18,9 %
i) Anthyllis Vulneraria L.		
8.54. Birstal unterh. Nenzlingen, 400 m Höhe	16,0 %	28,5 %
k) Muscari armeniacum (Gartenform)		
5.54. Basel (Garten)	6,7 %	6,8 %
l) Iris pallida Lam.		
6.54. Botan. Garten Basel	7,2 %	6,4 %
m) Tulipa silvestris L.		
3.54. Botan. Garten Basel	12,4 %	10,3 %

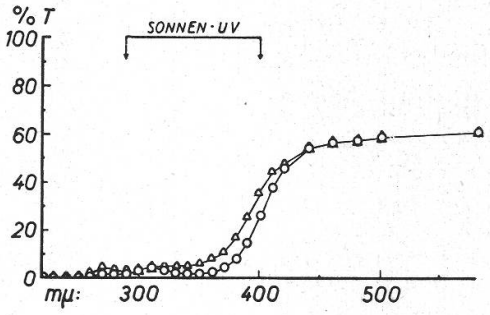
Die Hälfte aller gemessenen Sonnenpflanzen zeigt Durchschnittstransparenzen der oberen Epidermen zwischen 5 und 7 %. *Lactuca Serriola* ist wesentlich durchlässiger; die besondere Blattstellung dieser Pflanze bewirkt aber eine starke *Reflexion,* welche die Absorption zum großen Teil zu ersetzen vermag.

Die hohe Durchlässigkeit von *Isatis tinctoria* ist eventuell auf das fortgeschrittene Altersstadium der gemessenen Pflanzen zurückzuführen.

Tulipa silvestris wurde bereits im März gemessen. Wie bei *Thlaspi montanum* könnte die relativ hohe Epidermistransparenz mit den Lichtverhältnissen der frühen Jahreszeit in Verbindung gebracht werden.

Auffallend hoch für Sonnenpflanzen erweisen sich die Durchlässigkeiten von *Lotus corniculatus* und *Anthyllus Vulneraria*. In alpinen Regionen erreichen sie dagegen wesentlich niedrigere Werte.

Figur 14
Transparenz einer Sonnenpflanze:
Globularia elongata
O = obere Epidermis
△ = untere Epidermis

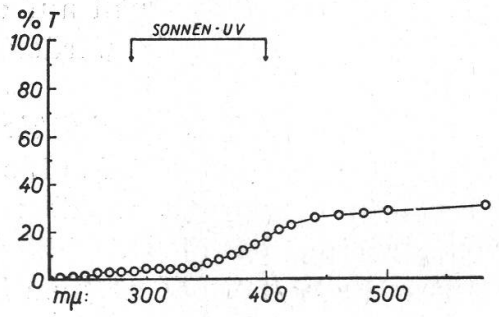


Der errechnete Mittelwert für alle diese Sonnenpflanzen beträgt *9,3 %* (obere Epidermen). Figur 14 zeigt als typische Transparenzkurve einer Sonnenpflanze jene von *Globularia elongata* Hegetschw.

3. Durchschnittstransparenz von mediterranen Sonnenpflanzen

	Obere Epidermis	Untere Epidermis
a) Asphodelus microcarpus Salzm. et Viv.		
4.54. Steinig-trockener Hügel der Montagnettes bei Tarascon, 100 m Höhe .	7,3 %	4,9 %
b) Mesembryanthemum edule L.		
4.54. Felsiger Küstensaum des Mittelmeeres bei Le Lavandou, Côte d'Azur (dreikantiges Blatt, Ober- und Unterseite nicht differenziert)	8,0 %	8,0 %
c) Medicago marina L.		
4.54. Mittelmeerküste bei Le Lavandou .	8,5 %	9,4 %

Leider lassen sich die Epidermen nur bei ganz wenigen mediterranen Pflanzen ablösen. Die Transparenzwerte der drei gemessenen Arten zeigen eine Konstanz, welche dem ähnlichen Lichtklima ihrer Standorte gut entspricht. *Mesembryanthemum edule* wurde nach Basel mitgebracht und hier gepflanzt. Messungen im Juni ergaben eine Durchschnittstransparenz von 6,1 %, also beinahe 2 % tiefer als im April am natürlichen Standort an der Côte d'Azur. Dieser tiefere Wert dürfte mit dem hohen Sonnenstand im Juni zusammenhängen.



Figur 15
Transparenz einer mediterranen Sonnenpflanze:
Mesembryanthemum edule
Die verschiedenen Epidermen der dreikantigen Blätter sind gleichwertig

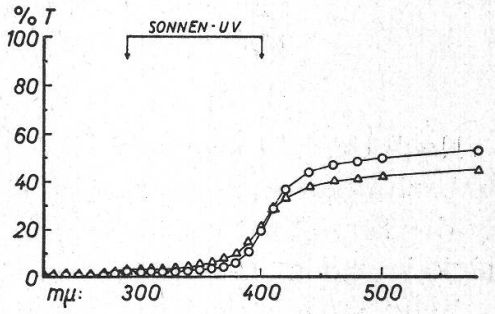
Der errechnete Mittelwert für die drei Arten beträgt *7,9 %*. Figur 15 zeigt im Diagramm die Transparenzkurve von *Mesembryanthemum edule* L.; die verschiedenen Oberflächen der dreikantigen Blätter besitzen gleiche Werte.

4. Durchschnittstransparenz von Alpenpflanzen

	Obere Epidermis	Untere Epidermis
a) Primula Auricula L., 2100 m		
7.54. Stäfelalp, Maderanertal (Uri) . . .	1,5 %	2,0 %
b) Daphne Mezereum L., 1950 m		
7.54. Wie *a*	3,9 %	6,6 %
c) Gentiana verna L., 2100 m		
7.54. Wie *a*	4,5 %	3,7 %
d) Saxifraga Aizoon Jacq., 2500 m		
7.54. Schwarzberg, Maderanertal (Uri) . .	4,9 %	2,9 %
e) Saxifraga Aizoon Jacq., 1950 m		
5.53. Wie *a*	5,7 %	6,7 %
f) Erigeron uniflorus L., 2500 m		
7.54. Wie *d*	5,7 %	9,5 %
g) Campanula thyrsoides L., 2200 m		
7.54. Widderegg, Maderanertal (Uri) . .	7,2 %	22,8 %
h) Anthyllis Vulneraria L., 2100 m		
7.54. Wie *a*	7,7 %	12,1 %
i) Lotus corniculatus L., 1900 m		
7.54. Wie *a*	7,8 %	12,3 %
k) Sempervivum tectorum L., 2100 m		
7.54. Wie *a*	8,4 %	12,3 %
l) Primula viscosa All., 2200 m		
6.54. Val Maighels, Graub.	5,1 %	7,5 %
m) Anthyllis Vulneraria L., 1950 m		
8.54. Klausenpaß, Uri (nur Oberseite) . .	6,5 %	
n) Veronica bellidioides L., 2300 m		
8.54. Wildmatten, Gotthardgebiet . . .	5,3 %	10,1 %
o) Cardamine resedifolia L., 2300 m		
8.54. Wildmatten, Gotthardgebiet . . .	6,7 %	19,0 %

	Obere Epidermis	Untere Epidermis
p) Gentiana punctata L., 2300 m		
8.54. Wildmatten, Gotthardgebiet . . .	2,5 %	8,5 %
q) Gentiana purpurea L., 1800 m		
8.54. Unteralptal, Gotthardgebiet	3,3 %	8,0 %
r) Gentiana lutea L., 1200 m		
7.54. Vogesen	2,0 %	3,2 %

Die Alpenpflanzen zeigen größtenteils so niedrige Transparenzwerte, wie ich sie sonst nirgends feststellen konnte. Der errechnete Mittelwert der 17 aufgeführten Beispiele liegt bei *5,2 %*. Figur 16 zeigt im Diagramm die Transparenzkurven von *Primula viscosa* All.



Figur 16
Transparenz einer Alpenpflanze:
Primula viscosa
○ = obere Epidermis
△ = untere Epidermis

Saxifraga Aizoon auf 2500 m Höhe, Mitte Juli gemessen, zeigte niedrigere Transparenzen (4,9 %) als dieselbe Spezies auf 1950 m Höhe, die schon Ende Mai untersucht wurde (5,7 %). Im Botanischen Garten Basel steigen ihre Durchlässigkeiten um mehr als das Doppelte an (12,0 %).

Bei der grundständigen Blattrosette von *Campanula thyrsoides* erhalten die Blattunterseiten nur sehr wenig direktes Licht, dementsprechend sind ihre Epidermisdurchlässigkeiten sehr hoch (22,8 %).

Anthyllis Vulneraria und *Lotus corniculatus* zählen zu den wenigen für diese Versuche geeigneten Pflanzen, die sowohl im Tiefland wie auch in alpinen Regionen vorkommen. Entsprechend der verschieden intensiven Strahlung zeigen ihre Epidermen eine große Transparenzvariabilität: in Höhenlagen 6,5—7,8 %, im Tiefland dagegen 12—16 % Durchlässigkeit.

Gentiana punctata und *Gentiana purpurea* gehören zu denjenigen Alpenpflanzen, deren Epidermis sich beim Eintrocknen der Präparate stark verändert. Um trotzdem Transparenzwerte dieser schönen und typischen Gebirgsbewohner bestimmen zu können, brachte ich ganze Pflanzen in Rasenziegeln von Wildmatten nach Basel, wo die Präparate am nächsten Tag um 10.30 Uhr entnommen und frisch gemessen wurden. Während die Durchlässigkeitswerte dieser frischen Epidermispräparate 2,5—3,3 % betragen, ergeben eingetrocknete Präparate Transparenzen von ca. 9 %!

Weitere Alpenpflanzen, bei denen das Fluoreszenzphotometer eine starke Zunahme der Epidermistransparenz beim Eintrocknen verraten hatte, sind: *Primula farinosa* L., *Salix retusa* L., *Senecio Doronicum* L., *Veronica alpina* L., *Sempervivum montanum* L.

5. Vergleichende Betrachtungen

Stellt man die mittleren Transparenzwerte der vier untersuchten Gruppen einander gegenüber, so ergibt sich eine Reihenfolge, welche darauf hindeutet, daß mit zunehmender Strahlung die Epidermisdurchlässigkeiten abnehmen:

	Obere Epidermis
Schattenpflanzen	17,8 %
Sonnenpflanzen	9,3 %
Mediterrane Sonnenpflanzen	7,9 %
Alpenpflanzen	5,2 %

Noch deutlicher lassen sich die Gruppen auf Grund ihrer ähnlichen Durchschnittstransparenzen in Tabelle 14 erkennen: je mehr die Strahlung der Standorte zunimmt, um so niedriger erweisen sich die Durchlässigkeiten der oberen Blattepidermen. Während die Streuung bei den Schattenpflanzen groß ist, liegen die Werte der Alpenpflanzen gedrängt zwischen 1,5 und 8,4 %.

Die Untersuchung der Transparenzverhältnisse an Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte zeigt, daß alle diese Arten eine der Strahlung entsprechende Ultraviolettabsorption besitzen. Mit Hilfe des Kleinquarzspektrographen nach Lautenschlager (1954) wurde die kurzwellige Sonnenstrahlung zahlreicher natürlicher Standorte gemessen. Figur 17 zeigt zwei Sonnenspektren um die Mittagszeit im Juni und Ende August. Gleichzeitige, mit der betreffenden Sonnenemission aufgenommene Absorptionsspektren von Blattepidermen bei *Vicia Faba* und *Gentiana asclepiadea* L. bestätigen die starke Filterwirkung dieses Blattgewebes unterhalb von 400 mμ.

Die Resultate dieser ökologischen Messungen decken sich völlig mit meinen Beobachtungen an *Vicia Faba:* hier wie dort kommt eindeutig die weitgehende Beziehung der Epidermistransparenz zur einwirkenden Strahlung zum Ausdruck.

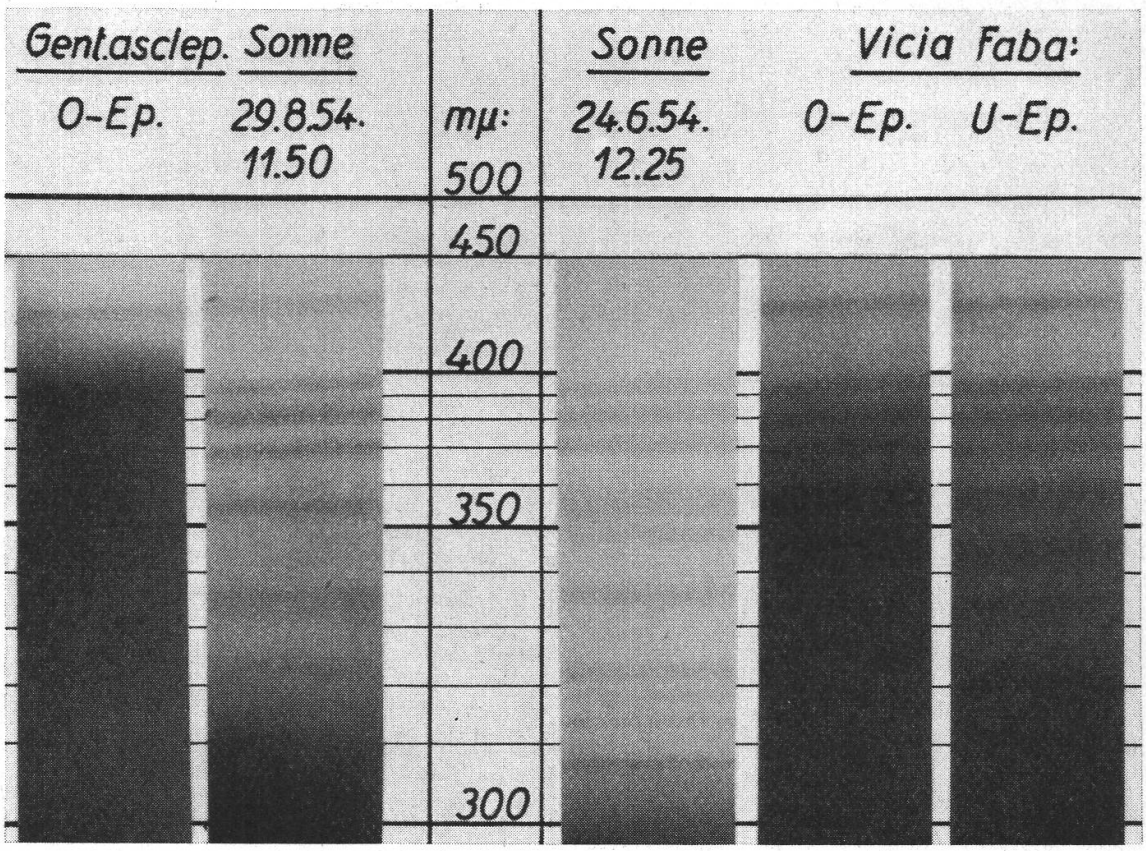
Die Transparenz der Blattepidermen für kurzwellige Strahlen wird so oft und stark in Einklang gefunden mit dem jeweiligen örtlichen Strahlungsklima, daß es sich bei dieser erstaunlichen Reaktionsfähigkeit der Epidermiszellen kaum um eine zufällige Nebenerscheinung ohne Bedeutung für die Pflanze handeln kann. Viel eher muß man vermuten, daß diese ständig regulierte Filterwirkung dazu dient, *die ultravioletten Strahlen vom Assimilationsgewebe fernzuhalten.* Dabei muß die Möglichkeit offen gelassen werden, ob die Pflanze dieses absorbierte kurz-

Tabelle 14
Durchschnittstransparenz oberer Blattepidermen von Pflanzen verschiedener ökologischer Standorte

%	Schattenpflanzen	Sonnenpflanzen	Mediterranpflanzen	Alpenpflanzen
1				
2				*Primula Auricula*
3				*Gentiana lutea* *Gentiana punctata*
4				*Gentiana purpurea* *Daphne Mezereum*
5		*Saponaria officinalis* *Reseda Luteola*		*Gentiana verna* *Saxifraga Aizoon* *Primula viscosa*
6				*Veronica bellidioides* *Saxifraga Aizoon* *Erigeron uniflorus*
7		*Globularia elongata* *Muscari armeniacum* *Reseda lutea*		*Anthyllis Vulneraria* *Cardam. resedifolia*
8		*Iris pallida*	*Asphodel. microcarpus*	*Campanula thyrsoides* *Anthyllis Vulneraria* *Lotus corniculatus*
9		*Isatis tinctoria*	*Mesembry-anth. edule* *Medicago marina*	*Semperviv. tectorum*
10		*Lactuca Serriola*		
11				
12	*Daphne Laureola*	*Lotus corniculatus*		
13		*Tulipa silvestris*		
14	*Polygonatum multiflorum*			
15				
16		*Lotus corniculatus* *Anthyllis Vulneraria*		
17				
18	*Asperula odorata* *Vinca minor*			
19	*Lathyrus vernus*			
20				
21				
22	*Asarum europaeum*			
23				
24	*Thlaspi montanum*			

Lichtklima:
→ Strahlung zunehmend →

wellige Licht nicht eventuell in einer uns noch unbekannten Weise ausnützt.



Figur 17
Vergleich von ultravioletten Sonnenspektren am natürlichen Standort mit Absorptionsspektren von Blattepidermen bei:
Gentiana asclepiadea (Montagnes de Moutier, Höhe 1000 m),
Vicia Faba (Basel, Höhe 270 m)

Zusammenfassung

1. Die pflanzlichen Blattepidermen weisen *ultravioletten* Strahlen (220—400 mμ) gegenüber geringe Transparenz auf; ihre Durchlässigkeit für *sichtbares* Licht ist bedeutend höher.
2. Die Ultraviolett-Transparenz der Blattepidermen ist variabel: sie entspricht den örtlichen Strahlungsverhältnissen. Untere Epidermen plagiotroper Blätter sind durchlässiger als solche der stärker belichteten Oberseiten. — Schattenblätter besitzen durchlässigere Epidermen als Sonnenblätter. — Bei Flachlandpflanzen sind sie durchlässiger als im Hochgebirge. — Im Winter erweisen sich die Epidermen durchlässiger als im Sommer. — Bei düsterem Himmel sowie am frühen Morgen sind sie durchlässiger als bei klarem Sonnenschein um die Mittagszeit.

3. Die Epidermistransparenz wird aber auch höher infolge der Blattalterung.
4. Die Filterwirkung für Ultraviolett kommt durch verschiedene im Zellsaft gelöste Stoffe zustande; ihre Zusammensetzung wechselt bei den einzelnen Arten. Die Ultraviolettabsorption der Zellwände und auch der Kutikula ist von geringerer Bedeutung.
5. Die Stoffe der Epidermis, welche Ultraviolett absorbieren, werden durch Einwirkung des *sichtbaren Lichts* gebildet: es sind Produkte der CO_2-Assimilation. *Ultraviolette* Strahlen vermögen diese Filterstoffe *nicht* zu bilden.
6. Beim Sonnenlicht ist jede Steigerung der Intensität im Ultraviolett auch mit einer Zunahme der sichtbaren Strahlung verbunden; dadurch ergibt sich eine automatische Regelung der Dichte des Ultraviolettfilters entsprechend dem jeweiligen Lichtklima.
7. Da die Ultraviolett-Transparenz durch die Intensität der Sonnenstrahlung bestimmt wird, vermittelt sie ein genaues Bild vom Strahlungsklima eines Standortes. Dementsprechend finden sich bei Alpenpflanzen die niedrigsten Epidermistransparenzen, bei Schattenpflanzen dagegen die höchsten Werte.
8. Die Fähigkeit der Epidermis, die Ultraviolettdurchlässigkeit des Zellsaftes innert kurzer Zeit zu verändern, läßt einen intensiven Stoffwechsel in der Blattepidermis vermuten.

Die vorliegende Arbeit wurde an der *Botanischen Anstalt der Universität Basel* ausgeführt. Dem Vorsteher dieses Institutes, Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber, möchte ich herzlich danken, daß er mir Untersuchungen in diesem interessanten Neuland der Photobiologie ermöglichte. Ganz speziell sei ihm gedankt, daß er mir ein Quarzspektrophotometer während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen zur Verfügung stellte; nur dadurch war es möglich, die Resultate meiner Arbeit mit mehr als 48 000 Messungen zu belegen.

Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. P. Metzner aus Gatersleben, Deutschland, für die wertvollen Hinweise und für das Interesse, welches er meiner Arbeit entgegenbrachte.

Auch für die freundlichen Ratschläge und Anregungen von Herrn Prof. Dr. A. Staffe, zurzeit in Bogotá, Kolumbien, sei hier mein herzlichster Dank ausgesprochen.

Vor allem aber möchte ich meinem Mann für das Verständnis und für seine Mithilfe danken, die wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beitrugen.

Literatur

Baumert, Kurt (1909). Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtung an grünen Blättern. Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, **9,** 88—161.

Benedict, Harris M. (1934—35). Effect of Ultraviolet-Radiation on Growth and on the Calcium and Phosphorus Contents of Plants. Bot. Gazette, **V,** 96, 330—341.

Biebl, Richard (1942). Wirkung der UV-Strahlung auf Alliumzellen. Protoplasma, **36,** 491—513.

— (1943). Wirkung der UV-Strahlen auf die Plasmapermeabilität. Protoplasma, **37,** 1—24.

— (1952). Ultraviolettabsorption an Meeresalgen. Bericht d. Deutsch. Bot. Ges., 1952, **65,** 2.

Blinks, L. R. (1954). The Photosynthetic Function of Pigments other than Chlorophyll. Annual Review of Plant Physiology, **5,** 93.

Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie. Wien, Springer-Verlag, 1951.

Bünning, E. (1933). Grundlagen der Strahlenwirkung. Fortschritte der Botanik, **3,** 63—82.

— (1936). Strahlenphysiologie. Fortschritte der Botanik, **6,** 104—124.

— (1937). Strahlenwirkung. Fortschritte der Botanik, **7,** 159—176.

— (1938). Strahlenwirkung. Fortschritte der Botanik, **8,** 162—165.

— (1947). In den Wäldern Nord-Sumatras. Ferd. Dümmlers Verlag, Bonn.

— (1948). Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, 2. und 3. Bd., 323.

Collaer, Paul (1940). Le rôle de la lumière dans l'établissement de la limite des forêts. Ber. d. Schw. Bot. Ges., **50,** 500—516.

Denffer, von, Dictr. (1951). Blühförderung durch UV-Bestrahlung. Naturwissenschaften, **38,** 24, 564.

Dorno, C. (1911). Studien über Licht und Luft des Hochgebirges. Viehweg, Braunschweig.

— (1919). Physik d. Sonnen- u. Himmelsstrahlung. Viehweg, Braunschweig.

Egle, Karl (1951). Photosynthese bei geringen CO_2-Partialdrücken. Naturwissenschaften, **38,** 15, 350.

Errera, Maurice (1953). Mechanisms of Biological Action of Ultraviolet and Visible Radiations. Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry, **3,** London.

Freytag, H. (1933). Zur Kenntnis der UV-Strahlenwirkung auf Blätter und Fruchtschalen. Beiheft Bot. Centralblatt, I. Abt., **51,** 408—436.

Gabrielsen, E. K. (1948). Influence of Light of Different Wavelength on Photosynthesis in Foliage Leaves. Physiologia Plantarum, **1,** 113—123.

Gilles, E. (1932). Kleine UV-Bestrahlungsdosen auf Keimpflanzen verschiedenen Stadiums. C. R. Séance Soc. Biol. Paris, **109,** 739—742.

— (1938). Effets des rayons UV sur les végétaux supérieurs. Diss., Lyon.

— (1939). Influence des rayons UV sur la chlorophylle et son développement. Bull. Soc. Bot. France, **86** (3/4), 140—145.

— (1936). UV-Absorption von Zellophan, Zellschichten und pflanzlichen Organen. C. R. de l'Acad. d. Sciences, **202,** 968.

Götz, F. W. P. (1954). Klima und Wetter von Arosa. Heß, Frauenfeld.

Hann, von (1915). Lehrbuch der Meteorologie.

Hegi. Flora v. Mitteleuropa, **4,** III, 1556; **5,** IV, 2443.

Hügi, Emil (1942). Strahlenbiologische Versuche an *Vicia Faba* in verschiedenen Bereichen des UV. Diss., Bern.

Kluyver, A. J. (1911). Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akademie d. Wissenschaft, Mathemat.-Naturw. Kl., **120,** Abt. 1, H. 1—10, 1139.

Koller, Lewis R. (1952). Ultraviolet Radiation. New York, John Wiley & Sons, Inc.

Lautenschlager, E. (1954). Ein neuer Kleinquarzspektrograph. Naturwissenschaften, **41,** 2, 34.

Lohr, P. L. (1919). Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Diss., Basel.

Masure, M. P. (1932). Effect of Ultraviolet Radiation on Growth and Respiration of Pea seeds. Bot. Gazette, **93,** 21—41.

Metzner, P. (1930). Über das optische Verhalten der Pflanzengewebe im langwelligen UV, 350—400 mμ. Planta, **10,** 281—313.

— (1936). Über Stoffwechseländerungen in geotropisch gereizten Wurzeln von *Vicia Faba.* Jahrb. f. wiss. Bot. Pringsheim, **83,** 781—807.

Montfort, Camille (1950 *a*). Zur Frage der Atmungssteigerung grüner Laubblätter durch UV-Bestrahlung. Planta, **38,** 119—122.

— (1950 *b*). Reversible photochem. Chlorophyllzerstörung an besonnten Laubblättern von Aurea-Formen und ihre Beziehungen zu Strahlenklima und Erbgut. Planta, **38,** 516—520.

— (1950 *c*). Beziehungen zwischen der Mächtigkeit des cuticulären Hautfilters und der relativen Depression des Chlorophyllspiegels in stark besonnten Geweben. Planta, **38,** 499—502.

— (1950 *d*). Photochem. Wirkungen des Höhenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel- und Hochgebirge. Zeit. f. Naturforschung, **5 b,** 221 bis 226.

— (1952 *a*). Zeitphase im Jahreslauf des lichtökologischen Chlorophyllspiegels beim photostabilen Laubblatt. Beitr. z. Biologie d. Pfl., Berlin, **29** (1), 106—128.

— Felgner, Isolde, und Müller, Ludwig (1952 *b*). Differenzfilterversuche über die wirksamen Strahlenbereiche bei der Chlorophyllzerstörung im Gewebe von Tiefen-Laminarien. Ztschr. f. Botanik, **40,** 173—186.

Mörikofer, W. (1939). Meteorologische Strahlungsmeßmethoden. Handb. d. biolog. Arbeitsmeth., Abt. II, Teil 3, 4005—4245.

Müller, Hugo (1915). The Occurrence of Flavone as the Farina of the Primula Journ. Chem. Soc., **107,** 872—880.

Pirschle, Karl (1941). Weitere Beobachtungen über den Einfluß von langwelliger und mittelwelliger UV-Bestrahlung auf höhere Pflanzen. Biolog. Zentralblatt, **61,** 452—473.

Popp, H. H., und Brown, F. (1933). Übersicht der neueren Werke über Wirkung des UV auf Pflanzen. Bull. Torrey Bot. Club, **60,** 161—210.

Pringsheim, N. (1879/81). Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., **12,** 288—437.

Richter, Oswald (1935). Induktion der Zerstörung und Erhaltung des Chlorophylls sowie der Assimilation durch UV-Strahlen über 300 mμ bei Verwendung sehr starker Hg-Lampen. Akad. d. Wissensch. Wien, Math.-Naturw. Abt., **144,** H. 1 bis 10, 157—186.

Schloemer, W. (1938). Spektrale Messungen der UV-Himmelsstrahlung. Naturw. Ztschr., **III,** H. 2.

Seemann, Felix (1950). Der Einfluß der Wärme und UV-Bestrahlung auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Protoplasma, **39,** H. 4, 535.

Schanderl, Hugo (1933). Über die Strahlungsdurchlässigkeit von Blättern und Blattgeweben. Planta, **18,** 3, 700—748.

Schroeter, C. (1926). Das Pflanzenleben der Alpen. Raustein-Verlag, Zürich.

Schulze, J. (1910). Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280 mμ auf Pflanzenzellen. Beiheft z. Bot. Zentralbl., **25,** Abt. 1, 31—60.

Seybold, A. (1932). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter (I). Planta, **16,** 195—225.

— (1933). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter (II). Planta, **18,** 479—508.

— (1936). Über den Lichtfaktor physiologischer Prozesse. Jahrb. f. wiss. Bot. Pringsheim, **82,** 741—792.

— (1936). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. Planta, **21,** 251—265.

Shibata, Yuji, und Kimotsuki, Kenshô (1922/23). Über die Absorptionsspektren der Pflanzenfarbstoffe der Flavonreihe. Acta Phytochimica, Vol. **I,** 91—104, Tokio.

Single, B. N., Kapoor, G. P., und Chondhri, R. S. (1936). Wachstumsstudien in bezug auf UV-Bestrahlung. Bot. Gazette, **97,** 649—665.

Stocker, O. (1949). Grundlagen einer naturgemäßen Gewächshauskultur. Stuttgart.

Stoklasa, Julius (1911). Über den Einfluß der UV-Strahlen auf die Vegetation. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Math.-Naturw. Abt., **120,** Abt. 1, H. 1—10, 195—216.

Tanada, T., und Hendricks, S. B. (1953). Photoreversal of UV-Effects in Soybean Leaves. American Journ. of Botany, **40,** Nr. 8.

Tasaki, Tomokichi (1924/26). Über die Absorptionsspektren der Pflanzenfarbstoffe der Flavonreihe. Acta Phytochimica, **II,** 119—128, Tokio.

Ursprung, A., und Blum, G. (1917). Über die Schädlichkeit ultravioletter Strahlen. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., **35,** 385—402.

Weintraub, Robert L. (1944). Radiation and Plant Respiration. Bot. Review, **10,** 383—445.

Wuhrmann-Meyer, K. (1941/42). Untersuchungen über die Absorption von UV-Strahlen durch Kutikular- und Wachsschichten. Planta, **32,** 43—50.

Anhang

Transparenzmittelwerte (in %) von je 3—5 gleichwertigen Blattepidermen

O = Obere Epidermis
U = Untere Epidermis

Transparenzwerte von *Vicia Faba*

mμ	Normale Epidermis		Alte Blätter		Extremwerte: niedrigste Transparenzwerte (medit. Standort)		Extremwerte: höchste Transparenzwerte (Klimakammer)		Zellsaftauszug	Zellsaftfreie Epidermis
	O	U	O	U	O	U	O	U	O	O
220	0,6	4,3	5,5	8,5	0,5	1	10	8,5	41	22
230	1,2	6,3	9	13	1	1,5	14	12	50	28
240	3,7	13	17,5	23,5	2,5	4	26,5	24	63	36
250	5,6	16	25	32	3,5	6	34	35	61	41
260	4,6	15	24,5	31,5	3	5	32	34	50	42
270	3,2	12,6	21,5	28,5	2,5	4,5	29	30	47	42
280	4,2	14	20	26	3	5	28,5	28	60	44
290	7,5	18	22	28	4,5	6,5	34	34	65	46
300	14,5	27	30	35,5	8	11	50	48,5	69	50
310	15	28	33,5	39,5	9	12	54	54	67	52
320	12,7	26,3	35	41,5	8	11	54,5	54	65	53
330	10,6	24,6	36	42,5	7	11	54	54	63	54
340	9	23,6	36,5	43	7	10,5	54	54	61	55
350	8,5	23	37,5	44	7	10,5	54	54	61	56
360	8,7	23,6	38	45	7	11	54,5	54,5	65	57
370	10	25,3	39	47	8	12	56	55	72	58
380	14	28	42	48	10,5	14,5	58	57,5	83	59
390	21,5	33,3	45	51	15	18,5	61	60	91	60
400	34,7	41	48,5	53	25	26	63,5	62	95	60
410	45,7	48,6	50	55	37	34	64,5	63	97,5	61
420	54,2	55	51,5	55	46	40	65	64	98	61
440	60,5	59	53	57	52	45	66	65	98	62
460	62,5	60	54	58	56	47	67	65	98	62
480	62,2	60,6	55	59	57	48	67	65,5	98	62
500	64,2	61,6	55	59	58	50	68	66	98	62
580	66,2	62,6	57	61	58	50	68	66,5	98	63

Transparenzwerte von Schattenpflanzen

mμ	*Daphne Laureola*		*Polygonatum multiflorum*		*Asperula odorata*		*Vinca minor*		*Lathyrus vernus*		*Asarum europaeum*		*Thlaspi montanum*	
	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U
220	0,5	1	1	7,5	0,8	5	0,3	2,6	3,5	8,5	1,3	3,5	2,4	2,7
230	1	2,6	2	11,5	1,9	7,5	0,6	5	5,5	12	2,5	6,3	4,4	4,6
240	3	6,1	5	18	3,5	10,5	1,3	6,6	9,5	17,5	5,6	11,6	8,2	8,2
250	4	8,1	9	22	5,7	12,5	3,6	10,6	11	20,5	8,6	15,6	11,5	11,7
260	2	6,6	8	20	7,7	14,7	8,6	19	10	20	11	17	10,5	11,5
270	1,5	4,6	6	17,5	8,7	15,5	10,3	24	8,5	18	14,3	18,3	8,5	10,5
280	2	5,6	5	18	9,2	16,2	8,3	22,6	12	21	16,6	19,3	10,6	12
290	4	7,6	7	22	9,2	16,5	6	20	14,5	23	17,6	22,6	16	16,1
300	5,6	10	7	25,5	9,2	16,7	5	18,6	14,5	24,5	18	27,3	20,2	20,5
310	5	9,6	7	26	8,5	16,7	5	19,3	13,5	25	17,3	28,3	21	22,5
320	4	9	6	25	8,2	16,7	4	19	12	24,5	16,3	29,3	18,5	22
330	4	9	6	25	8	17	5	20	11,5	24,5	14,6	29	16,3	22
340	5	10,3	6,5	27	9,2	17,7	7,6	22,6	12	25	14,3	29	16	22,2
350	6,6	12,5	8,5	29	11,7	21	12	28,6	13,5	26	16	29,6	17	23,7
360	9	15,6	11,5	30,5	16,7	25,5	19,3	36	15,5	27,5	19,3	30,3	19,9	26
370	12,6	19,6	15,5	35,5	22,5	31,2	27	42,3	18,5	29,5	23,3	31,6	24,2	28,5
380	19,6	25,6	21,5	39	29	37,2	34,6	46,3	24	33	28	33,6	31	32,5
390	27	31	30	43	35	42	41,3	50,6	33,5	40	34	36	38,2	36,5
400	36,6	37,6	40	46,5	42,2	46,5	47,3	53,6	44	48	41,3	39	43,7	39,2
410	43,6	41,6	47,5	48,5	48,2	49,7	50,3	55,6	51,5	53,5	49	41,6	47	40,5
420	48	44,3	52,5	49,5	52,7	52	52,3	56	54,7	57	56	45	48,5	41,5
440	52,3	46,6	58,5	51	58	53,5	53,6	57	56,5	60	62,6	49	50	41,7
460	54	47,6	61	52,5	60,5	55,5	55	57	59	61,5	65,3	50,6	51,2	43,2
480	55,3	49,6	62	56	61,5	57	55,6	59	60,5	62	66,6	52	52	44
500	56,6	50,3	63	57	62,5	58,2	56,6	60	61,5	62,5	67,3	52,6	52,2	44,5
580	58,6	52	65,5	59,7	63,7	61,5	58,3	62	65	63,5	68,3	54,3	54	47,5

Transparenzwerte von Sonnenpflanzen

mμ	*Saponaria officinalis*		*Reseda Luteola*		*Reseda lutea*		*Lactuca Serriola*		*Lotus corniculatus*		*Globularia elongata*		*Isatis tinctoria*	
	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U
220	0	1	0	0	0	3,5	2,1	1,6	1,5	6	0	0	0,9	2,5
230	0	2	0	0,4	0,6	5,3	3,2	2,2	2,3	7,7	0	0	1,7	3,7
240	0,4	4,3	0,5	0,9	1,3	8,6	4,3	3,6	5	11	0	0	2,7	6,2
250	1	6,3	1	1,3	2,3	12,6	5,2	4,2	7,3	13,5	0	0	4	8,7
260	0,7	5,3	1	1,1	2	13	6,2	5,2	7,3	14,5	1	1,7	4,2	10
270	0,4	4,3	1	1,1	2	12	7,4	5,6	6,5	13,5	2,2	4,5	4,2	10
280	0,6	4,6	2	1,8	4	13,6	7,2	5,8	7,5	14	2	4	4,2	10
290	1,3	6,6	4	4	6	15,3	6,8	5,2	7,5	15	2,3	4,3	6	11
300	2	8,3	4,5	5,5	6,6	16	6,6	5,2	7,5	15,3	3,5	5	7	11,3
310	1,8	8	4	6	5,6	16	6,3	5,2	6,5	15,3	4,5	5,5	7	11,3
320	1,2	7	3	5,1	4,6	16	6,1	5	6	15,5	3,5	5	6,5	10,7
330	0,8	6	1,5	4,3	4	16	5,7	4,7	6,5	16	2,5	4,7	6,3	11
340	0,7	6,3	1	3,8	4	18	5,7	4,7	8,5	17,5	2,3	5	6,7	12,2
350	0,8	7	1	3,5	4	19,6	6,8	5,6	10,5	19	2,2	6	7	14,2
360	1,4	9	1	3,8	4	22	8,7	7,2	12,5	20,5	2,6	8	8	16
370	3	12	2	5,3	5	24,6	11,4	9,7	14,5	22	4,5	11,2	9,5	18
380	6,3	17,3	5	7,8	7	28,6	14,4	12,2	17	24	8	17	11,7	20
390	13,6	25	11	12,6	12	34	17,8	15	21	26,5	15	25	14,7	22,5
400	27,3	34	24	20	20	39	22	18,5	26,5	30	26	35	18	26
410	32,6	40,3	38	27,6	31	43	25,2	21,5	32,5	34	37,5	44	22,7	29
420	37,6	43,3	49	34	42,6	45	27,8	24,2	38	37,5	46	48	27,7	32
440	41,3	46	60	40	56	48	31,4	27,5	43	41	53,5	53	34	35,2
460	43,3	46,6	64	42	59	48	33,4	30	45	42,5	56	55	36,5	37
480	44,3	48	65	43,3	60,6	49	34,8	31,2	46,5	43,5	57	56,5	37,7	38
500	45,3	48,3	65,5	44	61	50	35,8	33	47	44	58	57	39,5	39,7
580	46,3	49,3	66	46	62,6	51	40,2	38	50,5	46,5	60	58,7	41,5	42,2

Transparenzwerte von Sonnenpflanzen (Fortsetzung)

mμ	*Muscari armeniacum*		*Tulipa silvestris*		*Iris pallida*		*Anthyllis Vulneraria*	
	O	U	O	U	O	U	O	U
220	0	0	0,5	0,3	0	0	5	6
230	0,5	0,4	2,5	1	0,3	0,1	6,1	9
240	1,4	1,2	5	3	1	0,7	9	16
250	1,5	1,6	5	3,5	1,7	1,5	10,2	23
260	1,2	1,1	4,5	3	1	1	9,5	22,5
270	0,7	0,7	5	3,1	0,5	0,5	9,5	18,5
280	1,4	1,4	7	5	1	1	12,5	18,5
290	2,5	2	11,1	8,1	2,3	2	14,5	17
300	3,4	2,7	13,1	10,1	3	2,7	14,5	15
310	3	3	13,3	11	3	2,3	14,1	15
320	2,2	2,2	13,3	11	2,3	2	13,1	13,7
330	1,7	2	12,5	10,1	1,7	1,7	12,7	16,5
340	1,7	1,7	11	9	1,7	1,7	12,6	22,7
350	1,7	2,1	10	8	2,3	2,3	12,6	28,5
360	2,7	3	9,6	8	3,5	3,5	13,7	33,5
370	4,5	5,5	10	8	6	5,5	15	37,5
380	9,5	10	11,6	10	12	10	18,5	43,5
390	18	19	14,3	12,6	20,5	16	22,7	50
400	30	29	19,6	18,6	29	27,5	28,5	56,5
410	38,5	37	27,6	28,6	34	31,5	34,7	60,5
420	44	42	37,6	33,6	37	34	40	62
440	51	48	46	40,3	39	36	45,5	64
460	52,5	50	47,3	42,3	40	37	47	65
480	54	51	49,6	44	41,5	37,5	47,5	65,5
500	55	51,7	51	44,6	42,5	39,5	48,2	66
580	58,5	54,5	52,6	46,6	45	42	50	66

Transparenzwerte von mediterranen Sonnenpflanzen

Asphodelus microcarpus		*Mesembryanth. edule*	*Medicago marina*	
O	U	O	O	U
0,6	0,3	0	1	0
1,1	0,6	0	1	1
2,5	1,5	0,5	2	2
3,6	1,8	1	3,5	4
3,6	1,8	2,6	4	5
3,6	1,8	2,9	4	5
3,6	2,3	2,7	5	5
4,3	2,5	2,9	6	6
4,5	2,6	4,1	7	7
4,5	2,6	4,3	7	7,5
4,3	2,5	4,3	7	7,5
4,3	2,5	4,5	7	8
4,6	2,5	5,3	7	9
5,5	3,0	6,6	8	9
6,3	3,6	8,5	8	10
8	5,1	10,3	8	10
10,6	7,1	12,3	10	11
13,3	10,3	14,8	12	13
17,5	15	17,8	16	15
21,6	19,1	20,6	22	17
25,3	23	23	28	20
30	27	25,8	35	22
31,8	29	27,1	39	24
32,6	30	28	40	25
33	30,6	28,7	41	25
35,6	33,6	30,5	43	27

Transparenzwerte von Alpenpflanzen

mμ	*Primula Auricula* 2100 m		*Daphne Mezereum* 1950 m		*Gentiana verna* 2100 m		*Saxifraga Aizoon* 2500 m		*Saxifraga Aizoon* 1950 m		*Erigeron uniflorus* 2500 m		*Campanula thyrsoides* 2200 m		*Anthyllis Vulneraria* 2100 m	
	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U
220	0	0	0,5	1	0	0	0	0	0	0	0	0,5	1,1	6,5	1,8	2,6
230	0	0	0,6	1,8	0	0	0,2	0	0	0,5	0,4	1,1	2	9,5	2,5	4,3
240	0	0	1,1	2,8	0	0	1	0,2	0,5	1	0,7	1,8	3,6	14,5	3,8	6,6
250	0	0	1,1	3	0,3	0,2	1	0,4	1	1,5	0,7	1,8	4,1	17,5	3,8	7,1
260	0	0	0,8	2,6	0,3	0,3	1	0,4	0,8	1,2	0,4	1,3	3,6	16,5	3,3	6,1
270	0	0	1,1	3	0,5	0,4	1	0,5	0,7	1,2	0,4	1,3	3,5	16	3,6	6,6
280	0,1	0	1,1	3,5	1	0,8	1	0,5	0,6	1,2	1	2,5	5,5	18	5	9
290	0,5	0,5	1,8	4	1,8	1,3	1,1	1	1	1,9	2	4,6	6,8	19	7,1	10,6
300	0,8	1	1,8	4,3	3	2,3	2	1	1,8	2	3,5	6,1	7	18,5	8	11
310	1	1	1,6	4,1	2,8	2,3	2,6	1,3	3	3	3,5	6,8	6,5	17,5	8	10,3
320	1	1	1,5	4,1	2,8	2,3	3,8	1,8	4,6	4,2	3	6,5	6,3	17,5	7,5	9,8
330	1	1	1,6	4,1	2,5	2,3	5	2,1	6	6,9	2	5,6	6	18	7,1	9,8
340	1	1	1,8	4,6	2,8	2,8	5	2,5	6	7	2	5,6	6	20	6,5	10
350	1	1	2,3	5,3	3,3	3	5	2,6	6	7,5	2	6,3	6	21,5	6,3	10
360	1,1	1,7	2,8	6,5	3,6	3,6	5	2,8	6	7,5	3	7,6	6	23	6,1	10
370	1,3	1,7	4	7,3	4,2	4	5,3	3,1	6	8	5	9,8	6,3	25	6,5	11
380	1,8	2,5	5	9	5,6	4,6	6	3,8	7	9,5	8	13	7,6	28	7,8	13
390	2,6	4,5	8,3	11,3	8,6	6,3	7,6	5,3	9	11	13,5	17,3	9,6	31	9,6	16,8
400	5,3	7,5	14,3	15,3	13,6	10	11,5	8,1	13	13	21	25	13,3	35,5	13,1	23,3
410	10	12,5	22,3	19,6	21	17	17,3	13	18	20	29	32	18,6	41	17,6	31
420	17,3	17,5	31,6	24,3	27,3	23,3	25	19	24	24	35,5	38	25	46	23	39,6
440	29	23,5	40	28,3	37	33,6	34,6	25,3	31	29	45	44,3	34	52,5	33,3	50,6
460	32,6	27	42,3	30	40	39	37,3	28	33	29	48,3	46,6	39,3	55	37,6	53,6
480	34	28	44,3	32	41,8	41,3	38	28,3	34	31	50	47,3	41	55	38,6	54,3
500	34,6	30	46,6	34	42,8	42	38,3	28,6	34,5	31	51	49,3	42	56	40	55,3
580	37,6	34,5	50,6	36,3	44,3	44	39,6	30,3	36	32	52,5	50	44,3	57	43,3	56,6

Transparenzwerte von Alpenpflanzen
(Fortsetzung)

mμ	*Lotus corniculatus* 1900 m		*Sempervivum tectorum* 2100 m		*Primula viscosa* 2200 m		*Veronica bellidioides* 2300 m		*Cardamine resedifolia* 2300 m		*Gentiana punctata* 2300 m		*Gentiana purpurea* 1800 m		*Gentiana lutea* 1200 m	
	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U	O	U
220	1,5	2,5	0,8	0,8	0	0	0,6	1,6	0,2	1,6			0,5	1	0	0,2
230	2,3	4	1,1	1,6	0	0	1	2,2	0,5	1,8			0,5	1,5	0	0,3
240	3,5	6,1	2,3	3,1	0	0	1,6	4	1,5	3,8			1	2,5	0	0,5
250	4	7,6	3	4,6	0	0	2,3	5,6	1,8	7,6			1	3	0	0,5
260	3,3	7,6	3,3	5	0	0	2,8	6,3	1,5	9			1	3,5	0	0,5
270	3,8	7,5	2,8	5	0	0	2,8	6	2	9			1	3,5	0	0,6
280	5,6	8,6	4,1	5,8	0,4	0,7	2,8	6	4,6	13			1	4	0,5	1,3
290	7,1	9,3	5,3	7,6	1,7	1,8	3	6,5	7,6	15,3	1,2	5	1,2	2,5	1	1,6
300	7,6	9,1	6,5	9	1,7	3,3	4	8	8,6	18	1,7	7	1,5	3	1,2	2,5
310	7,3	8,6	6,8	10	2,1	4,2	4,3	8,8	7,3	17,3	1,7	7	1,7	3,5	1,2	2,3
320	6,6	8,3	6,6	10	2,1	4,2	4,1	8,3	5,6	15,6	1,7	6,5	1,5	3,5	1,2	2,3
330	6,3	8,3	6,6	10,6	2,1	4,6	3,5	8,1	4,8	14	1,5	6	1,5	4	1,2	2,3
340	6,1	9,6	6,6	11	2,5	5,2	3,5	8,1	4	13,6	1,2	5,5	1,5	5	1,2	2,3
350	6	11	6,6	11	3	6,1	3,6	8,3	3,3	14	1,2	5,5	1,5	5,5	1,2	2,3
360	6,3	12,3	7,6	12	3,7	6,5	4,3	9,1	3,6	15,3	1,7	5,5	2	7	1,3	2,5
370	7,1	13,5	8,3	12,6	4,3	8,1	5,3	10,5	4,8	17,3	2	6	2,5	9	1,8	3
380	8,3	16	9,6	14	6,3	10,2	6,6	12,1	6,6	22,3	3	7	4	12	2,3	4
390	10,6	18,6	12,3	17,6	10,5	15	9,1	15,1	9	29	4,7	10	7	17	4	5,6
400	14,8	23,3	18	22,3	19,2	21,7	12,5	19,3	16	36,6	9,2	17	15	24	6,3	8,3
410	20,3	27,3	25	28	28,7	28,5	19	24,6	26	43			27	31	11,3	13
420	26	31,6	32	33,3	36,5	34	25,3	29	40	46,6			44	37	17,3	18
440	34,3	38,3	39,6	38,3	43,5	38,2	34	35	48,6	50			47	43	26	26,3
460	37,6	42	41,3	40	46,7	40,5	37	37,5	52,3	51			50	45	30,3	30
480	39,6	43,3	42	40,6	48	41,2	38,3	39,3	53,6	52			51	46	33	31
500	40,6	45	41,6	40,6	49,5	42,2	39,3	40,3	54,3	52,6			52	47	35	33
580	43	48,6	42	43	53	44,5	41,3	43	55,3	53,3			55	50	41,6	38