

Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen.

Von Wilh. Vischer.

(Mit 51 Abbildungen im Text.)

Die vorliegende Arbeit behandelt den Einfluß feuchter Luft auf die Gestaltung xerophiler Pflanzen; es soll hauptsächlich versucht werden, festzustellen, welcher Natur diese Einwirkung ist, ob die Luftfeuchtigkeit durch andere Agentien ersetzt werden kann, und ob diesen ein gemeinsamer, ausschlaggebender Faktor zugrunde liegt. Seit den Untersuchungen von Stahl¹⁾ über die Verschiedenheiten, die an Individuen ein und derselben Art auftreten (z. B. Buchen, *Fagus silvatica*), je nach der Lichtintensität, denen sie ausgesetzt sind, ist in zahlreichen Arbeiten der Einfluß von Licht und Luftfeuchtigkeit möglichst getrennt behandelt worden. Es zeigten sich im Experiment diejenigen Charaktere plastisch, die bereits früher von Areschoug²⁾, Tschirch³⁾ und anderen als epharmonische, d. h. als in Beziehung zum physikalischen Medium stehende, erkannt worden waren, und die von Art zu Art zu wechseln pflegen⁴⁾. Es sind in erster Linie die Membranverdickungen, die Ausbildung des Assimilationsgewebes usw., auf die diese beiden Faktoren, im ganzen in gleichsinniger Weise einen Einfluß auszuüben scheinen⁵⁾.

Besonders ausgeprägt ist diese Reaktion auf äußere Bedingungen bei solchen Pflanzen, die schon in ihrer „normalen“ Entwicklung sehr auffallende Verschiedenheiten in der Gestaltung ihrer Organe aufweisen,

1) Stahl, S. 1, 1880.

2) Areschoug, 1878 und 1881.

3) Tschirch, 1880—1882.

4) Vgl. Neger, S. 139—216, 1913.

5) Vgl. Literaturzusammenstellung bei Kirchner, S. 24 ff., 1908; Brenner S. 437, 1900; Schramm, S. 225, 1912.

bei sogenannten „heteroblastischen“ Arten¹⁾. Die nach der Keimung auftretende Form wird „Jugend- oder Primärform“, die später erscheinende „Folgeform“ genannt²⁾. Eine jede stellt eine „Helikomorphie“ dar³⁾.

Hauptsächlich Goebel hat in verschiedenen Arbeiten die phylogenetische Bedeutung der einzelnen Helikomorphien präzisiert und an zahlreichen Beispielen gezeigt, daß deren Auftreten nicht an eine unabänderliche Reihenfolge, sondern an bestimmte, für die einzelnen Stadien verschiedene und charakteristische Bedingungen gebunden ist. Werden diese Bedingungen bei einer Pflanze, die z. B. die Folgeform besitzt, in entsprechender Weise beeinflußt, so hat dies das Auftreten eines „Rückschlages“ zur Folge. Diese „Rückschläge“ stimmen in allen bekannten Fällen mit der Primärform überein.

Darwin⁴⁾ hat die Übereinstimmung der Primärformen von *Ulex* und von phyllodinen Akazien mit den Folgeformen anderer Leguminosen erwähnt. Hildebrand⁵⁾ gibt eine Zusammenstellung einiger Fälle, unter anderem auch eines „Rückschlages“ von *Mühlenbeckia platyclados*. Lange bekannt ist das Auftreten solcher Primärformen gleichender Sprosse bei Cupressineen. Eine weitere Anzahl von Fällen finden wir in den Arbeiten von Cockayne erwähnt⁶⁾.

Heteroblastische Arten finden sich vorzugsweise bei Pflanzengruppen, die unter extremen Bedingungen leben, z. B. bei Wasserpflanzen und Xerophyten; nach Cockayne⁷⁾ sind in den trockenen Gebieten von Neuseeland ca. 200 Arten aus 37 Familien ausgesprochen heterophyll. Dieser Zusammenhang zwischen dem Auftreten heteroblastischer Arten und den exogenen Bedingungen ist von Diels bei einer größeren Anzahl von Familien auf vergleichend geographischer Grundlage festgestellt worden⁸⁾.

Doch besitzt, wie besonders aus den Arbeiten von Schramm⁹⁾ und Nordhausen¹⁰⁾ hervorgeht, auch bei unseren scheinbar gleichförmigen Laubhölzern das Blatt des Keimlings einen etwas anderen

1) Goebel, S. 360, 1913.

2) Goebel, S. 252, 1883.

3) Diels, S. 22, 1906.

4) Darwin, pag. 438.

5) Hildebrand, 1875.

6) Vgl. für weitere Fälle das Register zu den Transactions New Zealand Instit., Bd. XXXVI, S. 438.

7) Cockayne, 1911.

8) Diels, 1906.

9) Schramm, l. c.

10) Nordhausen, S. 499, 1912.

Bau als das der erwachsenen Pflanze. Hauptsächlich ist das Palissadenparenchym bei letzterem verhältnismäßig stärker entwickelt. Schattenblätter älterer Pflanzen gleichen in ihrer Struktur dem Primärblatt. Solche scheinbar homoblastische Fälle sind demnach nicht ihrer Natur nach, sondern nur graduell von heteroblastischen verschieden. Die Frage nach der Beeinflußbarkeit durch Luftfeuchtigkeit und Lichtmangel fällt also in allen bekannten Fällen mit der Frage nach dem Hervorbringen der Jugend- und Folgeform zusammen. Alle Reaktionen auf die genannten Faktoren sind eine Annäherung an die eine oder an die andere Form.

Über die Natur der Veränderungen, die während der Entwicklung vor sich gehen, sagt Goebel:

„Bei einjährigen Pflanzen überwiegt im Anfang der Entwicklung die Aufnahme von Wasser und Aschenbestandteilen“¹⁾; „erst später tritt dann eine größere Anhäufung organischer Substanzen ein, welche die Bedingungen zur Blütenbildung und zu einer von der anfänglichen abweichenden Gestaltung der Vegetationsorgane darstellt. Inwiefern dabei quantitative oder qualitative Verschiedenheiten der Baumaterialien in Betracht kommen, läßt sich beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse nicht sagen. Es wäre aber schon viel gewonnen, wenn sich nachweisen ließe, daß äußere Faktoren die Organbildung der Pflanzen hauptsächlich insofern beeinflussen, als sie auf die Stoffwechselvorgänge einwirken“²⁾.

Diese Ansicht an einem speziellen Beispiel, dem Auftreten von Jugend- oder Folgeform nachzuprüfen, ist die Aufgabe dieser Arbeit.

Die Annahme, daß auch im vorliegenden Falle der äußeren Formveränderung eine ganz bestimmte Veränderung des Stoffwechsels vorausgehen muß, findet eine Stütze in der Betrachtung der Bedingungen, unter denen bis jetzt Rückschlagsbildungen erzielt worden sind³⁾.

Auf Verdunklung reagiert z. B. *Campanula rotundifolia* mit Bildung von Rundblättern, *Cereus* mit Bildung von Rückschlagsprossen⁴⁾.

In Feuchtkultur bilden Rückschläge: *Veronica*-Arten, *Campanula rotundifolia*, *Festuca glauca*, *Ulex europaeus*, *Berberis vulgaris* und viele andere. Auch Gallenbildungen werden voluminöser⁵⁾. Welche

1) Berthold, Untersuchungen zur Physiologie pflanzlicher Organismen, II, S. 219, 1904.

2) Goebel, S. 10, 1908.

3) Die Literaturangaben finden sich größtenteils unter dem die betreffende Pflanze behandelnden Kapitel.

4) Goebel, S. 96, 1895, 1.

5) Buchenau, 1869—1871.

speziellen Bedingungen in feuchter Luft oder in schwacher Beleuchtung abgeändert und für den Ausschlag verantwortlich gemacht werden müssen, ist ohne weiteres nicht ersichtlich. Eine Ergänzung bilden daher diejenigen Fälle, wo solche Rückschläge ohne Veränderung von Licht und Feuchtigkeit auftreten:

Die Basis von älteren Pflanzen ist eine bevorzugte Stelle (*Clematis afoliata*, *Mühlenbeckia platyclados*).

Zurückschneiden größerer Pflanzen hat Austreiben von Rückschlägen zur Folge (*Cupressineen*, *Eucalyptus*, *Colletia*).

In der Natur spielt Tierfraß eine analoge Rolle. Die bedornete Rhamnacee *Discaria Toumatou* aus Neuseeland bildet da, wo Kaninchen sie abfressen, „low green cushions made up of leafy spineless shoots“¹⁾.

Stecklinge bilden häufig, sobald sie gut bewurzelt sind, Rückschläge (*Mühlenbeckia platyclados*).

Als Ergänzung diene der umgekehrte Fall, wo der xerophile Charakter erhöht wird:

Blätter vermehren ihr Wassergewebe, wenn sie durch Lostrennen vom Stamme an der Ableitung der Assimilate verhindert werden²⁾.

Kultur in Wasser oder stark verdünnter Nährlösung liefert „mehr oder weniger xerophytisch ausgebildete Exemplare“³⁾.

Ziehen wir zum Vergleich noch die klimatischen Verhältnisse heran, unter denen überhaupt vom Jugendstadium stark abweichende Helikormorphien vorkommen, so können wir feststellen, daß bei Trockenheit und in gutem Licht, also bei Überwiegen der Assimilationstätigkeit gegenüber der Nährsalzaufnahme die Folgeform auftritt. Eine Abschwächung der für diese optimalen Bedingungen hat das Hervortreten der Jugendform zur Folge. Das kann dadurch geschehen, daß durch Luftfeuchtigkeit die relative Wassermenge gehoben, durch Schattierung die Assimilation gehemmt, durch Zurückschneiden oder Bewurzelung einzelner Sprossen die dem Vegetationspunkt zufließende Nahrung in der Weise beeinflußt wird, daß die Assimilatenmenge geringer, der Saftstrom dagegen stärker wird.

Nach Goebel ist die Primärform (vgl. *Campanula rotundifolia*) erblich fixiert und kommt bei der Keimung unter allen Umständen zur

1) Cockayne, 1911.

2) Goebel, S. 31 und 181, 1908 (Fig. 87 von *Peperomia marmorata* nach Mathuse; nach mündlicher Mitteilung handelt es sich S. 31 nicht um *Commelinaceen*, sondern ebenfalls um *Peperomia*).

3) Berthold, 1904, S. 194 und die dort angeführte Literatur.

Entfaltung. Mit zunehmender stofflicher Veränderung¹⁾ werden die Primordialblätter auf einer immer früheren Stufe ihrer Entwicklung beeinflußt, so daß nach einigen Übergängen schließlich Blattformen auftreten, die mit der Primärform nichts Gemeinsames mehr besitzen „Schalten wir ihn (den umbildenden Faktor) aber aus, indem wir die Pflanze unter andere äußere Bedingungen bringen, so tritt die durch Vererbung fixierte Blattform wieder auf. Es ist eine reale Umbildung²⁾ ganz ähnlicher Art, wie sie eintritt, wenn die Laubspresse von *Circaea* im Dunkeln Schuppenblätter aus den Laubblattanlagen entwickeln³⁾.

Jost sagt anläßlich der Erörterung der Unterschiede in der Cuticularausbildung, des Assimilationsgewebes und der Wandverdickungen in verschiedener Luftfeuchtigkeit⁴⁾: „Wir wissen nicht, wie viel von den beobachteten Erfolgen einfach auf Kosten von Differenzen im Wassergehalt der Pflanze, wie viel auf Verschiedenheiten in der eigentlichen Transpiration zu setzen ist, und im letzteren Falle wäre weiter zu untersuchen, ob die Wasserabgabe als solche einen Reiz ausübt, oder ob die mit der Transpiration in naher Beziehung stehende Versorgung mit Nährsalzen von maßgebender Bedeutung ist.“

Berthold bemerkt zum Auftreten des xerophilen Charakters in nährsalzarmer Wasserkultur⁵⁾: „Welches in solchen Fällen das maßgebende Agens für die Ausbildung xerophytischer Struktur ist, ob Salzangel und damit zusammenhängende geringere Turgeszenz, oder die durch denselben hervorgerufene gesteigerte Transpiration, ist nicht zu entscheiden.“

Für die vorliegende Arbeit ergab sich also die Aufgabe, Pflanzen unter möglichst verschiedenen Bedingungen zu kultivieren; speziell mußte die Frage untersucht werden, wie die Pflanzen auf Nährsalzerhöhung unabhängig von Luft- und Lichtverhältnissen reagieren.

Dieser Zweck wurde zu erreichen versucht durch Zurückschneiden, durch Stecklingsversuche, durch Nährlösungskulturen, durch Anregen der Wurzeltätigkeit mit Düngemitteln. Zu diesem letzteren Zwecke wurden die Versuchspflanzen zirka alle Wochen einmal mit einer 0,25%igen Lösung KNO_3 oder mit einer äquimolekularen Lösung von $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$

1) Vgl. Goebel, S. 495 ff., 1896, 1.

2) Vgl. auch Mann, 1894.

3) Goebel, S. 13, Flora 1896. Eine übersichtliche Darstellung dieser Frage bei Benecke, pag. 191 ff., 1913.

4) Jost, S. 430, 1913.

5) Berthold, l. c. S. 195.

oder NH_4NO_3 begossen. Versuche in kohlensäurefreiem Raum in trockener Luft mißlingen.

Die Nährsalzaufnahme wurde im Verhältnis zur Assimilation herabgesetzt durch Abschneiden der Wurzeln, durch Kultur in Regenwasser oder Sand.

Ein spezielles Interesse gewährt auch die Frage, ob die Primärblätter bereits von umbildenden Faktoren beeinflusst sind, und ob die Pflanze bei der Keimung oder im Alter gezwungen werden kann, in der Reaktion über die Stufe der „normalen“ Primärblätter hinauszugehen. Einen Beitrag zur Lösung dieser Frage sollte die Eliminierung der Reserveassimilate, z. B. Wegpräparieren des Endosperms, bieten.

Ferner sollte womöglich geprüft werden, ob eine Veränderung des Stoffwechsels in der angedeuteten Richtung tatsächlich auf chemischem Wege nachgewiesen werden kann. Es wurden daher eine Anzahl Trocken- und Aschengewichtsbestimmungen ausgeführt. Schon diese rohe Methode ergab bestimmte Anhaltspunkte, die die ausgesprochenen Vermutungen bestätigten. Herrn Dr. Szelinski, der die Wägungen in seinem Laboratorium vornahm, danke ich für sein Entgegenkommen und seine Mühe bestens.

Bei den Versuchspflanzen konnte keine Beziehung zwischen dem morphologischen Verhältnis der einzelnen Helikomorphien zu einander und der Natur der umbildenden Faktoren festgestellt werden. Daher sind aus praktischen Gründen die Versuchspflanzen ungefähr nach dem von Diels benützten Prinzip zusammengestellt; er unterscheidet¹⁾: Heteroblastien mit gehemmten Primärblättern, Heteroblastien mit gehemmten Folgeblättern, Heteroblastien von unbestimmtem Charakter.

Naturgemäß läßt sich dieses Prinzip nicht rigoros durchführen. So hat Goebel²⁾ z. B. bei *Festuca glauca* darauf hingewiesen, daß bestimmte Teile des Blattes bei der Rückschlagsform gehemmt, dagegen bei der Folgeform gefördert sind, daß aber für andere Teile des Blattes dieses Verhältnis gerade umgekehrt ist.

Heterophyllien mit gehemmten Primärblättern:
Hakea Schrad.

Heterophyllien mit gehemmten Folgeblättern:
Carmichaelia flagelliformis Colenso.
Mühlenbeckia platyclados Meissn., *Clematis afoliata* Buch., *Ulex europaeus* L.
Berberis vulgaris L., *Veronica cupressoides* Hook., *Juniperus chinensis* L.

1) Diels, S. 23, 1906.

2) Goebel, S. 30, 1908.

Heterophyllien von unbestimmtem Charakter:

Campanula rotundifolia L.

Eucalyptus globulus Labill. Callistemon lanceolatus Sweet, Melaleuca incana, M. micromera Schauer, Leptospermum australe.

Passerina filiformis Mill. und P. pectinata hort.

Festuca glauca Lam. Lygeum spartum Loebl. Nardus stricta L.

Heterophyllien mit gehemmten Primärblättern.

Hakea Schrad.

Für die hier mitgeteilten Versuche wurden Arten mit zylindrischen Folgeblättern gewählt.

Hakea suaveolens R. Br., Hakea leucoptera R. Br. und Hakea aff. cycloptera R. Br.¹⁾

Fig. 1 stellt einen Blattquerschnitt von Hakea cycloptera, Fig. 2 den durch die punktierte Linie herausgeschnittenen, entsprechenden Teil

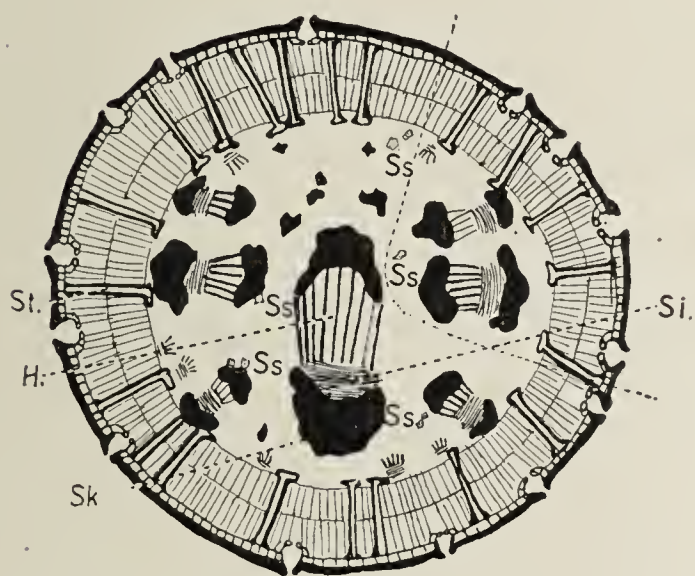


Fig. 1.

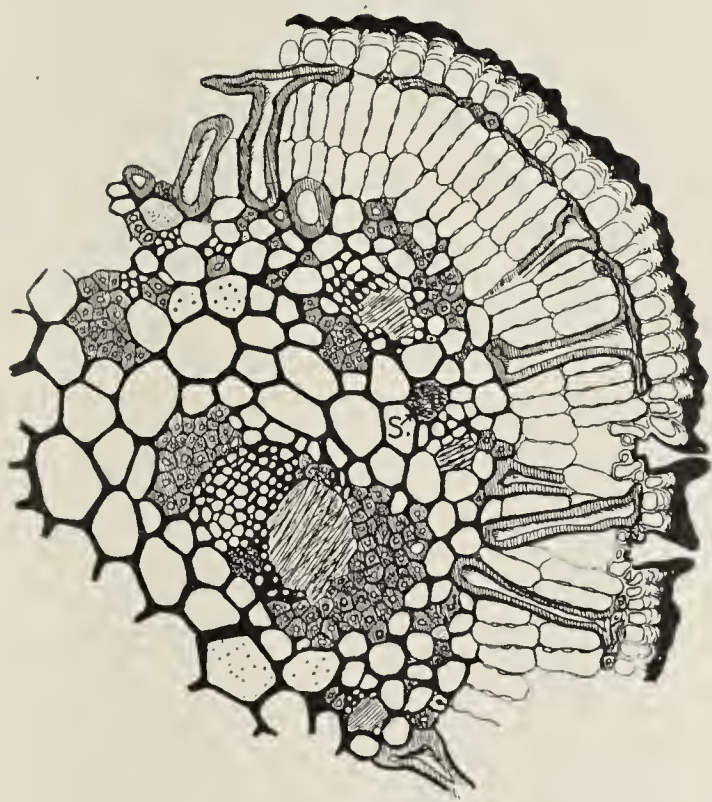


Fig. 2.

eines solchen von Hakea suaveolens dar. Das Blatt ist nahezu unifacial²⁾ gebaut, die Gefäßbündel in einem Kreis angeordnet³⁾.

Die Epidermis besteht aus polygonalen Zellen mit sehr stark

1) Leider konnte ich die Pflanze nicht sicher bestimmen; der anatomische Vergleich mit Herbarmaterial stößt bei diesen stark beeinflussbaren Arten auf Schwierigkeit. (Ein Beleg meiner Versuchspflanze im Münchener Staatsherbar Nr. 1310.)

2) Goebel, S. 277, 1913.

3) Areschoug, S. 125 und 232, 1878.

verdickter Außenseite; der feinere, sehr komplizierte Bau ihrer einzelnen Schichten ist noch nicht vollkommen aufgeklärt¹⁾.

Wie schon Mohl²⁾ festgestellt hat, sind die Spaltöffnungen bis unter das Niveau der inneren Epidermiswand eingesenkt. Von der Fläche gesehen, sind die Schließzellen wurstförmig mit dem Zellkern in dem mittleren, mit sehr stark verdickten Wänden versehenen Abschnitte. Sie sind von zwei Paaren halbmondförmiger Nebenzellen umgeben³⁾. Im Querschnitt sieht man, daß jede Schließzelle von der angrenzenden Nebenzelle, die sehr viel größeres Lumen besitzt, umfaßt wird (Fig. 5—9). Die angrenzenden Epidermiszellen wölben sich über der Spalte zusammen und bilden eine äußere Atemhöhle. Bei *Hakea suaveolens* steht diese senkrecht zur Blattoberfläche, bei *Hakea aff. cycloptera* und *leucoptera* schief. Hier wächst der zentrale Teil des Blattes noch weiter, wenn die Cuticula bereits starr ist. Dadurch wird die innere Partie der Epidermiszellen und damit auch der Atemhöhlen gegen die Blattspitze zu verschoben⁴⁾.

Das Palissadenparenchym ist bei den drei genannten Arten meist zweischichtig. Die Zellen „anastomosieren mittelst zapfenähnlicher Auswüchse“; diese Fortsätze „liegen in Lagen übereinander“—„Interzellularräume sind groß und zahlreich“⁵⁾.

Diese Verbindungen beschreibt auch Tschirch, nimmt aber an, daß sie nicht zapfenförmig sind, sondern rund um die Zellen herumlaufen und so die Interzellularräume in einzelne Stockwerke teilen. Er sagt für *Hakea suaveolens*⁶⁾: „Hier kommunizieren Gürtel- oder ringförmig um die Zellen verlaufende Interzellularräume nur parallel der Oberfläche des zylindrischen Blattes, nicht in radialer Richtung; doch tritt von Zeit zu Zeit ein größerer Interzellularraum auf, der zwischen je zwei parallel mit der Epidermis verlaufenden Zellreihen liegend, das Röhrenmaschwerk des unteren Stockwerkes wie in einem Reservoir sammelt und mit der Leitung des nächst höheren verbindet.“ Demnach müßten also die Palissadenzellen, von der Oberfläche aus gesehen, bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes abwechselnd rund, von einem Interzellularraum umgeben, und polygonal, aneinander

1) Naegeli, S. 324, 1864. Renner, S. 173, 1910.

2) Mohl, S. 245, 1845. Strasburger, S. 329, Tab. XLI, 1866.

3) Jönsson, S. 8, 1878—1879.

4) Renner, 1910.

5) Jönsson, S. 9, 1878.

6) Tschirch, S. 154 und 155, 1880—1882.

stoßend aussehen. Haberlandts Darstellung und Abbildung¹⁾ stimmt mit der Jönssons überein. An lebendem und Herbarmaterial konnte ich ebenfalls nur seine und Jönssons Angaben gegenüber denen von Tschirch bestätigt finden. Stets waren die Zellen durch deutliche Interzellularen getrennt und nur durch einzelne Auswüchse miteinander verbunden.

Das innerhalb des Palissadenparenchyms liegende Gewebe ist von diesem scharf getrennt und als der Stoffleitung dienender²⁾ Mittelteil³⁾ ausgebildet. Dieser besteht aus schwach verlängerten Zellen mit horizontal gestellten Querwänden. Sie enthalten meist Stärkekörner in großer Anzahl. Einzelne Zellen sind mit einem Schleim ausgefüllt, der sich mit Rutheniumrot stark rot, mit Eisenchlorid dunkelblau färbt, also einen gerbstoffhaltigen Pektinschleim darstellt, der ebenfalls Stärkekörner führt. Im Längsschnitt fügen sich diese Schleimzellen zu Reihen aneinander; der ganze Mittelteil ist interzellularenlos.

Ihrer Entstehung nach ebenfalls zu dem Mittelteil gehören die eigentümlichen Idioblasten, die im harten Mittelteil wurzelnd, sich durchs Palissadengewebe wie säulenförmige Träger erstrecken und mit ihrem verbreiterten Ende die Epidermis gleichsam stützen⁴⁾. Strebezellen oder Osteosklereiden (Tschirch), Skelettzellen⁵⁾, Säulenzellen⁶⁾, Stabzellen⁷⁾. Ihre Entstehung hat Jönsson⁸⁾ an jungen Blättern von *Hakea saligna* untersucht, bei denen zwar alle Gewebe angelegt, die Skelettzellen aber noch nicht ausgebildet waren. „Die äußersten Zellen der Außenseite der Gefäßbündel, der eigentliche Bast, deren Membran noch unbedeutend verdickt ist, beginnen nun ihre Form zu verändern, indem sie größer werden, nach außen sich vorwölben, einen oder mehrere Auswüchse bilden und sich der Länge nach strecken, wobei sie sich selbst vom Bast in das Palissadenparenchym verschieben.“

„Auf Grund von dem erwähnten Sachverhalt ergibt sich deutlich, daß die Skelettzellen im Gefäßbündel und zwar in dessen Bastteil angelegt werden. Sie sind also ein Produkt der Cambiumtätigkeit.“

1) Haberlandt, S. 156 und Taf. VIII, Fig. 14, 1882.

2) Areschoug, S. 126, 1878.

3) de Bary, S. 123 und 424, 1877.

4) Tschirch, 1880—1882 und 1885.

5) Jönsson, S. 11, 1878.

6) Haberlandt, 1909.

7) Goebel, S. 493, 1898.

8) Jönsson, l. c. S. 12.

Bei *Hakea leucoptera*, wo ich diese Verhältnisse festzustellen versuchte, besteht bei jungen Blättern die äußerste Schicht des Mittelteiles aus isodiametrischen Zellen, während die noch unverdickten Bastelemente sehr gestreckt sind. Einzelne von diesen würfelförmigen, dem Palissadenparenchym anliegenden Mittelteilzellen senden Fortsätze gegen die Epidermis aus. Bald verästeln sie sich auch an der Basis wurzelartig, nach oben und unten Ausläufer den Bastzellen entlang sendend, so daß ihr Fuß etwas später von diesen nicht mehr leicht zu unterscheiden ist. Wir haben hier ein schönes Beispiel für gleitendes Wachstum vor uns. Es erscheint wahrscheinlich, daß die Entstehungsweise bei anderen *Hakea*-Arten von ähnlichem Blattbau dieselbe ist. Die Gefäßbündel zeigen stark entwickeltes, in Reihen angeordnetes, von Markstrahlen durchsetztes Deuteroxylem. Ebenso zeugt der Siebteil für lebhafte Cambiumtätigkeit. Seine zahllosen Elemente sind in älteren Blättern zu einer nahezu homogenen Masse zusammengequetscht; nur die jüngsten Siebröhren scheinen noch funktionsfähig zu sein. Holz und Siebteil sind von einem dicken Sklerenchymbeleg umklammert. Die sekundären Verdickungsschichten der einzelnen Fasern sind als sogenannte „Knorpelschicht“¹⁾ ausgebildet, das Lumen oft ist beinahe verschwunden.

Palissadengewebe und periphere Partien des Mittelteils geben ohne weiteres Zellulosereaktion; Strebezellen, zentrale Mittelteilzellen und Bastbeleg färben sich mit Chlorzinkjod meist gelb und erst nach Einwirken von Eau de Javelle blau. Eigentliche Verholzung konnte hier jedoch nicht festgestellt werden. Die Mittellamellen des Mittelteils enthalten zugleich Pectin, Holz und eine korkähnliche Substanz. In heißer Kalilauge lösen sie sich; gegen konzentrierte Schwefelsäure sind sie resistent.

Bei den drei untersuchten Arten sind die Blätter zylindrisch, bei *Hakea suaveolens* können sie einfach oder gefiedert sein. *Hakea aff. cycloptera* zeigt ebenfalls oft gegabelte oder dreiteilige Blätter, besonders an Exemplaren, die zur Bildung der Rückschlagsform neigen.

Primärblätter (Fig. 3) sind von *Hakea*-Arten mehrfach beschrieben worden. Bei der Sektion *Conogynoides* mit flachen Blättern haben sich aus ähnlichen Jugendformen nach zwei Richtungen hin Folgeblätter entwickelt. Helikomorphien sind exogen bedingt²⁾. Von *Hakea suaveolens* findet sich bereits eine Abbildung des Primärblattes bei Pasquale³⁾.

1) de Bary, S. 497, 1877. Sanio, S. 103, 1863.

2) Diels, S. 43 ff., 1906.

3) Pasquale, Tab. VI, Fig. 1—5, 1867. Vgl. auch Porsch, S. 127 mit Abbildung, 1905. Goebel, S. 493, 1898. Paoli, S. 204 mit Abbild. 1, 1904.

Die Primärblätter sind oval, sitzend, geöhrt, grob gezähnt (das allererste häufig ganzrandig). Bei meinen Exemplaren erschienen nach 6—10 solcher Blätter die gefiederten Folgeblätter, zum Teil nach Bildung von Übergangsformen, zum Teil unvermittelt.

Die Anatomie dieser Blätter ist von der der Folgeblätter wesentlich verschieden. Die Epidermis besteht beiderseits aus polygonalen, isodiametrischen Zellen mit ziemlich schwacher Cuticula (Fig. 4).

Der Spaltöffnungsapparat ist aus denselben Elementen aufgebaut, wie bei der Folgeform, aber weniger tief eingesenkt; die Wände der Schließzellen sind viel schwächer verdickt, deren Lumen bedeutend größer, das der Nebenzellen dagegen kleiner als bei der Folgeform. Die angrenzenden Epidermiszellen wenig oder gar nicht vorgewölbt, so daß eine äußere Atemhöhle meist nicht ausgebildet ist. Das lockere



Fig. 3. *Hakea suaveolens*. Vergr. 1:2.

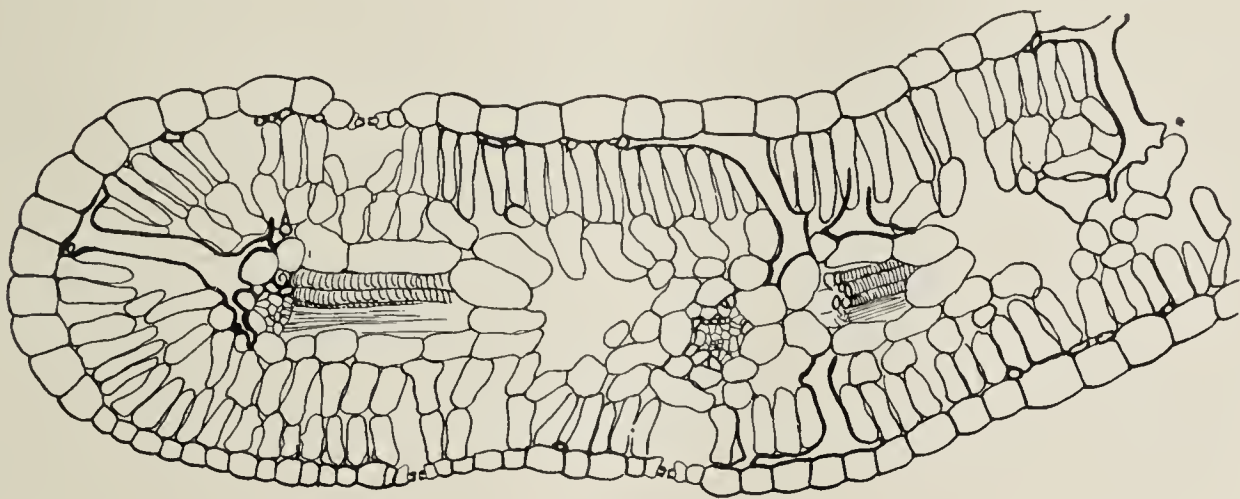


Fig. 4. *Hakea suaveolens*. Erstes Primärblatt. Vergr. 110. Beiderseits Palissadenparenchym mit Idioblasten, deren wurzelartige Verästelungen unter der Epidermis mehrfach getroffen sind.

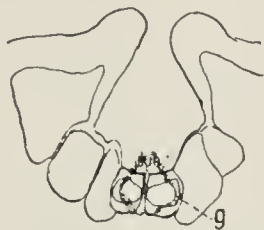
Palissadenparenchym ist auf beiden Seiten typisch ausgebildet, auf der Oberseite etwas dicker, undeutlich zweischichtig, auf der Unterseite einschichtig. Die zweite Schicht der Oberseite greift vom Rande her noch

etwas auf die Unterseite über. Die Skelettzellen sind bereits beim ersten Primärblatt charakteristisch vorhanden, mit Vorliebe an Gefäßbündeln, manchmal auch mitten im Schwammparenchym wurzelnd.

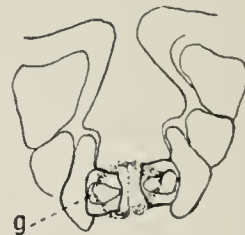
An Stelle des „Mittelteils“ ist lockeres Schwammparenchym vorhanden.

Die Zahl der Bastelemente ist viel geringer als beim Folgeblatt, deren Verdickungsschicht weniger ausgeprägt. Die Cambiumtätigkeit ist eine geringere. Die Primärblätter können¹⁾ am Stamm bleiben, bis die Pflanze über 1 m hoch ist.

Über die Funktion des komplizierten Spaltöffnungsapparates, sagt Porsch (l. c. S. 130), daß von den zwei Paaren Nebenzellen die äußeren dickwandig, die inneren dünnwandig sind. Die Wände, auch der äußeren, geben Zellulosereaktion, was deshalb verständlich sei, „da



in geöffnetem Zustande



in geschlossenem Zustande

Fig. 5. und 6. Spaltöffnung von *Hakea suaveolens*. Die punktierte Figur stellt den optischen Querschnitt durch die Enden der Schließzellen dar. Vergr. 360.

dieselben den Stoffverkehr zwischen den angrenzenden Palissadenzellen und den direkt an die Schließzelle angrenzenden Nebenzellen der inneren Reihe vermitteln müssen, welchen jedenfalls ein sehr wichtiger aktiver Anteil am Bewegungsmechanismus zukommt“.

Zur Untersuchung dienten mir Blätter einer jungen Pflanze, von *Hakea suaveolens*, die zwar bereits die Folgeform besaßen, deren Elemente aber noch nicht allzu stark verdickt waren; sie wurden, nachdem sie einige Zeit feucht oder trocken gehalten waren, in Alkohol fixiert. Fig. 5 stellt einen medianen Querschnitt durch eine geschlossene, Fig. 6 einen solchen durch eine geöffnete Spalte dar. Dieser mittlere Teil der Schließzellen ist so stark verdickt, daß er jedenfalls sich nicht aktiv bewegen kann; auch ist er bei später erscheinenden Blättern durch die Cuticula fest mit den Nebenzellen verbunden (vgl. Fig. 8—9).

Die punktierte Figur stellt den Querschnitt durch die Enden der Schließzellen mit ihren Membranverdickungen dar. Jedes Ende einer Schließzelle stellt im Querschnitt gewissermaßen ein stumpfwink-

¹⁾ Porsch, l. c. S. 127.

liges Dreieck dar mit zwei starren Seiten, die durch ein Gelenk verbunden sind. Nimmt durch Turgorerhöhung das Volumen der Schließzellen zu, so verändert sich die Form dieser Dreiecke, indem sie sich mehr einem gleichseitigen nähert, wodurch die ursprünglich stumpfen Winkel spitzer werden und auseinander rücken. Auf diese Weise werden die mittleren Teile der Schließzellen, zwischen denen sich die Spalte befindet, passiv durch Volumenvergrößerung der beiden Enden auseinander gerückt. Den Nebenzellen kann hierbei keine andere Funktion zukommen, als die eines weichen Widerlagers. Würden sie sich durch Turgor aktiv ausdehnen, so müßten sie im Gegenteil die Spalte

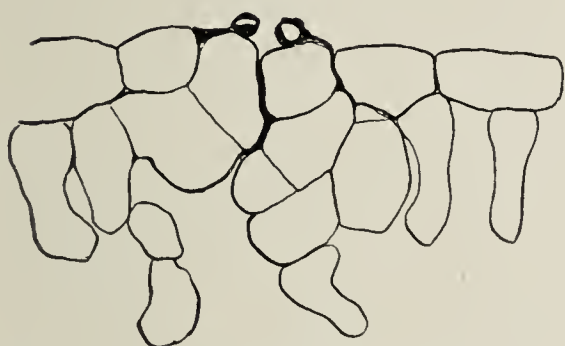


Fig. 7. *Hakea suaveolens*.
Thyllenbildung bei Jugendblatt.

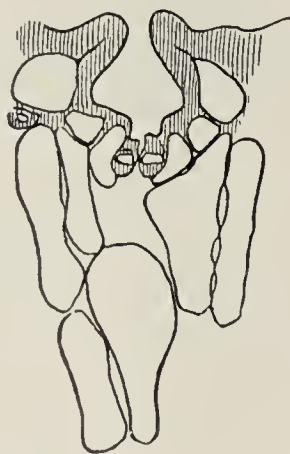


Fig. 8 und 9. *Hakea suaveolens*. Thyllen-
bildung bei Folgeblatt. Vergr. 360.

schließen. Da sie ein viel größeres Volumen als die Schließzellen und sehr dünne Wände besitzen, so stellen sie ihrer Aufgabe keine Schwierigkeiten entgegen. Es scheint also im Prinzip derselbe Mechanismus wie bei den Gramineen realisiert zu sein.

Ob bei Folgeblättern mit sehr starken Verdickungen die Spaltöffnungen sich noch öffnen und schließen können, vermag ich nicht anzugeben. Bei *Hakea leucoptera* sind die Wände in den Enden der Schließzellen bis fast zum Schwinden des Lumens verdickt, die Gelenke dagegen immer scharf ausgeprägt. Die Schließzellen sind sehr klein und die Spalten äußerst eng.

Die äußeren Atemhöhlen können durch Wachskörnchen ausgefüllt, die Spalten selbst hie und da durch einen harzähnlichen, in Chloroform löslichen Pfropfen verstopft sein.

Einer nachträglichen Veränderung sind die inneren Atemhöhlen unterworfen. An alten Blättern sieht man manche Atemhöhlen (bei Folge- wie bei Jugendblättern) durch blasenartige Zellen ausgefüllt. Diese Thyllen können aus Nebenzellen, aus oberen oder unteren Palisadenzellen hervorgehen (Fig. 7—9). An alten Blättern sieht man oft mehr Atemhöhlen verstopft als frei. Es scheint, als könne die Thyllenbildung

bereits einsetzen, wenn die Schließzellen noch normal sind. Ähnliche Verhältnisse finden sich z. B. bei *Prunus Laurocerasus* und *Pimelia japonica*¹⁾. Doch kann über die genauen Bedingungen für das Auswachsen der Zellen in die Atemhöhle, sowie über die ökologische Bedeutung dieses Vorganges nur das Experiment Aufschluß geben.

Rückschlagsformen sind bis jetzt wenig beschrieben worden. Nach Porsch sind Stecklinge von *Hakea suaveolens* „begreiflicherweise zur Bildung der anders gestalteten Jugendblätter unfähig“²⁾.

Dagegen erwähnt Renner an Hand von Herbarmaterial das gelegentliche Auftreten flacher Blätter³⁾.

Goebel⁴⁾ erwähnt *Hakea trifurcata*, „deren Zweige am Anfang der Vegetationsperiode einfache flache Blätter hervorbringen, später aber verzweigte von annähernd kreisförmigem Querschnitt erhalten“

Hakea leucoptera R. Br.

Durch die Freundlichkeit von Herrn Professor Renner erhielt ich einen Zweig von *Hakea leucoptera*, der, in einer feuchten Glocke aufbewahrt, einige länglich ovale, flache Blätter gebildet hatte. Zahlreiche andere Zweige hatten unter ähnlichen Bedingungen keine neuen Triebe entwickelt. Es wurde nun versucht, an erwachsenen Pflanzen durch Einbinden einzelner Zweige in schwarzes Papier oder in feuchtes Sphagnum dasselbe Resultat zu erhalten. Diese Versuche waren erfolglos, da die Pflanze (wenigstens im Gewächshaus) ihre Knospen nur in sehr langen Zwischenräumen und ungleichzeitig austreiben läßt und die behandelten Zweige gegenüber anderen gehemmt sind.

Dagegen zeigten von 30 Stecklingen nach etwa 5 Monaten drei mehrere flache (Fig. 10), etwa 10 weitere einige geteilte nadelförmige Blätter; die übrigen hatten nicht ausgetrieben. Wir kennen zwar die Primärform der *Hakea leucoptera* nicht; doch haben wir es hier zweifellos mit einer Annäherung an diese zu tun. Diese Blätter waren 16 mm lang, etwas über der Mitte $2\frac{1}{2}$ mm breit, länglich oval, allmählich in den Blattgrund verschmälert. Der Querschnitt gleicht in Form und Einzelheiten dem der weiter unten beschriebenen flachen Blätter von *Hakea cycloptera*.

Die Epidermiszellen sind breiter als tief. Die Palissadenzellen der Oberseite sind länger und dünner wie die der Unterseite; diese

1) Haberlandt, S. 423, 1909.

2) Porsch, S. 127, 1905.

3) Renner, S. 164, 1910.

4) Goebel, S. 493, 1898.

letzteren nähern sich in ihrer Form sehr dem lockeren zirka sechschichtigen Schwammparenchym.

Dicke der Epidermis $20\ \mu$,
 Palissadenzellen der Oberseite
 $44\ \mu$ tief, $20\ \mu$ dick,
 Palisadenzellen der Unterseite
 $24\text{--}28\ \mu$ tief, $20\ \mu$ dick,
 Schwammparenchym $120\ \mu$,
 Epidermis der Unterseite $20\ \mu$,
 Dicke des Blattes ca. $240\ \mu$.

Die Schließzellen sind stark verdickt, aber kaum eingesenkt. Die Skelettzellen fehlen hier vollständig; von dem Bastbeleg des Mittelnerven sind oberseits ca. 8, unterseits ca. 20 Fasern schwach oder kaum verdickt, der Rest gar nicht.

Die Stecklinge bewurzelten sich schwach und wuchsen nicht weiter.



Fig. 10. *Hakea leucoptera*. Steckling. Vergr. 1 : 2.

Hakea aff. *cycloptera* R. Br.

Von *Hakea cycloptera* bilden die meisten Stecklinge einige flache, ca. 0,5 cm breite Blätter und gehen dann wieder in die normale Form über. Fig. 11.

Ein Steckling (vgl. Fig. 12), der in Feuchtkultur gezogen wurde, zeigte dies Verhalten in ausgeprägterem Maße. Zuerst erschienen am kräftigsten Sproß drei etwas verkümmerte, cylindrische, hierauf einige größere Übergangsblätter, sowie flache, ungeteilte 4 mm breite, 18 mm lange Blätter. An zwei anderen Sprossen waren auch dreiteilige flache Blätter erschienen.

Sie zeigten einen ähnlichen Querschnitt wie die Jugendblätter von *Hakea suaveolens*. Palissadengewebe der Oberseite zweischichtig. Zellen der äußeren Schicht $100\ \mu$ tief, $25\text{--}30\ \mu$ dick, die der inneren Schicht breitzelliger und vom Schwammparenchym stellenweise kaum zu unterscheiden, $70\text{--}80\ \mu$ tief, das Palissadengewebe der Unterseite einschichtig, Zellen $90\text{--}100\ \mu$ tief, $40\text{--}50\ \mu$ dick. Skelettzellen sind sehr vereinzelt. Der Sklerenchymbelag der Gefäßbündel besteht aus ziemlich zahlreichen, zum Teil ähnlich wie bei der normalen Form verdickten Fasern.

Am 11. März 1913 ins Feuchthaus gestellt, hatte die Pflanze im Frühjahr ausgetrieben und war dann bis 20. November nicht weiter gewachsen. Da wurden alle drei Zweige abgeschnitten; der bis 20. Januar 1914 gebildete Sproß hatte nur noch ungeteilte Blätter von der schon beschriebenen Form entwickelt.



Hakea aff. *cycloptera*. Vergr. 1:2.

Fig. 11. Normaler Steckling aus dem Kalthaus.

Fig. 12. Steckling aus dem Feuchtkasten.

Fig. 13. Steckling aus dem Kalthaus nach Abschneiden der Blätter.

Diese Blätter waren wesentlich einfacher gebaut (Fig. 14—15, Masse in der Zeichnung). Die Spaltöffnungen besonders unterseits schwach vertieft, die Außenwand der Schließzellen nicht oder sehr



Fig. 14. Blatt von Steckling von *Hakea* aff. *cycloptera*, in Feuchtkultur nach Abschneiden der übrigen Sproße entstanden.

schwach verdickt. Das

Palissaden-
gewebe war
oberseits deut-
lich ausgebil-

det, die zweite Schicht nahezu isodiametrisch, ebenso die Palissadenzellen der Unterseite. Am deutlichsten war hier ihre Form noch am Rande erkennbar.

Bei einem anderen Steckling wurden am 30. Juli sämtliche Blätter abgeschnitten. Nach drei Monaten zeigte er das in Fig. 13 dargestellte Bild. Ein paar neue Blätter waren flach.

Hakea suaveolens R. Br.

Von *Hakea suaveolens* findet sich im Münchener Staatsherbar No. 478 ein Exemplar aus dem Bot. Garten, das im Alter wieder einige flache, ungeteilte Blätter gebildet hatte. Im Sommer 1913 wies ein lebendes Exemplar zwei Zweige mit Rückschlagsblättern auf

(Fig. 16). Sie waren durch allmähliche Übergänge mit den vorausgehenden Folgeblättern verbunden. Die über 1 m hohe Pflanze teilte sich in zwei große Äste. Am einen hatten zu der Zeit keine, am anderen einige

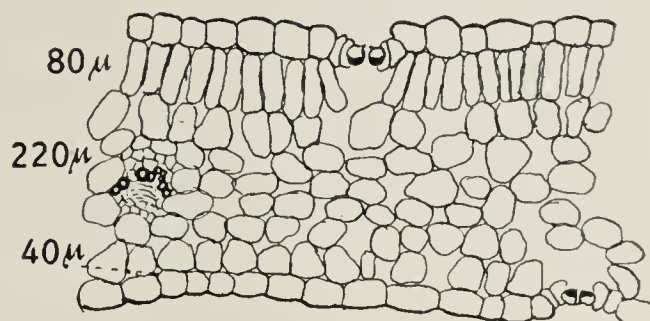


Fig. 15. *Hakea suaveolens*. Detail aus Fig. 14 stärker vergrößert 50:1.



Fig. 16. *Hakea suaveolens*, im Freien gewachsen mit Rückschlagssproß. Vergr. 1:2.

wenige Knospen ausgetrieben, so daß wahrscheinlich der Saftstrom die abweichende Bildung bewirkt hatte. Kurz darauf trieben die übrigen Knospen auch aus, entfalteten aber nur cylindrische Blätter. Der Blattgrund dieser Rückschlagsblätter ist schmaler, ihr Gewebe etwas derber als bei den Primärblättern.

Wurden Keimlinge, bei deren Blättern das Palissadengewebe oberseits auf dem ganzen Querschnitt, unterseits wenigstens stellenweise gleichmäßig zweischichtig ausgebildet war, in ein trockenes, aber nicht sehr helles Zimmer gebracht, zeigten die neugebildeten Blätter wieder dieselbe Struktur wie die Primärblätter mit nur einschichtigem Palissadengewebe auf der Unterseite.

Ein Keimling, der bereits ein geteiltes Blatt gebildet hatte, wurde entblättert und schattiert, indem er in einen nur einseitig offenen

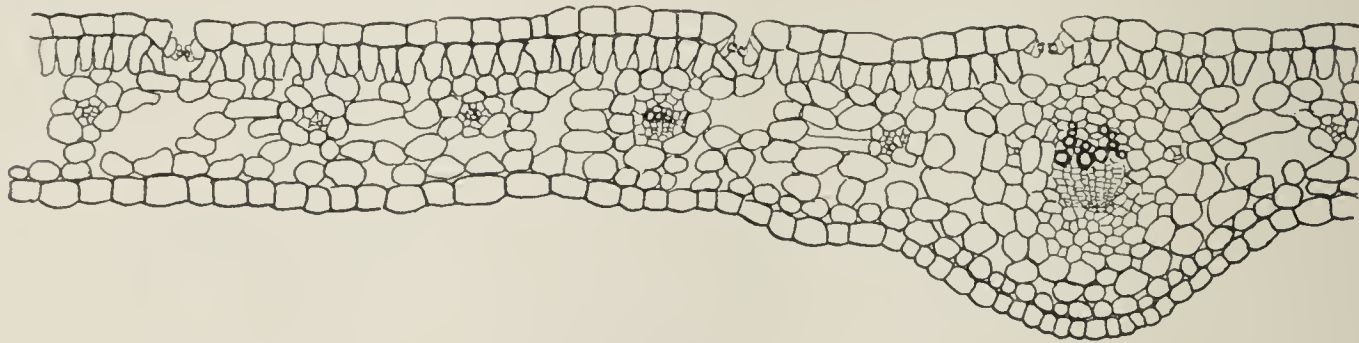


Fig. 17. *Hakea suaveolens*. Blatt einer jungen Pflanze nach Entblättern und Schattieren entstanden. Vergr. 50:1.

Kasten gestellt wurde. Die neuen Blätter waren etwas kleiner, von derselben Farbe wie die normalen Primärblätter, die Spaltöffnungen verhältnismäßig tief eingesenkt, das Palissadenparenchym oberseits aus ziemlich kurzen (50—60 μ) Zellen bestehend; das untere Palissadenparenchym war vollständig geschwunden und nur noch am Blattrande angedeutet, das Schwammparenchym sehr locker. Skelettzellen waren gar keine mehr vorhanden (Fig. 17).

Eine Aschenwägung ergab für Blätter von Keimlingen von *Hakea suaveolens* 71,81% Wasser, 7,21% Asche auf die Trockensubstanz berechnet, für junge Folgeblätter 74,52% Wasser und 7,56% Asche. *Hakea laurina* hatte als Keimling 60,78% Wasser und 6,93% Asche, als Folgeform 67,42% Wasser und 3,73% Asche.

Die Gattung *Hakea* ist also verhältnismäßig plastisch. Auch im Alter kann die Jugendform wieder hervorgebracht werden. Wie aus den Zeichnungen von Porsch¹⁾ und Paoli¹⁾ im Vergleich zu den hier beigegebenen zu ersehen ist, können bei den Primärblättern die Spalt-

1) l. c.

öffnungen nahezu im Niveau der Epidermis liegen oder bereits stark eingesenkt sein. Es können Blattformen erzeugt werden, die in ihrer anatomischen Differenzierung hinter den normalen Primärblättern zurückbleiben, indem die Bildung des Palissadengewebes der Unterseite nahezu oder völlig unterbleibt, ebenso die der Skelettzellen. Da die Cotyledonen recht ansehnlich sind, so wäre es denkbar, daß durch deren Wegnahme schon die allerersten Primärblätter gezwungen werden könnten, dieselbe Struktur auszubilden wie die nach Entblättern erhaltenen Formen. Dieser Versuch wurde mit Keimlingen von *Hakea saligna* angestellt. Die Cotyledonen wurden abgeschnitten, sobald die Primärblätter etwa 1 mm Länge erreicht hatten. Versuchs- und Kontrollexemplare waren in denselben Töpfen in einem nur bei starker Sonne beschatteten Hause. Die Kontrollexemplare zeigten auf der Unterseite der Primärblätter schwach entwickeltes Palissadengewebe, stellenweise undeutlich. Bei den Versuchsexemplaren grenzte überall lockeres Schwammparenchym an die untere Epidermis. Da die Mesophyllzellen sich erst zu einer Zeit, wo alle Gewebe schon vorhanden sind, zu Skelettzellen umbilden, so ersehen wir hieraus, daß sie in verhältnismäßig spätem Stadium noch umbildungsfähig sind und das Blatt durch die ihm zugeführten Nährstoffe in seiner anatomischen Differenzierung noch beeinflußbar ist.

Heterophyllien mit gehemmten Folgeblättern.

Carmichaelia.

Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Carmichaelia* ist wiederholt das Objekt morphologischer und biologischer Studien gewesen¹⁾. Die Arten dieser, mit einer Ausnahme neuseeländischer Gattung sind in der Jugend sämtlich wie andere Leguminosen belaubt, im Alter zum Teil Rutensträucher, deren junge Sprosse abgeflacht sind und gehemmte Folgeblätter tragen.

Carmichaelia flagelliformis bildet im Alter in der Sonne nur schuppenförmige, rudimentäre Blättchen, während sie an schattigen Standorten „als völlig beblätterte Pflanze“²⁾ wächst. In Feuchtkultur bildet sie ebenfalls, wie ich mich überzeugen konnte, teils einfach herzförmige, teils dreizählig gefiederte Blätter von derselben Größe wie die Primärblätter.

1) Askenasy, 1872. Diels, 1897. Diels, S. 76, 1906. Goebel, S. 270, 1883. Reinke, Abbild. S. 535, 1897. Wettstein, Abbild. S. 28, 1911. Hildebrand, Abbild. S. 330, 1875.

2) Cockayne, Trans. New. Zealand Inst., zitiert bei Diels, S. 76, 1906.

Die normalen Stämme besitzen ein zentrales, großzelliges, zum Teil verholztes Mark, das im Querschnitt linsenförmige bis lineare Gestalt hat¹⁾. Zu beiden Seiten, in zwei ungefähr parallele Reihen angeordnet, liegen die Geläßbündel. Sie sind nach innen, aber besonders nach außen durch sehr stark verdickte Sklerenchymstränge geschützt. In der primären Rinde liegen Sklerenchymplatten in radialer Anordnung, zwischen denen das aus schwach gestreckten Zellen bestehende, dichte Assimilationsparenchym sich befindet, so daß an die Epidermis, resp. an das einschichtige Hypoderm, abwechselnd Sklerenchymplatten und Assimilationsgewebe stoßen. *Carmichaelia* gehört zum anatomischen Typus der Genisteen.

Im Frühjahr 1913 wurde an einem Freiland-Exemplar ein Ast stark zurückgeschnitten. Die neugebildeten Sprosse zeigten einen Querschnitt, dessen kleine Axe zur großen statt wie 1:3,3 (bei den gleichaltrigen Sprossen eines nicht beschnittenen Astes desselben Exemplares) sich wie 1:1,5 verhielt. Das Mark war gar nicht verholztes und dünnwandig; statt dem Sklerenchymbelag der Gefäße waren nach innen zu gar keine, nach außen nur vereinzelte, schwach verdickte Sklerenchymfasern aufgetreten (Fig. 18).



Fig. 18. *Carmichaelia flagelliformis*. Links Querschnitt durch einen normalen Sproß, rechts durch einen an stark zurückgeschnittenem Ast desselben Exemplars gewachsenen Sproß. Vergr. 50:1.

Die Skleromplatten der Rinde waren nur noch in der Nähe der Epidermis verdickt. An diese schlossen sich die assimilatorischen Zellen an, zwischen den einzelnen Strängen weite Interzellularen freilassend. Kreisrunden Querschnitt zeigt auch der Stamm der Keimpflanzen; doch verdicken diese die rindenständigen Sklerenchymplatten wie die Folgeform.

Zur Aschenwägung wurden die jungen Sprosse von Keimpflanzen verwendet, die noch etwas rundlichen Querschnitt und 1—3 zählige Blätter besaßen, und mit Sproßspitzen eines älteren Exemplars verglichen.

Junge Pflanze: 70,76% Wasser und 8,42% Asche auf das Trockengewicht.

Alte Pflanze: 63,4% Wasser und 6,13% Asche.

1) Vgl. Greensill, S. 326 mit Abbildung, 1902.

Mühlenbeckia platyclados Meissn. (Polygonaceae).

Mühlenbeckia platyclados gehört zum selben morphologischen Typ wie *Carmichaelia*. Die älteren Pflanzen zeigen die Sprosse zu bandförmigen Assimilationsorganen¹⁾ ausgebildet, mit kleinen, dicklichen, länglich ovalen, oder mit ganz bis auf die häutige Scheide verkümmerten Blättchen. Bei Rückschlägen treten statt diesen größere, gestielte, pfeilförmige, an *Rumex* erinnernde Blätter auf; die Sproßachsen können in ihren unteren Teilen kreisrund sein. Die Rückschlagsblätter besitzen ein aus schwach gestreckten Zellen bestehendes Palissadenparenchym, dessen Dicke sich zu der des Schwammparenchym ungefähr wie 1:2 verhält. In den reduzierten, ovalen Blättern steigt dieses Verhältnis zu gunsten des hier doppelten Palisadenparenchyms auf nahezu 1:1. Die Epidermis der Oberseite besteht in beiden Fällen aus polygonalen Zellen und besitzt keine Spaltöffnungen. Die Zellen der Unterseite sind bei den ovalen Blättchen ebenfalls polygonal, während sie bei den Rückschlagsblättern stark gebuchtet sind. Die Anzahl der Spaltöffnungen beträgt — für dieselbe Fläche berechnet — bei der Rückschlagsform 9, bei der normalen 15; die Anzahl der Epidermiszellen ist bei beiden Formen fast gleich groß (Verhältnis 6 Rückschlag: 7 Folgeform). Die kleinere Zahl Spaltöffnungen bei der Rückschlagsform ist also nicht auf größere Epidermiszellen und dadurch bewirktes Auseinanderrücken der Stomata bedingt; sondern bei der normalen Form werden auf dieselbe Anzahl Epidermiszellen mehr Stomata gebildet.

Solche Rückschläge treten regelmäßig, wie schon Hildebrand festgestellt hat, an Stecklingen auf²⁾. Goebel sah solche bei alten Pflanzen vorzugsweise an der Basis entstehen³⁾.

Im Bot. Garten zu Basel beobachtete ich im Herbst 1913 zwei Exemplare, die nach Aussage des Gärtners den Sommer über unter freiem Himmel gestanden hatten. Das eine war „normal“, mit kleinen oder ganz rudimentären Blättern, das andere war an allen Sprossen mit den größeren Rückschlagsblättern besetzt. Das erste hatte den Sommer im Topf zugebracht, das zweite war frei im gedüngten Beet ausgepflanzt, die Beleuchtung für beide dieselbe gewesen. In den von Goebel und Hildebrand angegebenen Fällen war offenbar dieselbe Ursache für das Auftreten von Rückschlägen bestimmend gewesen, nämlich das bevorzugte Verhältnis der betreffenden Sprosse gegenüber der Wurzeltätigkeit.

1) Goebel, I, S. 16, 1889—1891. Askenasy, 1872.

2) Hildebrand, Abbildung, Flora 1875.

3) Goebel, I, Abbild. S. 16, 1889—1891.

Zur Aschenwägung wurden die jungen, noch saftig grünen Spitzen von Folgesprossen und die entsprechenden, mit Blättern versehenen Sprosse von Stecklingen verwendet.

Rückschlag 88,61% Wasser, 16,15% Asche auf das Trockengewicht
 Folgeform 77,24% „ 3,16% Asche „ „ „

Clematis afoliata Buch.

Die neuseeländische *Clematis afoliata* wird von Diels¹⁾ zu den Rutensträuchern gerechnet. Sie besitzt im Alter verkümmerte Blattspreiten. Die runden Sprosse, bei denen, wie bei Genisteen, abwechselnd Parenchym und Stereom an die Epidermis grenzt²⁾, übernehmen die Assimilation. Einen Rückschlag mit einem dreiteiligen und zwei ungeteilten Blattpaaren bildet Goebel ab³⁾. Dieser war an der Basis einer Pflanze entstanden. Ebensolche Sprosse z. T. mit einfachen, zum Teil mitdreiteiligen Blättern konnte ich durch Verdunkelung oder Feuchtkultur erhalten. Auch innerhalb der Rückschlagsform zeigte sich eine anatomische Differenzierung. Die Feuchtkultur zeigte vierschichtiges Schwammparenchym und schwach ausgebildetes Palissadengewebe. Die im Halbdunkel gewachsenen Blätter zeigten die Palissadenzellen bis zur Unkennlichkeit abgeflacht, das übrige Gewebe äußerst locker, so daß Ober- und Unterseite nur durch einzelne Zellbalken, die durch weite Interzellularen getrennt waren, verbunden waren.

Mit diesen Rückschlägen stimmen die Keimpflanzen überein.

Ulex europaeus L.

Anschließend an *Carmichaelia* sei das Verhalten von *Ulex europaeus* erwähnt. Die Keimpflanze ist bekanntlich dornenlos, mit 1—3 zähligen Blättern⁴⁾.

Bei der Folgeform werden die Blätter zu Dornen umgebildet; in ihren Achseln erscheinen gleichzeitig Kurztriebe, deren Vegetationspunkt und deren Blätter gleichfalls verdornen. In den Achseln dieser letzteren finden sich meist noch einmal verdornete Kurztriebe. Mechanisches Gewebe stößt abwechselnd mit assimilatorischem an die Epidermis.

Lothelier⁵⁾ hat beblätterte Rückschläge beschrieben, an denen auch

1) Diels, 1897. Abbildung eines Stammquerschnittes, S. 249.

2) Greensill, 1902. Abbildungen von Querschnitten, S. 360, Tab. XLVI.

3) Goebel, S. 320, 1913.

4) Vgl. Goebel, S. 400, 1913. Hildebrand, Abbildung, 1875. Reinke, Abbild. S. 58, 1897. Wettstein, Abbild. S. 28, 1911. Winkler, 1880.

5) Lothelier, S. 91 ff. und 520 ff., 1893.

sämtliche Achseltriebe zu beblätterten Sprossen mit unbegrenztem Wachstum sich ausgebildet haben. Keimlinge behielten nach Wollny¹⁾ in feuchter Luft zu 12,5 % die Primärform bei, während die übrigen zur Dornbildung fortschritten.

Zeidler²⁾ konnte diese ebenfalls nicht verhindern, ebensowenig Goebel³⁾.

In allen Fällen übt jedoch die Feuchtkultur einen Einfluß aus. Die Zweige sind viel weicher, stärker behaart, die Blattdornen ersten Grades zum Teil breiter und weicher, zum Teil deutlich blattartig. Deren Achseltriebe besitzen anstatt der Skleromplatten fast unverdickte Zellen; das dazwischen liegende Parenchym ist schwächer in radialer Richtung gestreckt, das Markgewebe dünnwandig. In Feuchtkultur konnte ich an Stecklingen die Dornbildung ebenfalls nicht verhindern; ebenso bildeten Sämlinge höchstens einige wenige Triebe ohne Dornen und gingen dann zur Bildung von solchen über.

Eine Anzahl Stecklinge (je sechs) wurden mit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KNO_3 , NH_4NO_3 gedüngt. Die Kontrollexemplare bildeten in den Sommermonaten Zweige mit typischen Dornen, wie die größeren Gewächshauspflanzen, während die gedüngten Exemplare (mit Ausnahme der mit KNO_3 begossenen, die nicht recht gediehen) starke Behaarung und Veränderungen in der oben angedeuteten Richtung aufwiesen.

Gegen den Herbst zu werden bei normalen Exemplaren die Internodien weniger gestreckt, die Dornen kürzer, so daß der äußere Umriß des Zweiges etwas pyramidal zugespitzt erscheint (Fig. 19). Sehr klar tritt dann im Frühjahr hervor, daß wir in den Dornen Hemmungsbildungen vor uns haben, bedingt durch übermäßige Anhäufung von Assimilaten. Im Februar fingen (im vorliegenden Fall bei gutem Wetter) alle Pflanzen stark an zu treiben. Sämtliche Zweige wurden



Fig. 19. *Ulex europaeus*. Die neu austreibenden Teil der Jugendform sich nähernd. Vergr. 1:2.

1) Wollny, S. 39, 1898.

2) Zeidler, S. 88, 1910.

3) Goebel, S. 35, 1908.

behaart und zeigten alle Übergänge bis zum 4 mm breiten Blatt. In Korrelation hiermit steht die Größe der Achselkurztriebe, die zwar stets als Dornen vorhanden, aber klein und weich sind. Molliard konnte an Keimlingen umgekehrt in der dampfgesättigten Luft von Erlenmeyerkolben durch Zusatz von Glykose (0—15 %) zur Nährlösung die Dornbildung frühzeitiger herbeiführen als bei den Kontroll-exemplaren¹⁾. „Nos recherches montrent que le glucose agit sur les piquants des plantes cultivées dans l'air humide à la manière de la sécheresse ou d'une lumière intense.“

In einem klaren Verhältnis zur morphologischen und anatomischen Struktur steht die Menge des Wassers, der Assimilate und der Asche.

Keimlinge von 3 Monaten im Sept.	81,33 %	Wasser,	10,77 %	Asche
Feuchtkultur „ März	83,09 %	„	8,89 %	„
Mit (NH ₄) ₂ SO ₄ „ Sept.	77,19 %	„	8,28 %	„
Normaler Steckling „ „	68,95 %	„	4,92 %	„
Aus Schauhaus, alte Pflanze „ „	59,34 %	„	4,98 %	„

Berberis vulgaris L. [vgl. Tischler²⁾].

Für *Berberis vulgaris* gibt bereits A. P. de Candolle³⁾ an, daß an Stellen, wo man Blätter erwarten sollte, Dornen auftreten, aus deren Achseln noch im selben Jahr beblätterte Kurztriebe sich entfalten. Schon de Candolle weist auf die Korrelation zwischen Hemmung und Umbildung der Laubblätter⁴⁾ und Austreiben der Achselsprosse hin und bildet Übergänge zwischen Blatt und Dorn ab. Die Laubblätter sind sitzend, verkehrt eiförmig, grob gezähnt, die Primärblätter⁵⁾ langgestielt, rundlich, fein und spitz gezähnt; sie stimmen mit Folgeblättern anderer nicht bedornter *Berberis*-Arten überein⁶⁾.

Vielfach beobachtet man in der Natur an Langtrieben Übergänge von wohlentwickeltem Laubblatt bis zu typischem Dorn.

Schäffer (l. c.) erwähnt, daß er hierbei nie Primärblätter wieder auftreten sah. Lothelier⁷⁾ hat versucht, die Dornbildung experimentell

1) Molliard, S. 880 ff., 1908.

2) Tischler, 1902.

3) de Candolle, S. 238, Taf. IX, 1827.

4) Goebel, S. 97 und 439, 1913 und S. 825, 1880.

5) Schramm, 1912. Warming, Abbild. S. 110, 1909. Benecke, Abbild. S. 302, 1913. Wettstein, Abbild. S. 28, 1911.

6) Schäffer, mit Tafel, 1895—1897. K. C. Schneider, 1905 und 1908.

7) Lothelier, S. 66 ff., 1893; S. 110, 1891.

zu verhindern. Er setzte einjährige *Berberis*-Exemplare, die er über dem Boden abgeschnitten hatte, feuchter Luft oder abgeschwächtem Licht aus und erhielt Primärblätter ohne Achselknospen.

Auch Tischler¹⁾ konnte an ein- und zweijährigen Pflanzen, die er stark oder ganz zurückschnitt und im feuchten Warmhaus kultivierte, während einer ganzen Vegetationsperiode die Bildung von gestielten Primärblättern bewirken, während die nur ins Dunkle gestellten oder schattierten Pflanzen im Gegensatz zu denen von Lothelier nach Bildung von wenigen Rückschlagsblättern bald zur Dornbildung übergingen.

Die Pflanzen, die er in Töpfen im Freien kultivierte und nur zur Hälfte zurückschnitt, hatten ganz „normale“ Dornen mit Kurztrieben, die Exemplare, die, die er bis an den Boden zurückschnitt, nur wenige Übergangsblätter gebildet. Er schließt hieraus, daß die im Warmhaus kultivierten Exemplare „nicht die anormale Ausbildung der Langtriebe durch das Herunterschneiden erhalten hatten“ (l. c. pag. 25).

Um festzustellen, ob nicht auch bei *Berberis* gerade durch Zurückschneiden ein bestimmender Einfluß erzielt werden kann, wurden bei Allach (bei München) Anfang Mai 1913 zwei an trockener, sonniger Stelle stehende Sträucher größtenteils über der Erde abgeschnitten. Im August zeigten alle Langtriebe vollentwickelte Blätter oder Übergänge von solchen zu Dornen; gegen die Spitze zu gingen

alle diese in Dornen über, da der Eingriff aufgehört hatte, wirksam zu sein. Vier Triebe zeigten Rückschlagsblätter mit langen Stielen (Fig. 20). Auch hier zeigt sich, wie bei *Ulex*, die Größe der Achseltriebe in Korrelation mit der Ausbildung der Blätter. Warum bei dieser Versuchsanordnung Zurückschneiden Auftreten von typischen Jugendblättern zur Folge gehabt hat, ist wohl dadurch zu erklären, daß in diesem Falle den neuen Schossen die Tätigkeit des ausgedehnten Wurzelsystems erwachsener Pflanzen, in den Versuchen Tischler's nur dasjenige zweijähriger Topfexemplare zugute kam.

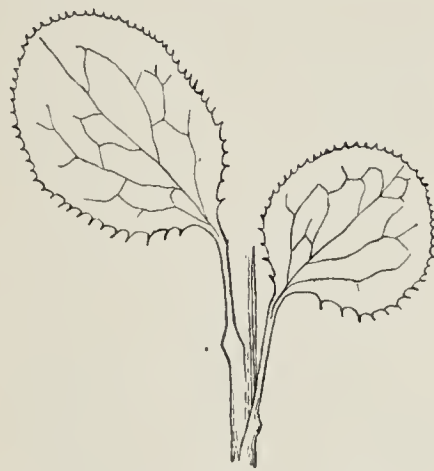


Fig. 20. *Berberis vulgaris*.
Schoß nach Zurückschneiden
entstanden. Vergr. 1:2.

Veronica cupressoides Hook.

Über die Formveränderungen, denen die sogenannten „whipcord“ *Veronica* von Neuseeland unterworfen sind, hat wohl zuerst Kirk²⁾ be-

1) Tischler, l. c. pag. 20 ff.

2) Kirk, 1878.

richtet. Eingehend geschildert ist ihr Verhalten bei Goebel, Cockayne, Brown und Lindsay¹⁾.

Diese Veronica-Arten besitzen eng anliegende, kurze, fleischige Schuppenblätter, die in feuchter Luft oder unter sonstigen guten Kulturbedingungen abstehenden, flachen, fiederschnittigen Platz machen, die denen anderer Veronica-Arten gleichen. Mit diesen stimmen genau die Primärblätter überein. *Veronica cupressoides* ist z. B. so labil, daß es schwer fällt, Exemplare in Kultur zu erhalten, die nur die Folgeform aufweisen.

Feuchtkultur hat ausnahmslos Bildung von Rückschlagsblättern zur Folge. Ebenso bilden sich stets solche an Stecklingen, sobald diese



Fig. 21. *Veronica cupressoides* (die oberen Sproßspitzen nach Einsetzen in Regenwasser gewachsen).
Nat. Gr.

gut angewurzelt sind. Wenn dann die oberirdischen Teile sich stärker entwickelt haben, so erscheint wieder die Folgeform. Wurden Pflanzen, die bereits wieder soweit waren, stark zurückgeschnitten, so entwickelten sie stets an allen Zweigen wieder die abstehenden Blätter. Verdunkeln wirkt in gleicher Weise. Ein Steckling, der noch Rückschlagsblätter zeigte, in Regenwasser versetzt, ging schon mit dem nächstfolgenden Blattpaar (Fig. 21) in die Folgeform über, während ein solcher in Knop 2,5‰, wie die gleichalterigen Topfexemplare, weiterhin Rückschlagsblätter bildete. Das wird durch eine Wägung bestätigt.

Die junge Sproßspitze eines Exemplars mit Folgeform: 71,16 % Wasser und 5,41 % Asche auf das Trockengewicht.

Diejenige eines aus Feuchtkultur stammenden mit Rückschlagsprossen hatten 78,18 % Wasser und 10,10 % Asche.

Das im Querschnitt²⁾ dreieckige, mit der etwas längeren, schwach konkaven Seite dem Stamm eng anliegende Schuppenblatt besitzt ziemlich stark entwickelten Bastbeleg, was nicht als statische Notwendigkeit gedeutet werden kann, sondern bedingt ist durch überschüssige Assimilatenablagerung. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unter-(Außen-) Seite. Ebenso sind etwas palissadenähnlich gestreckte Zellen vorzugsweise dort ausgebildet.

1) Goebel, I, S. 19, 1889—1891; S. 31, 1908; S. 399 und 410, 1913. Cockayne, S. 288 ff., 1900. Brown, S. 20, 1888. Lindsay, S. 242—245, 1888.

2) Goebel, S. 33, 1908.

Das Rückschlagsblatt dagegen besitzt Palisadengewebe auf der Oberseite und darunter ein etwa dreischichtiges, aus runden Zellen bestehendes Schwammparenchym. Dicke des Palissadengewebes zum Schwammgewebe ca. 1:2. Der Zeichnung von Adamson¹⁾, die ein zirka neunschichtiges Mesophyll ohne Palissadenparenchym aufweist, scheint kein typisches Rückschlagsblatt, sondern eine Übergangsform als Vorlage gedient zu haben.

Die Epidermis der Unterseite besteht beim Schuppenblatt aus nahezu isodiametrischen, polygonalen, beim Rückschlagsblatt aus unregelmäßigen, stark gebuchteten Zellen; die Oberseite ist auch bei diesem letzteren aus nur schwach geschweiften Zellen zusammengesetzt und wie die Unterseite mit wenn auch etwas weniger zahlreichen Spaltöffnungen versehen. Die Cuticula des Folgeblattes ist auf der Unterseite sehr stark entwickelt; über den Spaltöffnungen springt sie als Ringleiste vor und bildet so einen äußeren Vorhof. Beim Rückschlagsblatt ist sie schwach und demgemäß der Vorhof nur durch ein dünnes scharfes Rändchen angedeutet.

In sehr frühen Stadien wachsen die Folgeblätter auf ihrer Außenseite stärker, so daß sie sich kuppelartig über dem Vegetationspunkt zusammen neigen und ihre Ränder fest aneinander pressen. An der Basis bleibt jedes Blattpaar verwachsen. Die Rückschlagsblätter bleiben dünn und sind daher von Anfang an abstehend. Die Übergangsformen²⁾, sowie die Entstehungsweise der Schuppenblätter deuten mit Sicherheit darauf hin, daß wir es mit reduzierten Blattspreiten und nicht mit Phyllodien³⁾ zu tun haben.

Wie im Experiment an ein und derselben Art Zwischenformen auftreten, so stellen in der Natur einzelne Arten phylogenetische Stufen dar. So stellen die Blätter von *Veronica loganioides* Armstr.⁴⁾ ein Übergangsstadium zwischen ausgebreitetem und Schuppenblatt dar. Anatomisch erinnern sie, wiewohl stets abstehend, bereits an die anliegenden Blätter verwandter Arten. Oberseits sind die Parenchymzellen noch etwas palissadenartig; unterseits ist bereits eine Andeutung von radialer Streckung vorhanden, die Cuticula sogar stärker wie auf der Oberseite. *Veronica Hektori* mit noch reduzierteren Blättern wie *V. Cupresoides* zeigt das Gefäßbündel nahe an die adaxiale Seite verlegt, die Zellen fast des ganzen Mesophylls in radialer Richtung gestreckt und

1) Adamson, S. 265, 1911—12.

2) Cockayne, S. 289, 1900.

3) Vgl. Diels, 1897.

4) Abb. bei Cockayne, 1911.

schräg aufwärts gerichtet, entsprechend dem einfallenden Licht. Die Cuticula der Epidermis der Außenseite ist so dick wie das Zellumen.

Juniperus chinensis L.

Die Fälle von Heterophyllie bei Angehörigen der Gattung *Juniperus* erscheinen dadurch kompliziert, daß die Jugendform mit abstehenden Nadeln, die allen Arten der Gattung gemeinsam ist¹⁾, mehr oder weniger fixiert werden kann.

Hier sei nur darauf hingewiesen, daß Faktoren, die bei den übrigen behandelten Beispielen die Jugendform hervorgerufen haben, dies auch bei *Juniperus* tun können. Bekanntlich treten besonders häufig in der Nähe von starken Verzweigungen oder unterhalb von Schnittwunden Triebe mit abstehenden Nadeln auf, an Orten also, wo eine Saftstauung stattfindet. Im April wurden an *Juniperus chinensis* im Freiland (Fig. 22) Äste sämtlicher kleineren Zweige und Knospen beraubt, bis auf wenige Sproßspitzen. Diese bildeten beim Austreiben abstehende Nadeln. Ebenso gelang der Versuch, als ohne Verwundung durch Einbinden in schwarzes Papier die meisten Knospen eines Astes am



Fig. 22. *Juniperus chinensis*. Stark zurückgeschnittener Sproß einer älteren Pflanze.

Austreiben gehemmt wurden und nur die Endknospe herauschaute. Diese zeigte dann ebenfalls die Retinisporaform. Der Aschengehalt junger Folgesprossen war nur wenig verschieden von dem junger

1) Goebel, Abbild. S. 34, Flora 1889, S. 256, 1883; S. 384, 1913; S. 21, 1889—1891, I. Beyerinck, S. 516, 1890; dort weitere Literatur.

Retinisporasprossen, er war eher höher, zeigte also ein von anderen xerophilen Pflanzen abweichendes Verhalten (siehe Tabelle). Wurden von einer Variegata-Form weiße Spitzen genommen, die nicht nachträglich durch Assimilation das Verhältnis der ihnen zugeführten Stoffe verändern konnten, so ergab sich folgendes Resultat:

Retinispora 7,14 % Asche auf das Trockengewicht

Folgeform 6,18 % „ „ „ „

Doch kann es sich hier um einen Zufall handeln, da die Bestimmung infolge von Materialmangel nur mit wenigen Sproßspitzen vorgenommen werden konnte.

Nach Diels¹⁾ handelt es sich bei Entstehung der Folgeform der Cupressineen um einen epharmonischen Vorgang.

Welche Faktoren außer den genannten die Retinisporaform hervorrufen oder bei Stecklingen aus den Achselknospen der Primärblätter ihre jahrelange Fixierung bewirken, ist noch unklar²⁾. Es können verschiedene Rassen vorliegen. Dazu üben jedenfalls Ernährungsbedingungen ihren Einfluß aus, über die die Angaben sich widersprechen. So begünstigen nach Beyerinck³⁾ „Frostschaden, Insektenfraß, Pflanzliche Parasiten, Verwundung des Holzzylinders oder der Rinde der Wurzel“ die Bildung der Retinisporaform, also zum Teil Faktoren, die das vegetative Wachstum fördern. „Jugendformen bewurzeln sich leichter als die Hauptformen.“ Ob diese gerade infolgedessen leichter beibehalten werden können, wäre zu untersuchen. Eine entgegengesetzte Angabe macht z. B. Drude⁴⁾, daß Stecklinge von *Chamaecyparis* um so rascher die Folgeform bildeten, „je kräftiger die Bewurzelung der jugendlichen Triebe vor sich ging“. Auf gutem Boden sollen sich ebenfalls rascher die Folgeformen bilden. Auch können Correlationsverhältnisse unaufgeklärter Natur eine Rolle spielen⁵⁾.

Helikomorphien von unbestimmtem Charakter.

Campanula rotundifolia L.

Die Heteophyllie bei *Campanula rotundifolia* ist von Goebel⁶⁾ eingehend untersucht worden. Er wies nach, daß die gestielten Rund-

1) Diels, S. 72, 1906.

2) Goebel, S. 385, 1913.

3) Beyerinck, S. 524, 1890.

4) O. Drude, 1903, S. 192.

5) Goebel, S. 113, 1895.

6) Goebel, S. 333, 1895, II; S. 1 ff., 1896, II; S. 481, 1896, I; S. 208 u. 544, 1898; S. 8, 9 u. 13, 1908; S. 372 u. 407 ff., 1913. Paoli, S. 227, 1904. Diels, S. 86 u. 87, 1906.

blätter die „normaler Weise“ an Keimlingen und an der Basis von Ausläufern auftreten, auch an der Spitze von Langtrieben wieder entstehen, wenn die Lichtintensität herabgemindert wird. An Sprossen, die bereits sitzende Langblätter gebildet hatten, folgten auf diese wieder Rundblätter, bei solchen, die bereits Blütenknospen angelegt hatten, verkümmerten diese, und es entwickelten sich aus den Blattachsen Triebe mit Rundblättern. Familler¹⁾ erhielt an Stecklingen, die Langblätter besaßen, wieder Rundblätter, ebenso an ganzen Exemplaren, die er ohne sichtbare Verletzung der Wurzeln verpflanzte und bei unvermindertem Sonnenlicht kultivierte.

An Pflanzen, die im Winter im Gewächshaus gehalten wurden und lebhaft weiter wuchsen, beobachtete ich alle möglichen Kombinationen, das Auftreten von Übergangsformen oder typischen Rundblättern an Achselsprossen der Langblätter oder am Ende der Hauptsprosse, sowie die Bildung von Achselsprossen mit zahlreichen Langblättern. In diesem letzteren Falle hatte offenbar die Lichtintensität genügt, um das für die Bildung der Langblätter, nicht aber der Blüten nötige Stoffverhältnis zu schaffen; so wuchsen Haupt- und Achselsprosse unbegrenzt weiter bis zu 40—50 cm Länge und verzweigen sich mehrfach.

Rundblätter im Freien gesammelt: 59 % Wasser, 19,72 % Asche.
Langblätter vom selben Standort: 59,56 % Wasser, 15,13 % Asche.
Rundblätter im Gewächshaus im September: 77 % Wasser, 14,48 % Asche.

Langblätter im Gewächshaus von denselben Pflanzen: 77 % Wasser, 15,48 % Asche.

Das Resultat der Gewächshauspflanzen ist vielleicht dadurch zu erklären, daß diese wieder zur Bildung von Rund- und Übergangsformen zu schreiten im Begriffe waren; solche traten später zahlreich auf.

Rundblätter die infolge Lichtmangel entstanden waren, saftig grün:
88,51 % Wasser, 24,37 % Asche.

In einem anderen Falle:

81,87 % Wasser, 14,5 % Asche.

91,13 % Wasser, 14,72 % Asche.

Es kann also aus diesen wenigen Zahlen keine Beziehung gefunden werden zur Form der Blätter.

Daß die Rundblattform vom Keimling nicht übersprungen werden kann, hat Goebel²⁾ gezeigt. Schramm³⁾ hat gefunden, daß in der

1) Familler, S. 96, 1900.

2) Goebel, S. 8, 1896, II.

3) Schramm, S. 284, 1912.

Natur mit der morphologischen Verschiedenheit eine anatomische parallel geht. Das Verhältnis von Palissadenparenchym zu Schwammgewebe steigt beim Übergang vom Rundblatt zum Langblatt von 0,63 beim ersteren auf 1,08 beim letzteren.

Kulturen im Gewächshaus (also bei verminderter Lichtintensität) sowie im Feuchtkasten zeigten, daß der Lichtgenuß wohl noch genügen kann für die Bildung von Langblättern, dagegen nicht mehr zur stärkeren Ausbildung ihres Palissadenparenchyms; sie besitzen in dem Falle dieselbe Struktur wie die Rundblätter mit Verhältnis von Palissadenparenchym zu Schwammgewebe wie 1:2; ebenso zeigten bei Pflanzen, die ins Dunkle versetzt wurden, Langblätter, die zu dieser Zeit bereits angelegt waren und sich noch zu solchen ausbildeten, dasselbe Verhältnis. Die äußere Form und die anatomische Struktur brauchen also nicht immer in derselben Weise miteinander verkoppelt zu sein, und die Struktur kann noch beeinflußt werden, wenn die Gestalt bereits bestimmt ist.

Myrtaceae.

Zu den Myrtaceen gehören einige der am längsten bekannten Beispiele von Heterophyllie. Die ausgewachsenen Pflanzen sind häufig nicht nur durch die Form, sondern auch durch die Stellung der Blätter von den Primärformen verschieden. Sie ist bei den letzteren häufig eine dekussierte, bei den alten Pflanzen eine dreizählige oder spiralige. Die Primärblätter sind in den folgenden untersuchten Fällen dorsiventral, die Folgeblätter äquifazial; oft geht mit dieser Verschiedenheit eine andere Orientierung gegenüber Licht oder Schwerkraft Hand in Hand (Kompaßpflanzen); doch sind die genauen Bedingungen hierfür nicht bekannt¹⁾.

Eucalyptus globulus Labill.²⁾.

Magnus³⁾ beschreibt 1875 Keimlinge mit gegenständigen, dorsiventralen, wagrechten, sitzenden Blättern im Gegensatz zu den gestielten, äquifazialen Folgeblättern. Auch diese sind im Primordialstadium dekussiert und werden erst nachträglich verschoben. Hildebrand⁴⁾ erwähnt ein ca. 6 m hohes Exemplar, das ins Freie verpflanzt wurde. Dessen Krone wuchs nicht recht weiter, aber in Korrelation damit entstanden am Stamm massenhaft Büschel von Jugendformen. „Es ist

1) Goebel, S. 495, 1913.

2) Briosi, 1882—83, 1892.

3) Magnus, S. 19, 1875.

4) Hildebrand, S. 7, 1892,

diese Beobachtung auf insofern von Interesse, als sie zeigt, wie äußere Einflüsse — also hier starke Ernährung — auf die Form und Stellung der Blätter einwirken können.“ Dasselbe Resultat erhielt auch Leclerc du Sablon¹⁾.

Eine Wägung der Trockensubstanz und der Asche von Sproßspitzen einer solchen Pflanze, die noch im Primärstadium stand, ergab, erstens

72,95 % Wasser, 7,92 % Asche auf das Trockengewicht

zweitens

70,33 % Wasser, 6,75 % Asche

einer solchen mit Folgeblättern

59,95 % Wasser, 5,53 % Asche

60,58 % Wasser, 3,90 % Asche.

Dieses Verhältnis dürfte wohl bei *Melaleuca*-Arten, wo mir kein Vergleichsmaterial zur Verfügung stand, ein analoges sein.

Callistemon lanceolatus Sweet.

Callistemon lanceolatus besitzt spiralige, derbe, lanzettliche Blätter, die durch Drehung des kurzen Blattstieles in die Vertikalebene gestellt sind. Sie sind bis 5 cm lang und 0,4 bis 0,6 cm breit. In der Mitte und an den Rändern ist je ein starkes, von einer Bastscheide umgebenes Gefäßbündel (Fig. 23 und 24).

Fig. 24.

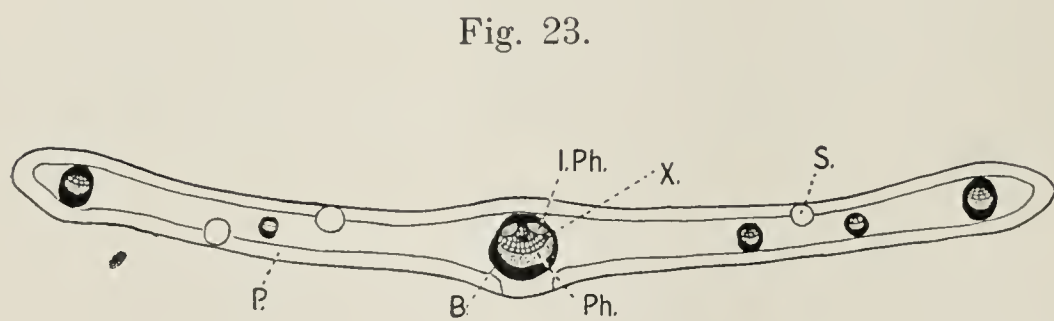


Fig. 23.

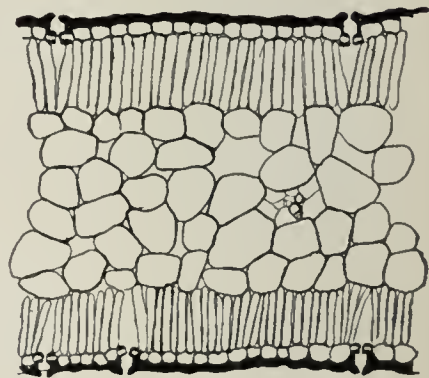


Fig. 23. *Callistemon lanceolatus*. Querschnitt durch Folgeblatt. *P.* Palissadengewebe; *S.* Sekretlucken; *B.* Bastscheide; *X.* Xylem; *Ph.* Phloem; *I.Ph.* intraxyläres Phloem. Vergr. 20.

Fig. 24. *Callistemon lanceolatus*. Detail zu Fig. 23. Vergr. 110.

Das mittlere besitzt intraxyläres Phloem. Das Palissadengewebe ist gleichmäßig einschichtig, mit äußerst engen Interzellularen (Fig. 24), die einzelnen Zellen mit zahlreichen zäpfchenartigen Verbindungen.

1) Leclerc du Sablon, S. 231, 1885.

Die Spaltöffnungen sind tief eingesenkt, die beiden Nebenzellen bilden einen Cuticularring über der äußeren Atemhöhle; die Epidermiszellen sind polygonal.

Die Primärblätter sind eiförmig, zugespitzt, ca. 1 cm breit, 2 cm lang. Ihre Oberseite ist etwas konvex. Ihr Gewebe ist locker. Fig. 25—28 stellen einzelne Glieder (mit derselben Vergrößerung) der Blattrihe dar. Das erste Primärblatt ist rein dorsiventral gebaut. Lockeres Palissadengewebe auf der Oberseite, Schwammparenchym auf der Unterseite; die Cuticula ist beiderseits dünn, die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt. Die Epidermiszellen der Oberseite sind wellig

Fig. 25.

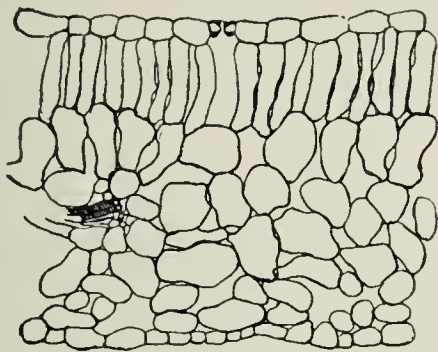


Fig. 26.

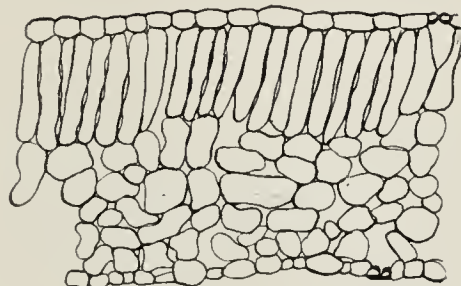


Fig. 27.

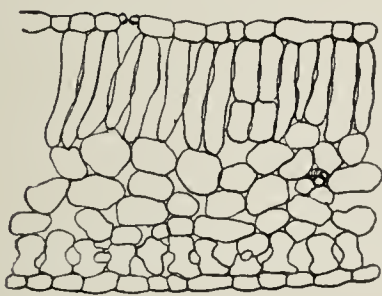


Fig. 28.

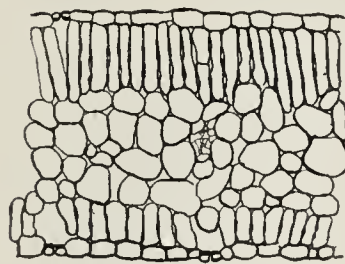


Fig. 25—28. *Callistemon lanceolatus*. Fig. 25. Erstes Primärblatt. Fig. 26. Drittes Primärblatt. Fig. 27. Viertes Primärblatt. Fig. 28. Sechstes Primärblatt. Vergr. 75.

umrandet, die der Unterseite sehr stark ausgebuchtet. Das Palissadengewebe greift in keiner Weise über die Seitenränder auf die untere Seite über. Bereits beim dritten Primärblatt finden sich in der untersten Mesophyllschicht einige Zellen etwas gestreckt. Beim vierten ist das Palissadengewebe unterseits auf der ganzen Fläche angedeutet. Die Bildung hat hier nicht vom Blattrande aus, sondern gleichzeitig auf der ganzen Fläche begonnen. Bei später erscheinenden Blättern werden die Palisaden enger und grenzen gegen den Mittelteil schärfer ab. Die Gefäßscheide ist beim ersten Blatt nicht, beim dritten bereits sklerenchymatisch verdickt. Schon beim ersten Blatt ist intraxyläres Phloëm vorhanden. Gleich gebaut sind die Primärblätter von *C. amoenus* hort.

Versuche, bei der erwachsenen Pflanze (von *C. lanceolatus*), die dorsiventralen Primärblätter wieder hervorzurufen, mißlingen. Es wuchsen nur zwei Stecklinge, von denen der eine in den Feuchtkasten gestellt wurde. Seine Blätter unterließen die Einstellung in die Vertikalebene. Der Querschnitt zeigte ungefähr das beim Primärblatt 6 abgebildete Verhältnis der beiderseitigen Assimilationsschichten. Denselben Bau nahmen die Blätter von Stockausschlägen an, die an Freilandexemplaren entstanden, ebenso Blätter unterhalb der Abschnidestellen größerer Zweige. Auch hier unterblieb zum Teil die Drehung.

Melaleuca incana.

Melaleuca incana besitzt 8—9 mm lange, 2 mm breite, lanzettliche, sitzende Blätter, die meist in dreigliedrigen Wirteln stehen. Der



Fig. 29. *Melaleuca incana*. Steckling im Juli zurückgeschnitten nach einem Monat. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Querschnitt ist völlig plan, das Blatt äquifazial gebaut mit ebensolchen sklerenchymatisch verdickten Gefäßbündelscheiden wie *Callistemon* und gleichmäßig dichtem Palissadenparenchym auf der ganzen Peripherie, oberseits meist etwas tiefer, scharf gegen die Mittelschicht abgegrenzt. Diese besteht aus großlumigen, etwas verdickten, verholzten Zellen, die zum Teil Gerbstoff enthalten. Die Epidermiszellen sind polygonal, mit sehr dicker Cuticula. Die Schließzellen selbst nicht eingesenkt, bilden aber durch einen dicken, aufgesetzten Cuticularring eine äußere Atemhöhle. Das Blatt ist von einzelligen Haaren grau. diese lösen sich im Alter los.

In Feuchtkultur entstehen völlig unbehaarte Blätter von ovaler Gestalt mit abgerundeter Spitze, 8 mm lang, 3 mm breit. Solche traten auch regelmäßig an Stecklingen auf, sobald sich diese gut bewurzelt hatten und zu treiben anfangen. Sie zeigten das Palissadenparenchym lockerer und auf der Unterseite nur halb so dick wie auf der Oberseite. Auch in Dunkelkultur und in Luftfeuchtigkeit konnte es nicht ganz zum Schwinden gebracht werden. Fig. 29 zeigt einen Steckling der im Juli zurückgeschnitten wurde und unter denselben

Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen, unter denen die übrigen wieder in die Folgeform übergangen, kultiviert wurde. Auch in diesem Falle war das Palisadengewebe unterseits noch vorhanden.

Im Oktober wurden einige Pflanzen unmittelbar über der Erde abgeschnitten. Fig. 30 zeigt den Querschnitt durch eines der untersten Blätter eines neu ausgetriebenen Sprosses. Durch diesen Eingriff ist der Bau viel stärker beeinflußt worden als durch Feuchtkultur. Das Gewebe ist locker, die Palissaden breiter und kürzer, nur noch auf der Oberseite in typischer Entwicklung; unterseits reicht das Schwammparenchym in der Mitte des Blattes bis an die Epidermis. Am Rande greift das Palisadengewebe noch herüber und wird hier am stärksten festgehalten. Die Epidermiszellen sind von der Oberfläche gesehen polygonal mit geschweiften Seitenwänden.

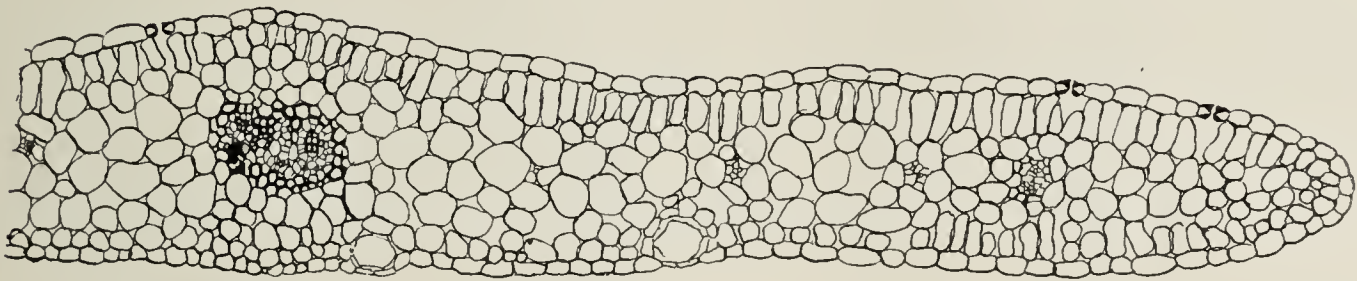


Fig. 30. *Melaleuca incana*. Steckling, am 20. Oktober zurückgeschnitten, neues Blatt am 15. Dezember abgenommen. Vergr. 85.

An Zweigen mit Rückschlagsblättern ist die Blattstellung meist nicht dreiwirtelig, sondern dekussiert. Die Blattanlagen entstehen in beiden Fällen gleichzeitig am Vegetationspunkt, in einem Falle zu dritt, im anderen Falle paarweise. Der Übergang von einer Stellung zur anderen kann sich auf verschiedene Weise vollziehen, ist aber am Vegetationspunkte selbst nicht untersucht worden. Entweder entsteht ein Rückschlagszweig als Achselknospe mit von Anfang an dekussierter Stellung; oder, wenn ein Zweig allmählich in die andere Form übergeht, so sieht man meist ein Blatt eines Wirtels etwas empor,- eines aus dem nächst höheren heruntergerückt, so daß nach einigen Zwischenstufen die dekussierte Stellung zustande kommt. Sie kann aber auch ohne Übergang auf einen dreizähligen Wirtel folgen. Die Form der Blätter ist natürlich nicht streng an eine bestimmte Stellung gebunden; meist bildet ein Zweig nach Einsetzen in feuchte Luft zuerst unbehaarte, dreizählige Blätter, dann solche in dekussierter Stellung. Umgekehrt wird diese letztere beim Wiedererscheinen von Folgeblättern meist noch einige Zeit beibehalten.

Von *Melaleuca incana* besaß ich keine Sämlinge. Daß wir jedoch in den dekussierten, dorsiventralen Blättern die Jugendform besitzen, erscheint durch Vergleich mit Sämlingen anderer Arten gesichert. Solche erhielt ich von *Melaleuca diosmifolia* und *M. genistifolia*.

Die Folgeblätter von *M. diosmifolia* stehen ebenfalls in dreigliedrigen Wirteln, können aber schwach spiralig auseinander gezogen sein. Bei *M. genistifolia* kommt zwei Fünftel- und drei Fünftel-Stellung vor. Bei beiden Arten sind die Folgeblätter streng



Fig. 31. *Melaleuca diosmifolia*. Keimling. a Cotyledonen, Primärblätter gegenständig. Vergr. $\frac{1}{2}$.

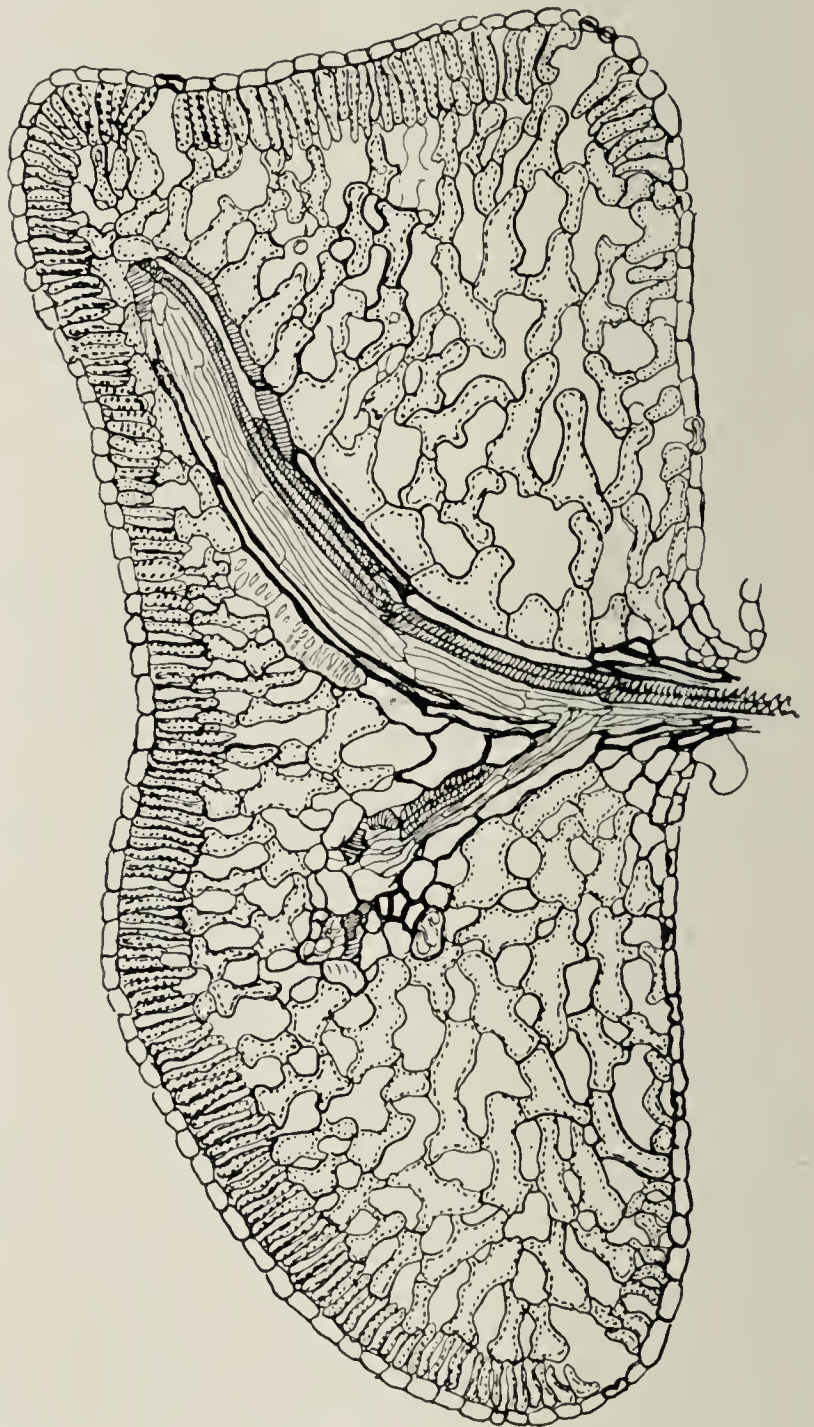


Fig. 32. *Melaleuca micromera* Schauer. Längsschnitt durch ein Folgeblatt. Vergr. 110.

äquifazial gebaut, mit sehr dicker Cuticula. Die Primärblätter sind dorsiventral, oberseits etwas konvex, und dekussiert wie diejenigen von *Callistemon* (Fig. 31). Bald erscheinen auf der Unterseite radial gestreckte Zellgruppen (bei *M. diosmifolia* schon beim dritten Blattpaar), und zur selben Zeit geht die Stellung in die spiralige über. Am längsten bleibt das Schwammparenchym der Unterseite unter den Blattnerven erhalten.

Melaleuca micromera Schauer.

Einen Typus mit stärker abgeleiteten, schildförmigen Folgeblättern stellt *M. micromera* dar. Magnus¹⁾ berichtet über das Auftreten von „Rückschlagssprossen“ beim Versetzen von Pflanzen aus dem Kalten ins warme Zimmer. Die normalen Blätter stehen in dreigliedrigen Wirteln, sind sehr klein, 1,5 mm hoch, schildförmig inseriert und erinnern im Habitus an Blattläuse; im Querschnitt sind sie halbrund, mit der Bauchseite dem behaarten Stämmchen anliegend. Fig. 32 stellt einen Längsschnitt dar. Die Rückenseite läuft oben in einen kurzen Mucro aus. Das Palissadengewebe befindet sich nur an der freien Rückenseite und oben, die Spaltöffnungen dagegen an der anliegenden Seite; das Blatt ist von lockerem Schwammparenchym ausgefüllt; be-

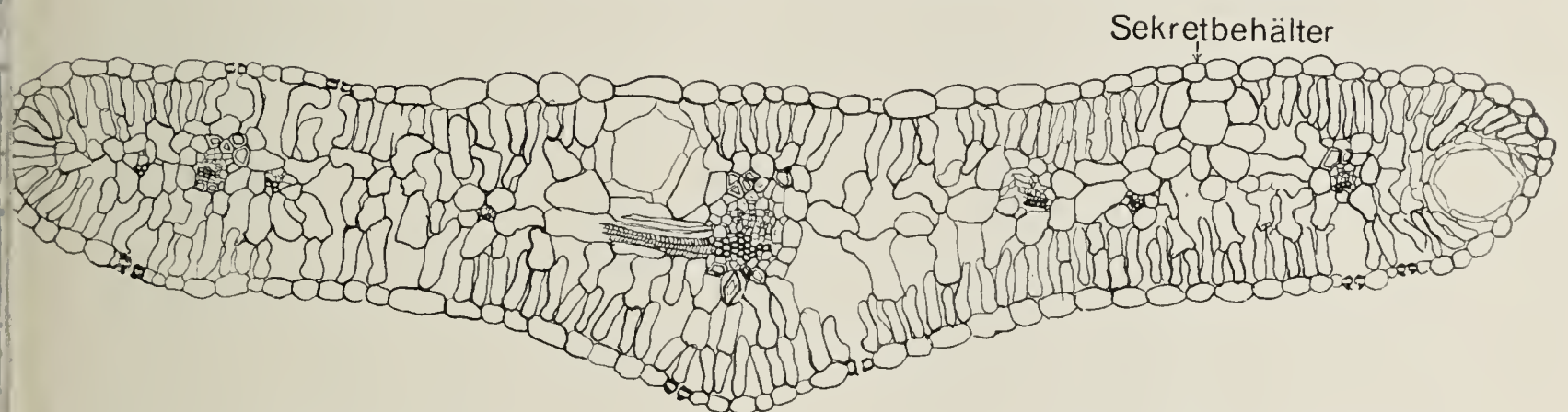


Fig. 33. *Melaleuca micromera* Schauer. Querschnitt durch Rückschlagblatt. Vergr. 110.

sonders in seinem unteren Teile enthält es häufig Komplexe von tracheïdalen, verholzten Zellen mit wässerigem Inhalt. Die Rückschlagsblätter zeigen gleiche Form und Insertion wie die Folgeblätter von *M. incana*, sind nur entsprechend lockerer gebaut. Fig. 33 stellt einen Querschnitt dar. Goebel²⁾ sah solche Rückschlagsblätter aus der Basis von Stecklingpflanzen auftreten.

Exemplare, die ich im Feuchtkasten kultivierte, zeigten sie ebenfalls; doch war deren Bildung hier nicht auf die Basis beschränkt. Dagegen nützte es nichts, wenn ein Ast einer stärkeren Pflanze in schwarzes Papier eingebunden wurde. Die Blätter waren zwar gelblich weiß, aber von normaler Form. Wurde eine ganze Pflanze schattiert, so gedieh sie schlecht. Die Bildung des Palissadengewebes auf der Unterseite ließ sich auch nicht durch Abschneiden verhindern. Der Übergang vom Schildblatt zum abstehenden ging auf zweierlei Weise vor sich. Entweder bildeten sich die, wahrscheinlich am Vegetations-

1) Magnus, S. 17, 1887.

2) Goebel, 1896, I.

punkt schon angelegten Blätter unter den neuen Bedingungen schlecht aus und blieben ganz klein, worauf dann sofort flache folgten; oder die normalen Blätter verkümmerten nicht; es bildeten sich Übungsformen, indem der Mucro in die Länge wuchs und zur Blattspitze wurde. Bei den nächstfolgenden verschwand dann nach und nach das untere Anhängsel. Über die Blattstellung gilt das für *M. incana* Gesagte.

In diesem Zusammenhang sei auf das Verhalten einiger anderen Arten hingewiesen. *M. densa* besitzt 2—3 mm lange, runde dickliche Blättchen, die auf der Unterseite über der Ansatzstelle eine schwache Anschwellung zeigen. Von Gartenexemplaren gibt Benth¹⁾ an, daß die Blätter länger und spitzer sind. Pflanzen, die unter diesem Namen in München und Berlin kultiviert werden, besitzen solche von 11 mm Länge, flach, eiförmig zugespitzt. Nach Lignier²⁾ kommt bei dieser Pflanze dreizählig wirtelige, drei Achtel- und dekussierte Stellung vor. Wahrscheinlich stellt diese letztere, sowie die vergrößerten Blätter eine Annäherung an die Jugendform dar. Innerhalb der Gattung *Melaleuca* wird von den Angehörigen der Sektion der *Decussatae* die dekussierte Stellung zeitlebens beibehalten. Bei der ebenfalls mit dekussierten Blättern versehenen *Melaleuca hypericifolia* geht mit diesem zweifellos primitiven Verhalten das anatomische Hand in Hand, indem das Palissadengewebe der Unterseite nur etwa halb so dick wie das der Oberseite ist.

Leptospermum australe

besitzt ebenfalls breit lanzettliche, ca. 9 mm lange, 3 mm breite, etwas gegen die Vertikalebene zu gedrehte Blätter, deren Palissadengewebe

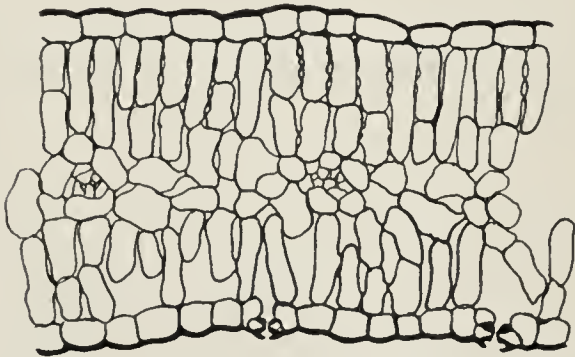


Fig. 34. *Leptospermum australe*. Normales Blatt. Vergr. 150.

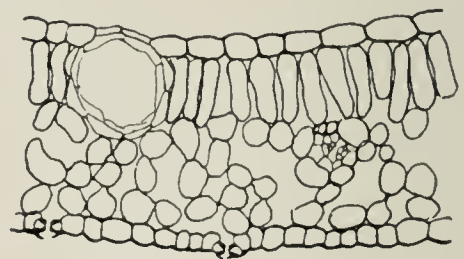


Fig. 35. *Leptospermum australe*. Nach Zurückschneiden gewachsenes Blatt. Vergr. 150.

auf der oberen Seite etwas dichter wie auf der Unterseite ist (Fig. 34). Im Experiment zeigt sich *L. australe* leichter beeinflussbar wie *Melaleuca*-Arten. Schon bei gewöhnlichen Stockausschlägen ist das Palis-

1) Bentham, Bd. III, S. 156.

2) Lignier, 1889.

sadengewebe der Unterseite stark reduziert. Wurden im Kalthaus aus Stecklingen gezogene, starke Pflanzen über dem Boden abgeschnitten, so zeigten sich Blätter mit dem in Fig. 35 abgebildeten Querschnitt wo lockeres Schwammgewebe die ganze Unterseite einnimmt. Relativ am längsten wird das Palissadengewebe am Rande beibehalten.

Die drei angeführten Gattungen sind nah verwandt und gehören den Myrtaceae Leptosperminae an. Bei diesen ist also die äquifaziale Blattstruktur und die dreiwirtelige oder dekussierte Blattstellung in verschiedenem Maße fixiert.

Passerina filiformis Mill., *P. pectinata* hort. und
Thymelaea hirsuta.

P. filiformis und *P. pectinata* gehören den erikoiden Formen¹⁾ der Hartlaubflora des Kaplandes an. Die dekussierten Blätter sind kahnförmig nach oben eingebogen.

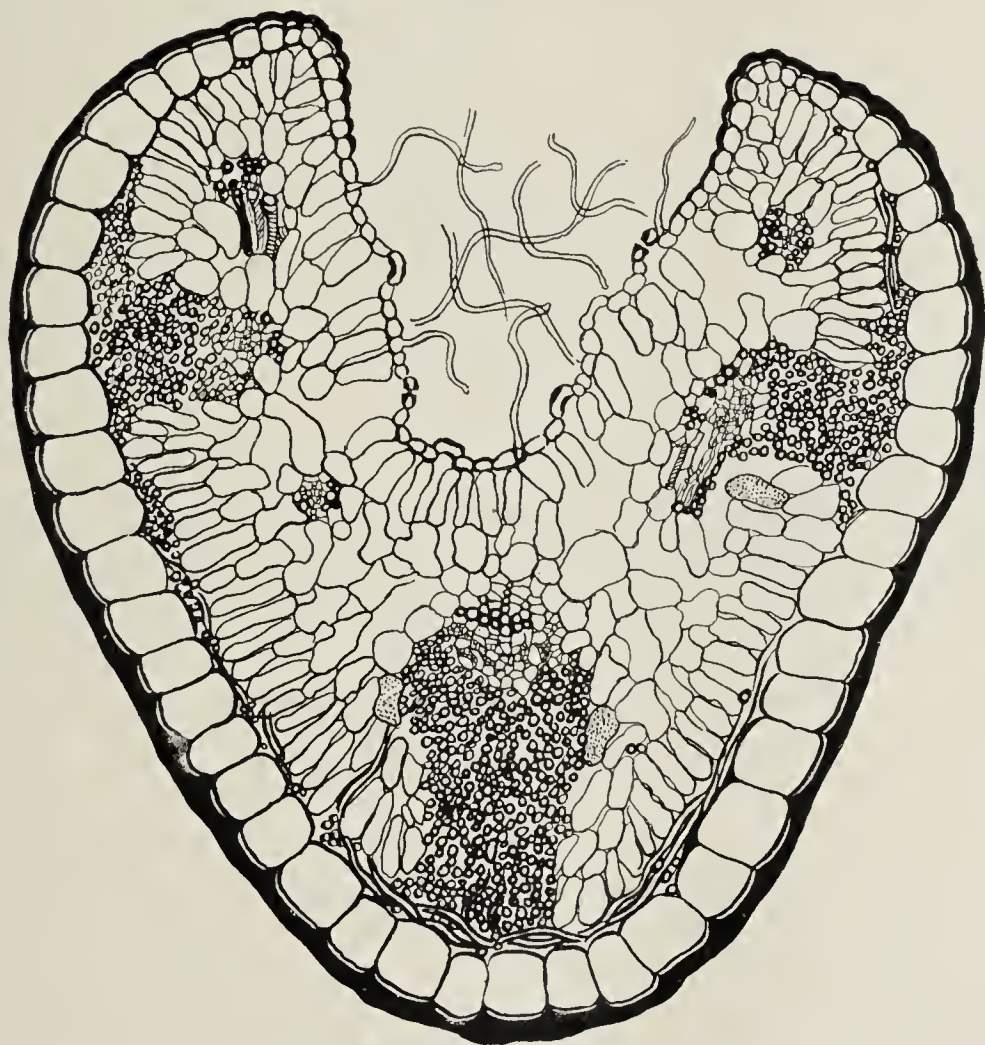


Fig. 36. *Passerina filiformis*. Normales Blatt. Vergr. 110.

Bei *Passerina filiformis* liegen sie, aufwärts gerichtet, mit der Oberseite dem Stamme an (Fig. 36). Die Epidermis der nach außen gewendeten Unterseite [nicht „morphologischen Oberseite“ wie Supprian²⁾

1) Knoblauch, S. 11, 1896.

2) Supprian, S. 309, 1894.

angibt] zeigt große Zellen mit dicker, glänzender Cuticula. Sie trägt keine Spaltöffnungen. Die etwas dicklichen Zellwände sind mit Gerbstoff imprägniert und pektinhaltig; mit Chlorzinkjod färben sie sich rötlich und erst nach Entfernen des Gerbstoffes mittels Eau de Javelle blau. Einen braunen Inhalt, wie ihn Supprian¹⁾ für die Gattung *Passerina*²⁾ im allgemeinen angibt, konnte ich für diese Art an Gewächshausexemplaren nicht feststellen. Stets zeigten sich Reaktionen auf Gerbstoff oder Pektin auf die Zellwände beschränkt. Die Oberseite besteht aus viel kleineren, mit dünner Cuticula überzogenen Zellen, die Furche ist von einem weißen Filz einzelliger Haare ausgefüllt. Die Spaltöffnungen sind, ähnlich wie in den Gruben des Oleanders, über das Niveau der Epidermis emporgehoben. Das Blatt ist, wie bei *Thymelaea hirsuta* mehr oder weniger invers dorsiventral gebaut (Goebel³⁾).

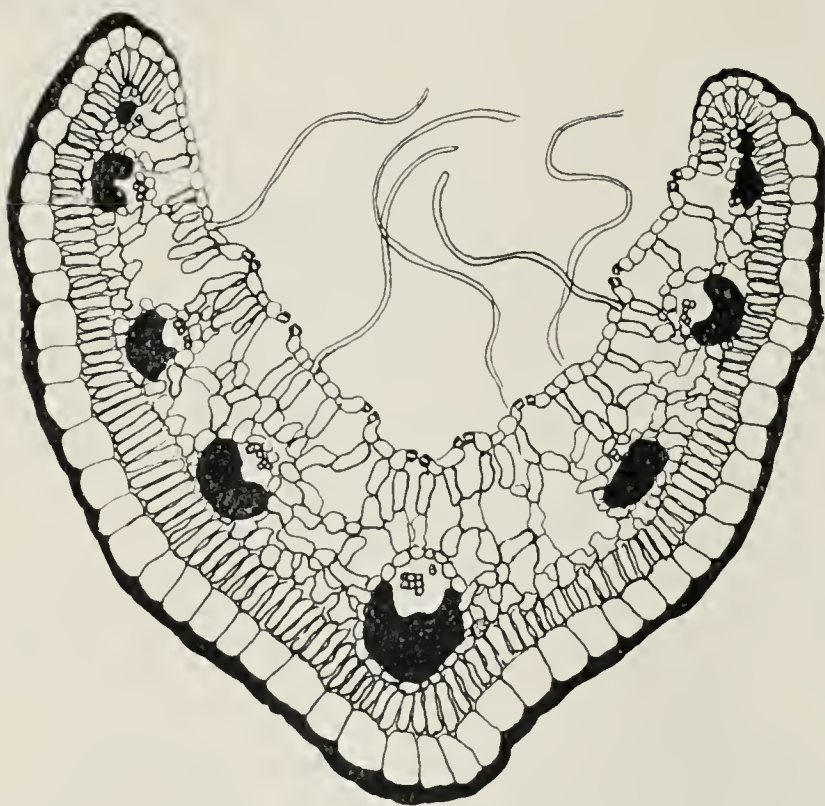


Fig. 37. *Passerina pectinata*. Normales Blatt.
Vergr. 65.

An die Unterseite grenzt ein ziemlich dichtes Palisadengewebe, dann folgt ein sehr lockerer Schwammparenchym, das gegen die Oberseite zu einzelne, ziemlich weit auseinanderstehende Palissadenzellen aufweist. Im Mesophyll, besonders den Gefäßbündeln entlang, finden sich Kristallsandschläuche. Die Gefäßbündel sind auf der äußeren Seite durch starke Sklerenchymstränge geschützt, die sich im Querschnitt bis zur Epidermis

erstrecken. Diese Stränge sind durch Fasern unter sich verbunden, die quer unter der Epidermis verlaufen. Sie besitzen eine gallertartige Verdickungsschicht, sind mit wenig Ausnahmen nicht verholzt, sondern geben ähnliche Reaktionen wie die Epidermiszellen.

Passerina pectinata (Fig. 37) unterscheidet sich durch etwas größere Blätter, die eng gedrängt wagrecht abstehen und so am Zweig vier Kämme bilden. Anatomisch sind auch die Sklerenchymstränge

1) Supprian, l. c.

2) Vgl. auch Gattung *Passerina*: van Tieghem, 1893; Gilg, 1894.

3) Goebel, S. 274, 1913.

verschieden, die, wie bei den übrigen Angehörigen der Gattung, nur bis ans Palissadengewebe reichen.

Primär- oder Rückschlagsblätter sind von *Passerina* meines Wissens nicht beschrieben. Von der morphologisch verwandten *Thymelaea hirsuta* gibt Pasquale¹⁾ folgendes an: Die Primärblätter sind „quasi normale“ mit Palissadengewebe auf der Oberseite, lockerem Parenchym auf der unteren Seite und Spaltöffnungen beiderseits. Die Folgeblätter sind invers dorsiventral wie bei *Passerina*, mit dicker, spaltöffnungsloser Epidermis und dem Palissadengewebe unterseits. Pasquale weist darauf hin, daß auch später wieder Übergangsformen zu den Primärblättern erscheinen können. Aus Samen, die ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Professor Terracciano in Sassari verdanke, ging leider nur ein einziger Keimling auf. Dieser zeigte aber schon das allererste Primärblatt ziemlich gleichmäßig äquifazial gebaut; der Bastbelag des mittleren Gefäßbündels bestand aus 10 normal verdickten Fasern.

Folgende Versuche wurden angestellt:

Passerina pectinata:

Durch Feuchtkultur wurden mit Leichtigkeit bei mehreren Exemplaren flache, oberseits hellgrüne, unbehaarte Blätter erhalten. Die Pflanzen, die über 1 Jahr im Feuchtkasten standen, bildeten nicht

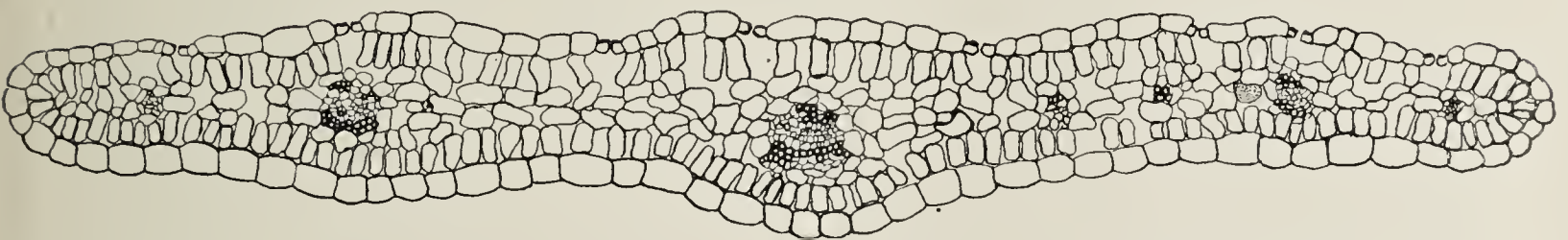


Fig. 38. *Passerina pectinata*. Nach Zurückschneiden. Vergr. 110.

andauernd diese Blattform; sie gingen von Zeit zu Zeit in die normale Folgeform über, um dann, wenn sie wieder anfangen stärker zu treiben von neuem die flachblättrige Form zu bilden. Stecklinge bilden häufig flache Blätter oder Übergänge zu solchen, am ausgeprägtesten solche, die schattig stehen. Ebenso wurden in den Kalthäusern an größeren, älteren Exemplaren einzelne Knospen mit solchen beobachtet. Diese standen meist an der Verzweigungsstelle größerer Äste oder unterhalb von Schnittstellen. Im Frühjahr (Mai) wurden einige 1 Jahr alte,

1) Pasquale, S. 25, Taf. I, 1867. Vgl. auch Caruel, S. 941, 1869. Goebel, S. 400, 1913.

mit Folgeform versehene Stecklinge stark zurückgeschnitten. Die neu- gebildeten Blätter waren oval, flach ausgebreitet, ober- und unterseits blaugrün. Fig. 38 zeigt einen Querschnitt. Das Blatt ist nahezu gleichmäßig äquifazial, das Palissadenparenchym oberseits etwas lockerer. Die Epidermiszellen der oberen und unteren Seite wenig verschieden. Die Dicke der Cuticula auf beiden Seiten gering. Spaltöffnungen fanden sich auch hier nur auf der Oberseite; eine einzige, anscheinend funktionslose, war auf der Unterseite. Die Schließzellen sind etwas in die Epidermis eingesenkt und weniger stark verdickt wie bei der Folgeform. Die Sklerenchymstränge zeigten sowohl die Zahl ihrer Elemente stark vermindert als deren Verdickung schwächer ausgebildet. Die Anzahl der Epidermiszellen ist bei dem Rückschlagsblatt bedeutend geringer auf dieselbe Flächeneinheit berechnet, wie bei dem Folgeblatt, dagegen auf ganzen Querschnitten, soweit sich solche von verschiedenartigen Blättern vergleichen lassen, weniger abweichend.

	Folgeform	Rückschlag
Beispielsweise für die-		
selbe Flächeneinheit:	147	57 gewöhl. Epidermiszellen
	33	15 Spaltöffnungen
	47	0 Haare
im Querschnitt	ca. 60	ca. 50 Epidermiszellen

Die Unterschiede der Epidermis bestehen also hauptsächlich in größerer Flächenausdehnung der Zellen bei der Rückschlagsform und in der Bildung von Haaren bei der Folgeform. Auf irgendeine Beziehung von Transpiration oder Assimilation kann aus diesen Zahlen nicht geschlossen werden, da die ökologischen Werte durch die verschiedene Form des Blattes, den Haarfilz, die verschiedene Ausbildung der Cuticula und des Assimilationsgewebes mit beeinflußt sind. Kulturen, die mit Stickstoffsalzen begossen wurden, führten zu keinem Resultat, da die Pflanzen sich nicht ganz normal entwickelten.

Passerina filiformis

zeigte sich gegen Eingriffe viel renitenter als *Passerina pectinata*. In Feuchtkultur erzielte ich nur einmal eine Wirkung, die sich in der Bildung abstehender Blätter äußerte, bald aber wieder verloren ging (Fig. 39). Der Querschnitt (Fig. 40) ist ähnlich wie im analogen Fall von *P. pectinata*. Die Oberseite ist unbehaart, trägt aber ebenfalls einzig die Spaltöffnungen; das Palissadengewebe ist beiderseits gleichmäßig; die Sklerenchymbelege der Gefäßbündel sind in gleicher Weise wie bei *P. pectinata*, wenn auch nicht in ganz so weitgehendem Maße,

reduziert. Auch *P. filiformis* reagierte auf starkes Zurückschneiden. Im Mai 1913 wurden an einem größeren Zweig eines alten Exemplars die meisten Knospen und Blätter entfernt. Die zuerst austreibende Achselknospe bildete ein paar Blätter von ausgebreiteter Form. Wurde derselbe Versuch im Juli wiederholt, so gelang es nicht, den gewünschten Erfolg zu erzielen, da sehr viele Knospen gleichzeitig austrieben.

Bei *Passerina pectinata* geht der Übergang zur Rückschlagsform im allgemeinen leichter an neu austreibenden Achselknospen vor sich als an kontinuierlich weiterwachsenden Sproßspitzen. In diesem letzteren Falle wird zuerst die Anzahl der Haare vermindert, die Spaltöffnungen werden in das Niveau der Epidermis verlegt, während der übrige Bau noch normal ist; dann folgen ausgebreitete Blätter. Wenn Achselknospen austreiben und die Rückschlagsform bilden, so pflegen die ersten Blattpaare zu kleinen Schuppen zu verkümmern, die aber noch die anatomische Struktur der Folgeblätter aufweisen. In der Achselknospe sind sie bereits angelegt und offenbar nicht mehr umbildungsfähig. Die neugebildeten Blätter zeigen dann ohne Übergang die flache Form.

Ob wir in diesen äquifazialen Blättern ein völliges Zurückgreifen auf die Jugendform vor uns haben, kann natürlich nur an Keimlingen festgestellt werden.

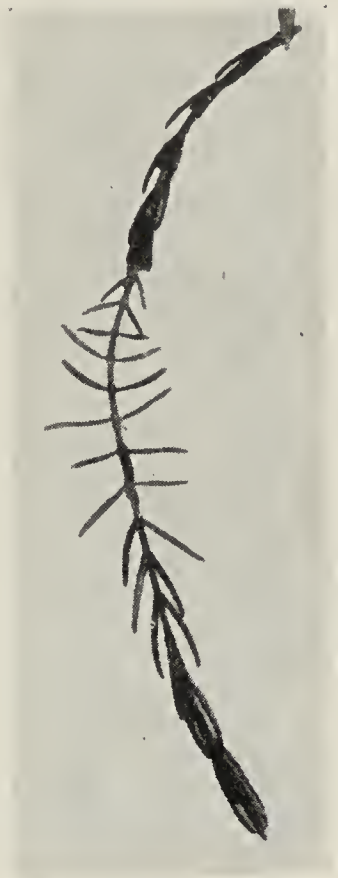


Fig. 39. *Passerina filiformis*. Feuchtkultur. Nat. Gr.



Fig. 40. *Passerina filiformis*. Blatt aus Feuchtkultur. Vergr. 90.

Gramineen.

Festuca glauca Lam.

Festuca glauca (*Festuca ovina* var. *glauca*) ist als Typus eines xerophil gebauten Grases oft beschrieben und abgebildet

worden¹⁾. Über dessen Histologie sei nur das zum Verständnis der durch verschiedene Kulturbedingungen verursachten Abweichungen Nötige mitgeteilt.

Die Pflanze bildet dichte Horste. Fig. 41 stellt einen Querschnitt (durch das Blatt einer einjährigen im Sand kultivierten Gewächshauspflanze) dar. Das Blatt ist eingefaltet, borstenförmig, außen (auf seiner morphologischen Unterseite) von einer sehr derben Epidermis umgeben. Spaltöffnungen finden sich keine auf der Unterseite. Die Epidermis ist zusammengesetzt aus gleichen parallelen Längsreihen²⁾. Jede Reihe besteht aus Langzellen mit gewellten Längswänden und verkieselter Außen-

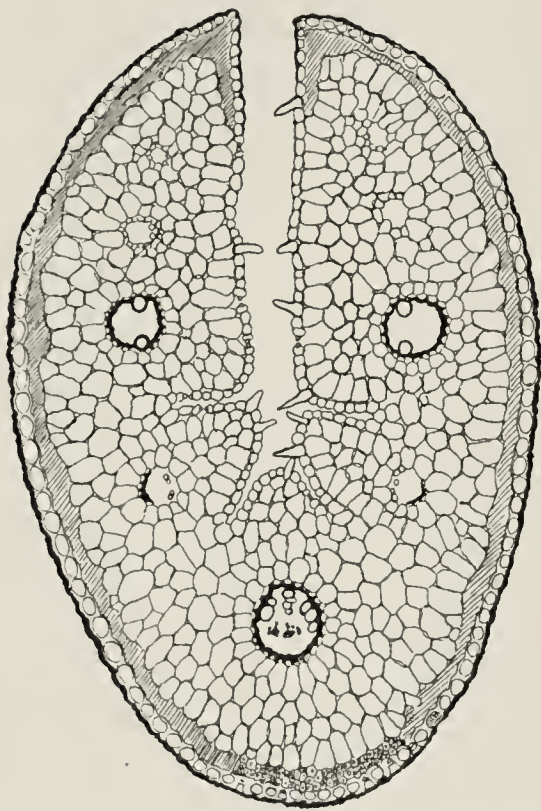


Fig. 41. *Festuca glauca*. Normales Blatt aus Sandkultur. Bastbeleg schraffiert. Vergr. 75.

seite und zwei Sorten Kurzzellen, solchen, die unverkieselt sind und sich immer zwischen zwei Epidermiszellen finden, und solchen, die einen Kieselflock enthalten und der ersten Sorte auf der apikalen Seite angeschmiegt sind, aber hie und da fehlen können. Ein zirka dreischichtiger Bastbeleg schließt sich auf der ganzen Peripherie der unterseitigen Epidermis an; seine Zellen sind sehr stark verdickt. Die Zellen des Schwammparenchyms sind nur an der Peripherie schwach in radialer Richtung gestreckt. In der Mitte des Blattes liegt ein starkes Gefäßbündel, in jeder Blatthälfte ein weiteres, dazwischen und gegen die Blattränder zu kleinere. Die Scheiden der drei stärkeren sind mit starken u-förmigen Verdickungen versehen [Schwendener³⁾]; bei den kleineren

Gefäßbündeln sind diese nur auf der kribralen Seite ausgebildet oder fehlen ganz. Außerdem ist jedes Bündel von einer „grünen Scheide“ umgeben [Pée Laby⁴⁾], deren Zellen auf der vasalen Seite der größeren Bündel einen farblosen Inhalt führen. Über dem mittleren Bündel und den zwei daneben liegenden kleineren, sind auf der

1) Tschirch, Taf. XIV, 1882. Duval Jouve, Taf. XVII, 1875. Massart, S. 280 und 296, 1908. Neger, S. 164, 1913. Goebel, S. 28, 1908. Pée Laby, S. 338, 1898.

2) Grob, 1896.

3) Schwendener, S. 406, 1890.

4) Pée Laby, S. 403, 1898.

Blattoberfläche vorspringende Längsleisten ausgebildet, deren Kanten der Spaltöffnungen entbehren. Papillen finden sich zahlreich über die ganze Oberseite verteilt, ausgenommen im Grunde der Furchen. Doch sind dort die Zellen im Querschnitt nur wenig größer als die übrigen Epidermiszellen. Das Blatt befindet sich stets in diesem eingefalteten Zustand (vgl. p. 56).

Fig. 42 stellt den Querschnitt eines offenen Blattes dar¹⁾. (Der gezeichnete Querschnitt entstammt einer Kultur in Knop 2,5 ‰.) Das Blatt ist in diesem typischen Falle ganz ausgebreitet, die Epidermis der Unterseite ist dünner, der Bastbeleg nur noch unter dem zentralen Bündel und in den Ecken angedeutet. Seine Elemente sind dünnwandig und geben oft reine Zellulosereaktion. Ebenso besitzt die Mestomscheide

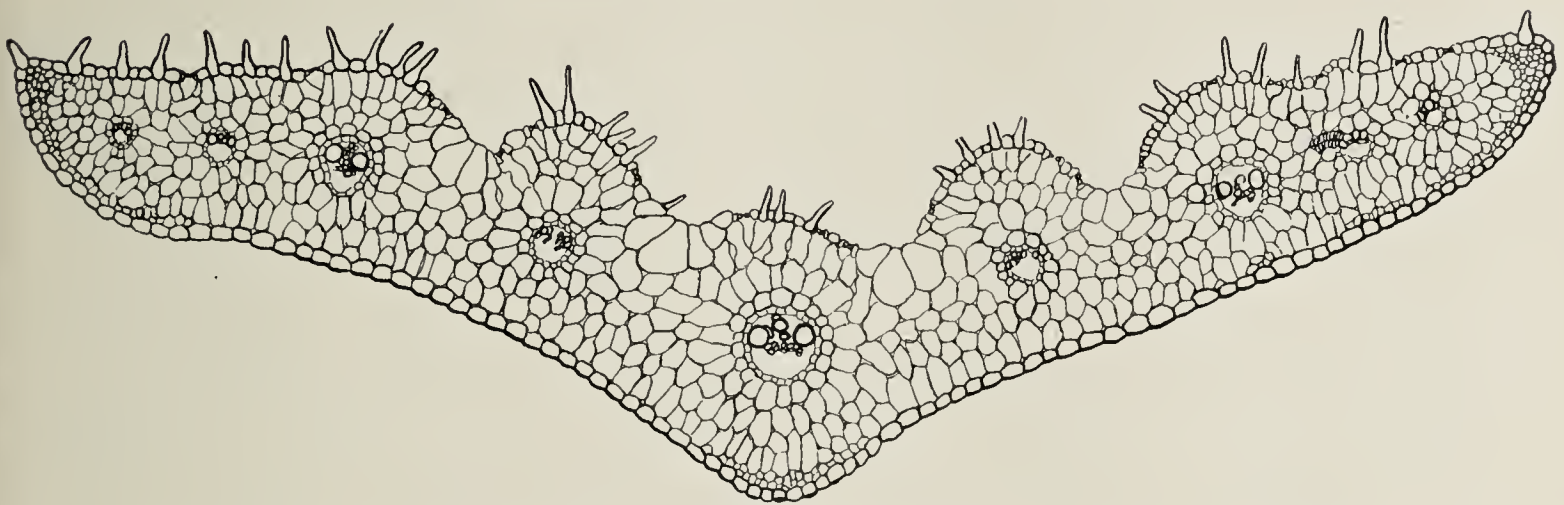


Fig. 42. *Festuca glauca* in Knopscher Nährlösung gewachsen. Vergr. 75.

nur sehr schwache oder gar keine Verdickungen und zeigt in diesem letzteren Fall die Casparyschen Bändchen. Die Oberseite ist offen und von flachen Rinnen durchzogen. Am Grunde der Rinnen sind typische Gelenkzellen (sie funktionieren auch als solche). Die Epidermis der Unterseite weist dieselben Elemente in derselben Verteilung auf wie das eingefaltete Blatt. Auf der Oberseite, wo beim normalen Blatt jede Spaltöffnung von einer bis zwei Kurzzellen begleitet ist, können diese letzteren zum Teil fehlen. Wir sehen also diejenigen anatomischen Charaktere einer starken Veränderung unterworfen, die auch von Art zu Art (vgl. Hackel²⁾) je nach deren Standort wechseln, und die zum Teil schon Schwendener³⁾ und Duval Jouve⁴⁾ als epharmonische erkannt haben.

1) Goebel, S. 28 und 29, 1908.

2) Hackel, 1881.

3) Schwendener, S. 415, 1890.

4) Duval Jouve, S. 263, 1875.

Goebel¹⁾ hat durch Versuche festgestellt, daß sich in feuchter Luft der ausgebreitete Blattrypus bildet. Von *Festuca rubra* var. *planifolia* Trautvetter sagt Stebler²⁾: „Bei ihm sind auch die Blätter der Laubsprosse flach, doch ist dieses Merkmal stark vom Standorte abhängig. Wir haben wiederholt breitblättrige Formen des Rotschwingels in unsere Versuchsfelder verpflanzt. Solange die Stöcke einzeln standen, blieben die Blätter flach, sowie sich aber der Rasen schloß, entwickelten sich schmale, borstenförmig zusammengefaltete Blätter. Die Ausläufer aber, die sie ins freie Land hinaussandten, bildeten nach wie vor breite Blätter. Wurden einzelne Stöcke verpflanzt, so erschienen auch sofort wieder breite Blätter.“

In Feuchtkultur erhielt ich ebenfalls die ausgebreiteten Blätter. Im Laufe von etwa $\frac{1}{2}$ Jahr näherten sie sich aber wieder dem gefalteten Typ. Ähnlich verhielten sich solche Pflanzen, die als Keimlinge in den Feuchtkasten gestellt wurden. Doch war der Bastbeleg der Unterseite nie wie bei normalen, freigewachsenen Pflanzen ausgebildet, sondern auf die Ecken und die Strecken unterhalb der Gefäßbündel beschränkt. Ein Topf mit einer normalstehenden Pflanze ist in kurzer Zeit mit Wurzeln ausgefüllt. Bei den feuchtstehenden Pflanzen wachsen diese ungleich langsamer; dadurch wird wohl der durch Luftfeuchtigkeit anfangs erreichte Erfolg kompensiert. Es ist im Gewächshaus überhaupt schwierig, Blätter mit geschlossenem Bastbeleg zu erhalten. Ich erhielt solche nur durch Hungerkulturen auf Sand. Keimlinge wurden im Sommer ausgepflanzt, und im Frühling darauf besaßen die Blätter einen ununterbrochenen Sklerenchymring. Wird eine dichte Pflanze zerteilt, so zeigen die einzelnen Teile schon in 3 Tagen starke frische Wurzelspitzen, was sofort einen Einfluß auf die Gestalt der Blätter ausübt, indem diese flacher und saftig grün werden und der Wachsbelaag sich nicht mehr ausbildet. Wurden die Wurzeln solcher raschwachsenden Topfexemplare (im März) stark zurückgeschnitten und diese in kleinere Töpfe versetzt, die durch Torfmull vor dem Vertrocknen bewahrt und täglich genügend begossen wurden, so zeigten sie deutlich xerophileren Bau als die Kontrollexemplare. Das umgekehrte Resultat erhält man unter gleichen Luft- und Lichtverhältnissen, wenn durch Abschneiden der Blätter die Pflanzen eines Teiles der Assimilate beraubt werden. Die neuen Blätter sind oft in

1) Goebel, S. 27, 1908.

2) Stebler, 1908.

12 Tagen bereits ausgewachsen. Zum Vergleich dienen die angegebenen Maße und Zahlen:

	normal	Wurzeln abgeschn.	Blätter abgeschn.
Dicke der äußeren Epidermiswand	10 μ	14 μ	4 μ
Wanddicke im Bastbeleg von Lumen zu Lumen gerechnet	8 „	16 „	nicht verdickt
Verdickungsring der Zellen der Mestom- scheide	10 „	17 „	2 μ
Durchmesser der Entfaltungszellen	60 „	24 „	110 „
Anzahl der Bastelemente unter dem mitt- leren Gefäßbündel	76 „	88 „	24 „

Je sechs Pflanzen im Sommer 1913 mit Kalisalpeter, Ammoniumsulfat oder Ammoniumnitrat gedüngt, wuchsen üppig und zeigten eine Annäherung an die offene Blattform mit vergrößerten Entfaltungszellen und schwächerer Verdickung des Bastbeleges und der Mestomscheide.

Mit Nährlösungen wurden folgende Versuche an- gestellt:

Pflanzen mit mehreren Blättern wurden am 20. Mai in Wasser gesetzt und am 3. Juli, nachdem sie alle kräftige Wurzeln gebildet hatten, folgendermaßen verteilt: 18 in Knop 2,5 ‰ 6 in Knop 5 ‰ 4 in Regenwasser mit Zusatz von Eisenchlorid, 4 in Regenwasser ohne solches.

Von den Pflanzen in Knop 2,5 ‰ wurden bei 6 die Blätter, bei 6 die Wurzeln abgeschnitten. Alle Pflanzen gediehen gut.

Die Pflanzen in Regenwasser besaßen bald ein viel stärkeres Wurzelsystem wie die in Knop; sie bildeten borstenförmige, stark be- reife Blätter mit verdickter Epidermis. Der Sklerenchymbeleg war nur unter den Gefäßbündeln und in den Ecken ausgebildet. Seine Elemente waren verdickt, ebenso die der Mestomscheide. Die Entfal- tungszellen waren nicht vergrößert. Die Pflanzen mit Zusatz von Eisen- chlorid hielten länger aus wie diejenigen ohne solches. Einen ähnlichen Bau zeigten die Blätter derjenigen Pflanzen in Knop, denen die Wurzeln, abgeschnitten waren. Doch waren die Verdickungen etwas weniger stark. Erst nach etwa 4 Wochen erschienen zahlreiche neue Wurzeln und nun gingen die Pflanzen zur Bildung von geöffneten Blättern über.

Die Pflanzen in Knop 2,5 ‰ zeigten von Anfang an viel weichere Blätter; diese standen nicht steif in die Höhe, sondern hingen etwas hintüber. Am üppigsten gediehen die Pflanzen in Knop 5 ‰; sie zeigten die größten Entfaltungszellen. Ebensolche Blätter ent-

standen an Pflanzen in Knop 2,5 bei denen die Blätter vorher entfernt worden waren. Aus einer solchen Kultur stammt der gezeichnete Querschnitt.

Nachdem alle Exemplare einen typischen Charakter angenommen hatten, wurden am 22. Juli Exemplare aus Regenwasser in Knop 2,5 versetzt. Solche aus Knop 2,5 und 5 ‰ in Regenwasser. Am 15. August sahen die vorher in Regenwasser gewesenen jetzt in Knop aus wie die übrigen, die seit Anfang darin waren. Diejenigen in Regenwasser, die vorher in Knop 5 ‰ sehr breite, überhängende Blätter gebildet hatten, besaßen am 20. August borstliche, aufgerichtete, bereifte Blätter. Ebenfalls am 22. Juli wurden zwei Exemplare mit ausgebreiteten Blättern aus Knop 5 ‰ in Regenwasser versetzt und unter eine feuchte Glocke gestellt, um zu sehen, was Luftfeuchtigkeit und Mangel an Nährsalzen als entgegengesetzte Faktoren für einen Effekt haben. Die Pflanzen bildeten seit Ende August schmalere, halb offene, schwach bereifte Übergangsblätter mit mittlerer Bast- und Scheidenverdickung, zeigten also eine Annäherung an den xerophilen Typus.

	Wasser vorher in Knop μ	Knop 2,5			Knop 5 ‰ μ	Wasser unter Glocke, vorher in Knop 5 ‰ μ
		Wurzeln abge- schnitten μ	normal μ	Blätter abge- schnitten μ		
Außenwand der Epidermis	12	4	3—4	2	4	10
Wanddicke im Bastbeleg, von Lumen zu Lumen	12	10	2	—	2—3	10
Verdickungen der Endo- dermis	10	4	2	—	3	8
Durchmesser der Entfal- tungszellen	50	50—60	90	130—140	110—140	30—50
Durchmesser der Epider- miszellen der Oberseite überall ca. 20	20	20	20	20	20	20
Anzahl der Bastfasern unter dem mittleren Gefäß- bündel	70—80	20—40	30—40	10	20—55	bis 80

Die Luftfeuchtigkeit betrug bei schlechtem Wetter im Gewächshaus 70—90 ‰, bei Sonnenschein im Herbst und Winter 1913/14 bis 30 und weniger Proz. Während solcher ausgeprägten Trockenperioden veränderten die Pflanzen in Knop ihre ausgebreitete Struktur nicht, ebensowenig bei schlechtem Wetter diejenigen im reinen Wasser ihre eingefalteten Blätter.

Wurden Pflanzen mit den Wurzeln in Wasser ins Dunkle gestellt so gingen sie nach 2—4 Tagen ein. Zuweilen bildete sich noch ein

Blatt, das keine Membranverdickungen aufwies, aber auch keine Vergrößerung der Entfaltungszellen. Die Ausbildung der letzteren wird durch das Licht wesentlich gefördert. An acht Topfpflanzen wurden die Blätter abgeschnitten. Die Hälfte wurde verdunkelt. Nach 6 Tagen hatten die Lichtkulturen ca. 5 cm, die Dunkelkulturen 7—8 cm lange Blätter.

	Dunkel	Licht
Durchmesser der Entfaltungszellen	40 μ	110—130 μ
Durchmesser der angrenzenden Epidermiszellen	20 „	20 „

Nach einiger Zeit glich sich der Unterschied jedoch etwas aus.

Chemische Resultate:

	Wasser %	Asche auf das Trocken- gewicht %
Immer im selben Topf, blaugrün bereift	68,11	6,7
Mit (NH ₄) ₂ SO ₄	77,82	6,79
Verschiedene Male verpflanzt, etwas offen	67,77	9,88
In Knop 2,5	80,26	11,12
In Knop 5 ‰	68,27	11,65
	84,16	13,99

Es zeigt sich also eine Steigerung des Aschengehaltes mit zunehmender Annäherung an die offene Blattform.

Das Verhältnis der ausgebreiteten Blätter zum Primärblatt ist ein ähnliches wie bei den übrigen behandelten Beispielen. Fig. 43 zeigt einen Querschnitt durch die obere Hälfte eines Primärblattes von 3 cm Länge, das in einer Petri-Schale auf Löschpapier gewachsen war. Die Furchen der Oberseite sind bereits vorhanden, stehen aber offen. Die Entfaltungszellen sind wenig größer wie die angrenzenden Epidermiszellen. Spaltöffnungen befinden sich auch hier nur auf der Oberseite. Der Bastbeleg ist nur in den Ecken durch je zwei bis drei etwas verdickte, verholzte Fasern angedeutet. Dort sind sie auch bei Rückschlagsblättern noch am zahlreichsten. Unter dem mittleren Gefäßbündel sind noch keine vorhanden. Die Endodermis ist bereits etwas verdickt. Die grüne Scheide enthält Chlorophyllkörner. Die Form der Primärblätter kann schwanken: Die Entfaltungszellen können von den übrigen Epidermiszellen im Querschnitt nicht zu unterscheiden sein, sie können aber auch dreifachen Durchmesser besitzen. Die Keimlinge verhielten sich ziemlich gleich, ob sie auf offener Erde oder auf Löschpapier in einer Glasschale sich befanden. Nach einigen Monaten, wenn die Pflanzen

etwas erstarkt sind, können größere Blätter erscheinen, die typische Entfaltungszellen besitzen und ziemlich flach sind wie diejenigen in Knop 5‰. Auf diese folgen dann normale Folgeblätter.

Zur Untersuchung der Frage, ob die Form der ersten Primärblätter innerhalb dieser Grenzen fixiert sei, oder ob sie bereits unter dem umbildenden Einfluß der im Samen angehäuften Reservestoffe zustande gekommen sei, wurde folgender Versuch angestellt:

Sobald das Keimwürzelchen die Coleorrhiza durchbohrt und die Coleoptile die Samenschale gesprengt hatte, wurden die Keimlinge des Endosperms und des Scutellums beraubt; dann wurden sie auf Torf gesetzt, der mit Knop 2,5‰ getränkt war. Von 25 so behandelten Pflänzchen gingen 22 zugrunde. Geschah der Eingriff aber etwas später, so war der Ausschlag der Reaktion geringer. Die überlebenden

Fig. 43.

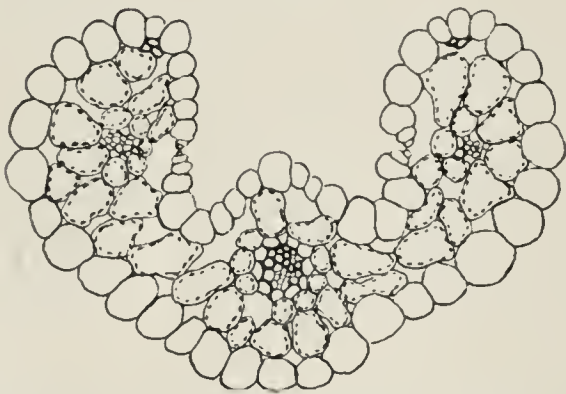


Fig. 43. *Festuca glauca*. Normales Primärblatt. Vergr. 120.

Fig. 44.



Fig. 44. *Festuca glauca*. Primärblatt, gewachsen nach wegpräparieren des Endosperms. Vergr. 120.

Pflänzchen wuchsen langsam, bildeten nur schwache Wurzeln und gingen, nachdem die Blätter zur Untersuchung abgeschnitten wurden, gleichfalls ein. Fig. 44 stellt einen Querschnitt in ungefähr der Fig. 43 entsprechenden Höhe eines 2½ cm hohen Blattes dar. Die Vergrößerung ist dieselbe. Die Zellen sind alle etwas kleiner, die Entfaltungszellen dagegen sehr groß, das Blatt infolgedessen nahezu flach. In der einen Ecke (links) sind zwei gestreckte enge Zellen mit sehr zarten Wänden. Die Mestomscheide ist unverdickt; auch an der Basis dieses Blattes fehlten Wandverdickungen vollständig. Bei einem Blatt aus einer anderen ähnlichen Kultur, das zwar weniger ausgebreitet war, fehlte die vorspringende Leiste über dem mittleren Gefäßbündel vollständig, die Entfaltungszellen waren nur durch eine Spaltöffnung getrennt.

Lygeum spartum Loebl.

Lygeum spartum ist ein an trockenen Stellen des Mittelmeergebietes weit verbreitetes Gras mit drahtähnlichen Blättern.

Fig. 45 stellt einen Querschnitt¹⁾ durch ein solches von einem Gewächshausexemplar dar, das in seinem Bau von in Freiheit gewachsenen Pflanzen nicht wesentlich abwich. Der Querschnitt ist rund, mit einer tiefen Furche auf der oberen Seite. Die Epidermis der Unterseite besitzt eine dicke Cuticula und ist mit Spaltöffnungen versehen. Deren Nebenzellen sind stark cuticularisiert, aber durch ein deutliches Gelenk mit den Schließzellen verbunden. Diese sind nach den gewöhnlichen Typus gebaut und sehr stark verdickt. Auf der Unterseite sah ich auf allen Präparaten die Spalte stets geschlossen. Die starken Verdickungen und das enge Lumen scheinen zur Bewegungslosigkeit geführt zu haben. Die Epidermis der Oberseite ist ebenfalls von einer dicken Cuticula überzogen und besitzt Papillen und Spaltöffnungen. Entfaltungszellen sind nicht andeutungsweise vorhanden. Die Spaltöffnungen erscheinen hier zum Teil etwas geöffnet. Die Außenwand der etwas großlumigeren Nebenzellen ist schwächer verdickt und von einer dünneren Cuticula überzogen. Sie scheint wie die der angeschwollenen Enden

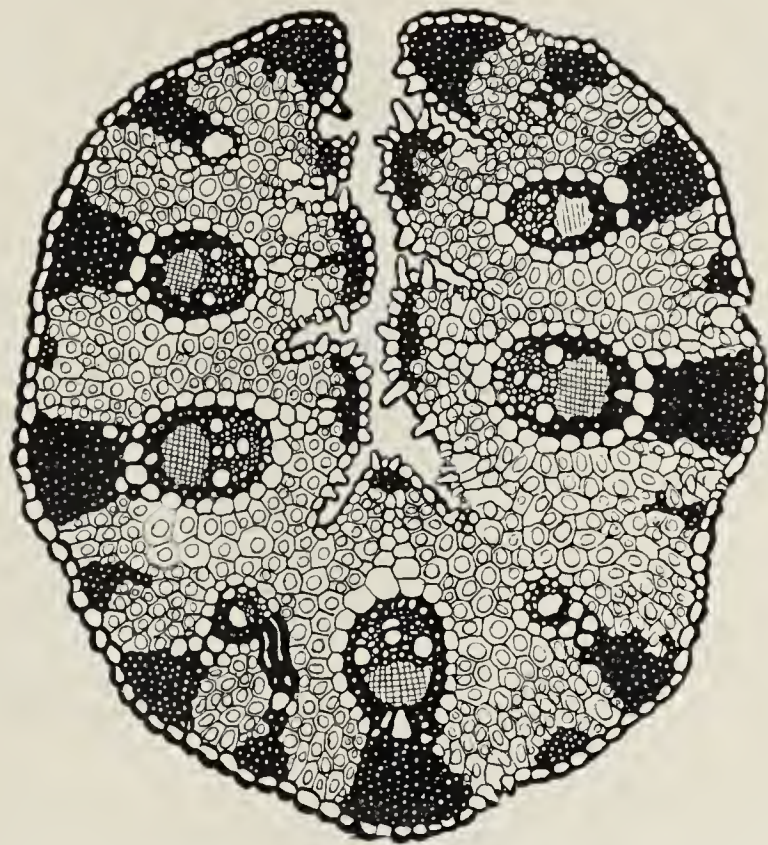


Fig. 45. *Lygeum spartum*. Normal. Vergr. 70.

der Schließzellen biegsam zu sein, so daß die Funktion der Spaltöffnungen wahrscheinlich nicht gehindert ist. Meist finden sich fünf stärkere und einige schwächere Gefäßbündel im Blatt, die durch Baststränge mit der Unterseite der Epidermis verbunden sind. Deren Elemente besitzen eine knorpelähnliche Verdickungsschicht, die die Zellen beinahe bis zum Schwinden des Lumens ausfüllen. Dazwischen sind weitere Baststränge der Epidermis angelagert. An der Oberseite befinden sich über den Gefäßbündeln vorspringende Längsleisten mit Baststrängen. Mit diesen sind die stärkeren Gefäßbündel durch eine Platte chlorophyllfreien Gewebes verbunden. Aus gleichen Zellen besteht die grüne Scheide; sie kann verholzt sein. Die eigentliche Mestomscheide ist nahe bis zum Schwinden des Lumens verdickt.

1) Abbildung bei Duval Jouve, Taf. XVII, 1875. Tschirch, Taf. XVI, 1882.

Fig. 46 stellt den Typus eines ausgebreiteten Blattes dar. Während beim Folgeblatt durch Einrollen die mechanischen Elemente die Form eines Hohlzylinders angenommen haben, kommt hier der Schwendener'sche Typus „Subepidermale mit Mestom verbundene Träger auf der Druckseite, kombiniert mit mestomfreien Bastbändern auf der Zugseite“¹⁾ klar zum Ausdruck. Allerdings sind diese im Verhältnis zum normalen Blatt aus nur wenigen und schwach verdickten Elementen zusammengesetzt. Die eigentliche Mestomscheide ist schwach verdickt und meist verholzt. Der Spaltöffnungsapparat der Unterseite besitzt hier schwächere



Fig. 46. *Lygeum spartum*. Kultur in Wasser; erstes Blatt nach Einsetzen in Feuchthaus. Vergr. 70.

Verdickungen wie beim normalen Blatt derjenige der Oberseite. Die Nebenzellen sind größer. Die Epidermis der Oberseite des Blattes besitzt nur auf den Kanten über dem Bastbeleg eine Cuticula. Ebenso sind die Schließzellen und die Papillen noch von einer Cuticula überzogen. Alle übrigen Zellen besitzen eine reine Zellulosewand. In den Furchen sind die Epidermiszellen zu richtigen Entfaltungszellen ausgebildet. Das Parenchym ist etwas lockerer, die Zellen der Oberseite etwas gestreckter wie beim eingerollten Blatt.

Fig. 47 stellt einen Längsschnitt dar. Die Mesophyllzellen sind längsgestreckt und ein- bis mehreremale eingeschnürt, wodurch sie auf Querschnitten mit einem Loch versehen erscheinen. Die radial gestreckten Zellen der Oberseite nehmen so die Gestalt von Armpalissaden an. Dieses typische Querschnittsbild findet sich natürlich nicht immer

1) Schwendener, S. 78, 1874.

so stark ausgeprägt. Das gezeichnete Blatt war in einer Wasserkultur entstanden nach Einsetzen in feuchte Luft.

Mit dem geschilderten ausgebreiteten Blatt stimmt das Primärblatt bis in die meisten Einzelheiten überein. Nur sind hier (leider keimten nur zwei Samen) die Entfaltungszellen von den übrigen Epidermiszellen nicht wesentlich verschieden (Fig. 48).

Mit *Lygeum spartum* wurden ungefähr dieselben Versuche angestellt wie mit *Festuca glauca*, mit ähnlichem Erfolg. Durch Feuchtkultur und Abschneiden der Blätter wurden Blätter erhalten, die sich meist mehr oder weniger dem dargestellten offenen Querschnitt näherten. Düngung mit Stickstoffsalzen ergab ebenfalls einen ähnlichen Erfolg, deutlicher als im gleichen Fall mit *Festuca*. Die Pflanzen bildeten sehr zahlreiche, fette Blätter. Die 10 längsten Blätter betrugen für ein Exemplar mit KNO_3 im Durchschnitt 60 cm, mit $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 56,5 cm, mit NH_4NO_3 59 cm. Für Kontrollexemplare 42 cm. Sie

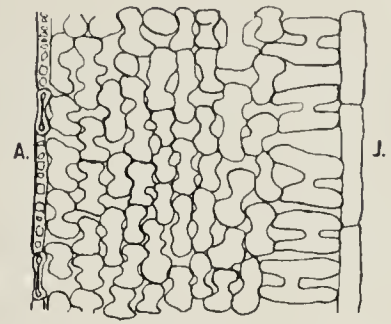


Fig. 47. *Lygeum spartum*. Längsschnitt. Feuchtform. A. äußere Unterseite; J. innere Oberseite. Vergr. 70.

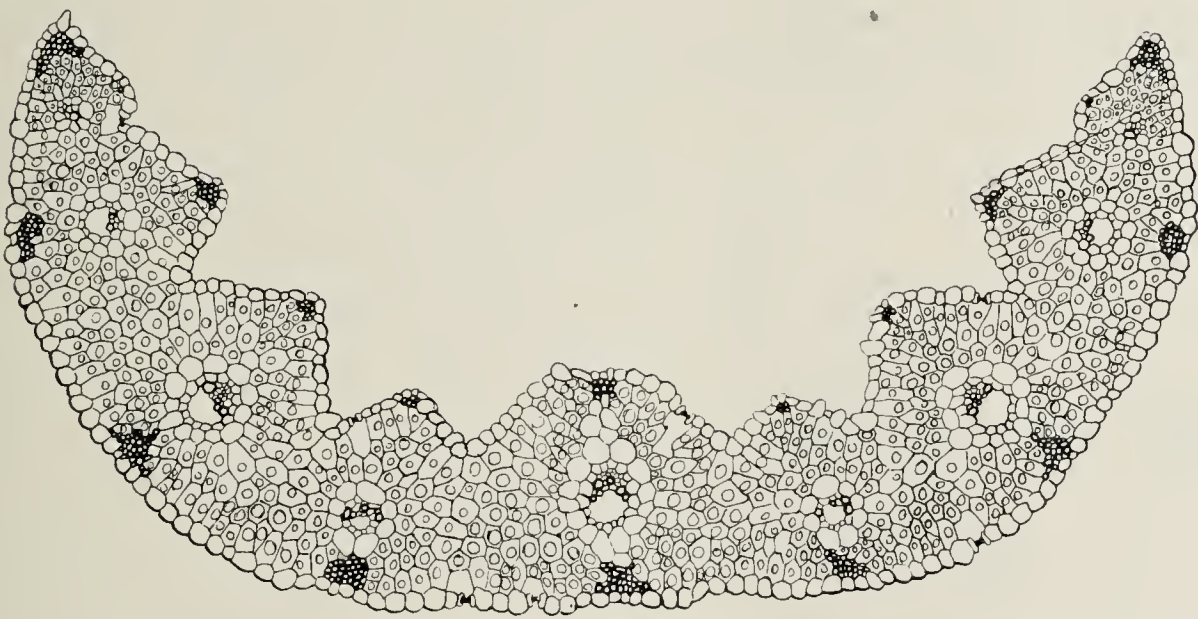


Fig. 48. *Lygeum spartum*. Primärblatt. Vergr. 70.

waren geöffnet. Doch waren die Bastfasern, wenn auch weniger zahlreich als beim normalen Blatt, ziemlich stark verdickt, die Endodermis dagegen schwach. Die Cuticula der Oberseite war außer auf den Nebenzellen überall vorhanden. In Knopscher Nährlösung verhielten sich die Pflanzen ebenfalls ähnlich wie *Festuca*. In Knop 2,5‰ und 5‰, sowie in der „Neuen Münchener Nährlösung“ von Hiltner¹⁾

1) Hiltner, S. 18, 1913.

bildeten sich Blätter, die zum Teil mit dem dargestellten (Fig. 47) Querschnitt vollkommen übereinstimmten, zum Teil sich ihm näherten. In Regenwasser traten nur drahtförmige zähe Blätter auf, die dieselben Sklerenchymverdickungen aufwiesen wie die normal in Erde gewachsenen. Zwei starke Pflanzen wurden im Herbst mit den Wurzeln in Regenwasser in ein Feuchthaus gestellt. Die zuerst erschienenen, in 14 Tagen ausgewachsenen Blätter, zeigten einen noch vollkommen dem Primärblatt ähnlichen Typus. Von einem solchen stammt Fig. 47. Die späteren Blätter waren, wie im analogen Fall von *Festuca*, wieder rund und geschlossen, deren Bastelemente wieder ziemlich zahlreich und verdickt: sie näherten sich wieder dem normalen Folgeblatt.

Eine Aschenwägung ergab ein ähnliches Resultat wie bei *Festuca*.

	Wasser	Asche auf das Trockengew.
	%	%
Normale Folgeform	53,33	7,56
Mit KNO_3 gedüngt	66,37	11,52
In Knop	82,22	15,28

Nardus stricta L.

Die bei *Festuca glauca* und *Lygeum spartum* gewonnenen Resultate sollten auch bei diesem Gras auf ihre Gültigkeit geprüft werden. Doch



Fig. 49. *Nardus stricta*. Blatt von der Lauberberg-Alpe mit großen Entfaltungszellen. Vergr. 27.

bin ich, da die Pflanze nicht recht gedeihen wollte, zu keinem abschließenden Resultat gelangt. Zudem scheinen die Ernährungsverhältnisse durch eine endotrophe Mycorrhiza kompliziert [Schröter¹⁾]. Es sei nur auf einige Punkte hingewiesen, die es wahrscheinlich machen, daß dieselben Faktoren für die Form der Blätter ausschlaggebend sind. Auf der Lauberberg-Alpe im Aschauer-Tale (südlich des Chiemsees) fand ich im Sommer 1913 in einer tonigen Mulde in sumpfigem

Boden *Nardus stricta* in sehr üppiger Entwicklung. Die Blätter waren 30 cm lang, also mehr wie doppelt so lang wie an den auf der nahen Weide stehenden Exemplaren (deren Länge 10—15 cm). Sie waren breit und schwer, so daß sie mit ihren überhängenden Enden zum Teil den Boden berührten (Fig. 49). Die Entfaltungszellen, die ge-

1) Schröter, S. 305, 1908.

wöhnlich nicht viel größer sind wie die übrigen Epidermiszellen, waren deutlich entwickelt [vergl. Abb. in Schröter¹⁾, und Grob²⁾]. Blüten waren keine vorhanden. Es zeigte sich, daß an der Stelle früher ein Köhlerhaufe gestanden hatte, so daß jedenfalls der Boden mit Nährsalzen gut versehen war.

Auf einer Weide in der Nähe war ebenfalls ein Unterschied in der Größe und Öffnungsweite der Blätter zu erkennen, je nachdem die Pflanzen an Stellen standen, die nicht gedüngt waren, oder an solchen Stellen, die im Jahr zuvor mit Mist bedeckt gewesen und jetzt als runde nicht abgefressene Grasinseln kenntlich waren. Die Frage, wie *Nardus* durch Düngung³⁾ vertrieben wird, ist bekanntlich noch nicht ganz gelöst, ebensowenig sein Verhalten gegenüber Bewässerung⁴⁾. Tatsache ist, daß er durch diese Mittel ausgerottet wird; ob aber direkt oder durch stark überhandnehmende andere Pflanzen, ist nicht gewiß. Im vorliegenden Falle schien er auf Düngung zuerst mit üppigem Wachstum, Vergrößern der Entfaltungszellen und schwacher Verminderung des Bastes reagiert zu haben. Denkbar wäre, daß damit eine Abschwächung der Resistenzfähigkeit verbunden ist. Jedenfalls hatte die Blühbarkeit stark abgenommen. Auf einer nahe-
liegenden, anscheinend seit einigen Jahren gedüngten Alpwiese, auf der 1½ Fuß hohe Futterkräuter gediehen, zeigten sich unter diesen ganz verborgen noch zahlreiche *Nardus*-Pflanzen, denen aber durch jene das Licht genommen war.

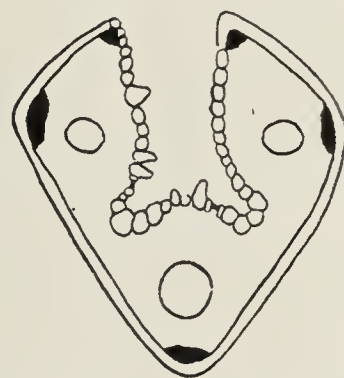


Fig. 50. *Nardus stricta*.
Primärblatt. Vergr 100.

Die allerersten Primärblätter (Fig. 50) zeigen etwas vereinfachten Bau. Nur zwei Furchen auf der Oberseite, wenig Bast und etwas vergrößerte Gelenkzellen. Sie sind offenbar schwach ausgeprägte Hemmungsbildungen. Die nächstfolgenden nehmen die Gestalt, wenn auch in etwas kleinerem Maßstabe des für die tonige Mulde der Lauberberg-Alpe geschilderten Typus an. Die Entfaltungszellen sind noch etwas größer wie bei diesem letzteren. In den Blättern vom Lauberberg haben wir also eine Rückkehr auf die Jugendform vor uns. Durch Feuchtkultur oder durch Abschneiden erhielt ich nur schwache Reaktionen. In Nährlösung und bei Düngung mit Kalisalpeter war kein

1) Schröter, S. 300.

2) Grob, Taf. I, 1896.

3) Stebler, 1888, S. 149.

4) Schröter, pag. 304.

Ausschlag wahrzunehmen. Wie das Verhalten in der Natur zeigt, scheint die Pflanze sehr langsam zu réagieren.

	Wasser %	Asche auf das Trockengew. %
Primärblätter	75,97	14,12
Normale Folgeblätter	71,06	6,55
Blätter von der Lauberberg-Alpe . .	67,79	6,36

Es war versäumt worden, die Menge der Kieselsäure zu bestimmen, die hauptsächlich beim normalen Blatt jedenfalls einen bedeutendes Teil ausmacht und natürlich unter die Nährsalze nicht mitgerechnet werden sollte.

Der Einrollmechanismus.

Da im Experiment bei allen drei behandelten Grasarten speziell die Ausbildung der Entfaltungszellen starken Veränderungen unterworfen ist, so sei hier über deren Funktion einiges mitgeteilt, da sich widersprechende Angaben in der Literatur vorfinden.

Duval Jouve¹⁾ bringt sie bereits in Beziehung zur Entfaltung aus der Knospenlage und zum Schließen und Öffnen der Blätter bei verschiedenem Wassergehalt. Er führt die Bewegungen auf Turgeszenzänderungen zurück. Für *Lygeum spartum* und *Nardus stricta* konstatiert er, daß deren binsenförmige Blätter nahezu unbeweglich sind.

Tschirch²⁾ dagegen gibt an, daß er *Lygeum spartum* und *Festuca glauca* Bewegungen ausführen sah. Bei *Festuca glauca* sollen sie in folgender Weise vor sich gehen: Die der unteren Epidermis zunächstliegenden Bastfasern sind weniger stark quellbar wie die weiter innen liegenden. Verliert also das Blatt Wasser, so schrumpfen diese letzteren stärker und das Blatt klappt zusammen — ein Versuch, der jederzeit an totem Material wiederholt werden kann. Bei *Macrochloa tenacissima* verhindert Durchschneiden der Gelenkzellen die Bewegung nicht. Diese stellen nur passiv sich verhaltende Charniere dar. Bei *Festuca* rollt sich ein Tangentialschnitt ein, auch wenn er kein grünes Gewebe enthält. Also spielen Turgorschwankungen in den Gelenkzellen keine Rolle, sondern Membranquellungen im Bastbeleg. Dieselbe Darstellung findet sich beinahe wörtlich bei Altenkirch³⁾. Ebenso ist sie in das neue Werk von Neger⁴⁾ übernommen worden.

1) Duval Jouve, S. 322, 1875.

2) Tschirch, S. 561 ff., 1882.

3) Altenkirch, S. 376, 1894.

4) Neger, S. 164, 1913.

Massart¹⁾ rechnet *Festuca ovina* mit *Corynepharus canescens* ausdrücklich zu den Gräsern, die unbeweglich und stets geschlossen sind. Auch Goebel²⁾ sah *Festuca glauca* keine Bewegungen ausführen.

Bei lebenden typischen Folgeblättern konnte ich nie eine Bewegung konstatieren. Tangentialschnitte freilich rollten sich in totem und lebendem Zustand. Doch erscheint es höchst unwahrscheinlich, daß auch bei nicht ganz typisch ausgebildeten Blättern, die etwas geöffnet sind, in lebendem Zustand durch Wasserverlust gerade der an zentralster Stelle des Blattes gelegenen Zellen die Bewegung verursacht wird. Rückschlagsblätter aus Knop'scher Nährlösung klappen bei Wasserverlust zu und öffnen sich beim Wiedereinstellen in Wasser in ca. $\frac{1}{2}$ Stunde. Es ist ausgeschlossen, daß in diesem Falle Unterschiede im Wasserverlust des Sklerenchymbelages eine Rolle spielen, da dieser sehr schwach entwickelt ist. Wurden wie in der in Fig. 51 angegebenen Weise das Parenchymgewebe und die Gelenkzellen in der Mitte des Blattes wegpräpariert, so krümmte sich dieses nicht in der Mitte, wo der schwache Bastbeleg lag, sondern die beiden Hälften klappten an den Stellen zusammen, wo kein solcher, wohl aber Entfaltungszellen vorhanden waren. Ähnlich verhielten sich die Schnitte in Glyzerin.

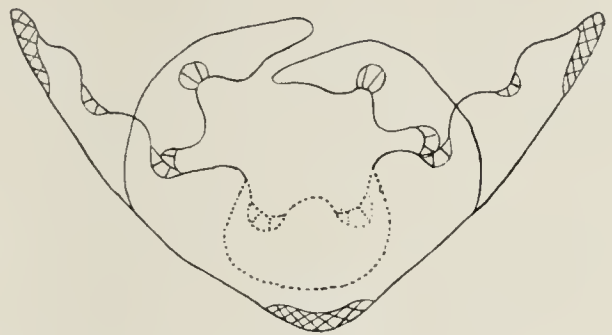


Fig. 51. *Festuca glauca*. Ausgebreitetes Blatt aus Knop 5 ‰ mit unverdickten Bastzellen und großen Entfaltungszellen; der mittlere, punktierte Teil wurde wegpräpariert. Das Blatt krümmt sich bei Wasserverlust nicht über der Mitte, sondern nur über den noch vorhandenen Entfaltungszellen.

Analog verhielt sich *Lygeum spartum*, wo auch Tschirch³⁾ die Wirkung von Turgorschwankungen nicht völlig ausschließt. Doch beobachtete ich auch hier an typischen Rollblättern keine Bewegung, sondern nur an solchen aus Nährlösung.

Versuche in kohlensäurefreier Luft.

Es wurde noch der Versuch gemacht, bei gutem Licht und bei Lufttrockenheit, die Assimilation durch Entzug von CO_2 zu verhindern.

Zu diesem Zwecke wurde eine tubulierte Glasglocke auf eine Platte luftdicht aufgekittet. In dieser Glasplatte waren drei Löcher,

1) Massart, S. 296, 1908.

2) Goebel, S. 29, 1908.

3) Tschirch, S. 563, 1882.

durch welche die Versuchspflanzen hineinragten. Diese Löcher waren so klein, daß feuchte Luft nur langsam passieren konnte. Das ganze wurde luftdicht auf eine Glaswanne aufgekittet, die einen um mehrere Zentimeter größeren Radius als die Glocke besaß. So blieb noch Platz, um in die Glasplatte außerhalb der Glocke Öffnungen zu bohren, von deren jeder ein Schlauch zu einem Topf führte, durch den dieser begossen werden konnte. Dann wurde Luft, die zuerst Kalilauge und dann Chlorkalzium passiert hatte, mittels Wasserstrahlpumpe durchgesogen. Leider ertrug weder *Festuca* noch eine der übrigen Versuchspflanzen den Mangel an Kohlensäure lange genug, um einen Ausschlag zu geben. Die älteren Blätter vergilbten, es schienen Stoffwechselprodukte aufzutreten, die den Tod herbeiführten [Voechting, Jost¹⁾].

Teodoresco²⁾ hat z. B. für *Phaseolus multiflorus* angegeben, daß das Palissadengewebe in kohlensäurefreiem Raum schwächer sich ausbildet, sowie daß die Interzellularen enger sind, und daß bei *Marchantia polymorpha* die Atemhöhlen auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen bleiben und keine Papillen aufweisen. Doch sind, so lange nicht genauer die Natur der sonstigen durch CO₂-Entzug im Stoffwechsel der Pflanzen herbeigeführten Änderungen bekannt sind, solche Versuche nicht ganz eindeutig.

Schlußfolgerungen.

Im Folgenden sind die Resultate der Trockengewichts- und Aschenwägungen in übersichtlicher Weise zusammengestellt:

(Tabelle s. Seite 60 u. f.)

In dieser Tabelle sind die Angaben über die relativen Wassermengen nicht ganz genau, da die Pflanzen nicht unmittelbar nach dem Abschneiden gewogen werden konnten. Die Turgescenz kann eine etwas verschiedene gewesen sein. In manchen Fällen scheint die Folgeform eher eine größere Menge Trockensubstanz zu besitzen als die Rückschlags- oder Primärform. Dagegen geht das Verhältnis des Aschengehaltes zur Trockensubstanz mit wenigen Ausnahmen der morphologischen Differenzierung parallel. Wir sehen eine deutliche Übereinstimmung dieses Verhältnisses bei Jugendformen und Rückschlägen. Bei den Folgeformen ist es in ganz bestimmter Richtung verschoben. Zwar werden hiemit gewiß eine Anzahl anderer Veränderungen unbe-

1) Jost, 1896, siehe dort weitere Literatur.

2) Teodoresco, 1899.

kannter Art Hand in Hand gehen. Speziell wäre zu untersuchen, welche Mineralbestandteile eine Hauptrolle spielen. Doch scheint schon so mit ziemlicher Sicherheit zur Geltung zu kommen, daß Pflanzen dadurch auf der Stufe der Primärform gehalten werden können, daß der für diese charakteristische Stoffwechsel aufrecht erhalten wird, und daß Rückschläge dadurch zustande kommen, daß dieser wieder hergestellt wird. In den vorliegenden Versuchen hat es sich als für die Pflanze gleichgültig erwiesen, durch welche äußeren Faktoren diese inneren Bedingungen wieder hergestellt wurden. Es schien für die Reaktion belanglos, ob durch Einsetzen in Regenwasser oder durch Beschneiden der Wurzeln die Nährsalzaufnahme behindert wurde; oder im umgekehrten Fall, ob durch Luftfeuchtigkeit, Zurückschneiden, Verdunkeln oder Einsetzen in Nährlösung das Verhältnis der Salze zu den Assimilaten zugunsten der ersteren beeinflußt wurde. Ausschlaggebend scheint also in allen Fällen dieses Verhältnis gewesen zu sein.

Irgend eine Beziehung zu einem „Bedürfnis“ der Pflanze kommt hierbei nicht in Betracht. In Wasserkultur hätten z. B. *Festuca*, *Lygeum*, oder *Veronica cupressoides* keinen Grund, durch Bildung der xerophilen Folgeform die Transpiration einzuschränken. Im Gegenteil, es wäre „nützlicher“, wenn diese möglichst ausgiebig gemacht würde, um die etwa noch vorhandenen Salze besser ausnützen zu können. Aber die Blätter werden kürzer und erhalten verdickte Wände. Bei den schweren, 60 cm langen Blättern von *Lygeum spartum* (nach Düngung) ist weniger Stützgewebe vorhanden wie bei den 40 cm langen, normalen. In den Schuppenblättern der *Veronica cupressoides* besitzt das Bündel einen dicken Bastbeleg, trotzdem das Blatt dick und kurz ist¹⁾. Die Pflanze kann in keinem Fall das tun, was für sie von Vorteil wäre, sondern das, wozu sie gezwungen wird.

Die Veränderungen, die bei verschiedener Kultur auftraten, stellten sich in allen Fällen als eine Annäherung an Jugend- oder Folgeform heraus. Wenn die notwendigen Bedingungen für das Auftreten der einen oder anderen erfüllt sind, so muß die Pflanze diese bilden. Der xerophile Charakter der Folgeform ist durch die im Verhältnis zu den Mineralbestandteilen im Überschuß vorhandenen Assimilate bedingt, die als Wandverdickungen abgelagert werden.

Die Form der Primärblätter ist ebenfalls von den im Samen gegebenen Bedingungen abhängig. Auch hier sind für die Formbildung

1) Goebel, S. 33, 1908.

	Frisch- gewicht	Trocken- gewicht	Wasser
	in g	in g	in g
Campanula rotundifolia:			
Freiland-Rundblätter	0,2242	0,0948	0,1294
Freiland-Langblätter	0,4184	0,1692	0,2492
Gewächshausexemplare (Rundbl.)	1,0560	0,2354	0,8206
Gewächshaus-Langblätter (gingen bald zur Bildung von Über- gangsblättern über)	0,9536	0,2118	0,7418
Rundblätter aus Dunkelkultur saftig grün	0,1392	0,0160	0,1232
Rundblätter aus Dunkelkultur .	0,7674	0,1392	0,6282
Ebenso	0,4443	0,0394	0,4049
Callistemon lanceolatus:			
Folgeblätter	2,9670	1,1162	1,8508
Callistemon amoenus:			
1. Primärblätter	0,9222	0,2948	0,6274
2. „	2,7872	0,7150	2,0722
Carmichaelia flagelliformis:			
Keimling	0,6518	0,1906	0,4612
Folgeform	0,3122	0,1427	0,1695
Eucalyptus globulus:			
1. Primärblätter	2,1624	0,5860	1,3764
2. „	3,4930	1,0364	2,4566
1. Folgeform, junge Sproßspitzen	4,6418	1,8592	2,7826
2. „ „ „	8,1750	3,2230	4,9520
Festuca glauca:			
Knop 5 ‰	0,3609	0,2464	0,1145
	0,6637	0,5586	0,1051
Knop 2,5 ‰	0,9112	0,1798	0,7314
Verschiedene Male verpflanzt, in üppigem Wachstum, dunkelgrün	1,6440	0,5300	1,1140
Immer im selben Topf, hell blau- grün	1,4126	0,4506	0,9620
Mit (NH ₄) ₂ SO ₄	2,8376	0,6296	2,2080
Hakea Laurina:			
Primärblätter	1,0880	0,4268	0,6612
Folgeblätter	2,1222	0,6916	1,4306

Trocken- gewicht in %	Wasser in %	Aschen- gewicht in g	Asche in % des Frisch- gewichtes	Asche in % des Trocken- gewichtes
42,28	57,72	0,0178	7,95	19,72
40,44	59,56	0,0256	6,12	15,13
22,30	77,70	0,0340	3,22	14,48
22,21	77,79	0,0328	3,44	15,48
11,49	88,51	0,0039	2,80	24,37
18,13	81,87	0,0202	2,63	14,52
8,86	91,13	0,0058	1,30	14,72
37,62	62,38	0,0758	2,55	6,79
31,97	68,03	0,0192	2,08	6,47
29,24	70,76	0,0504	1,81	7,04
29,24	70,76	0,0160	2,45	8,42
36,60	63,40	0,0070	2,24	6,13
27,05	72,95	0,0464	2,15	7,92
29,67	70,33	0,0700	2,00	6,75
40,05	59,95	0,1030	2,22	5,53
39,42	60,58	0,1260	1,54	3,90
31,73	68,27	0,0287	7,95	11,65
15,84	84,16	0,0147	2,21	13,99
19,74	80,26	0,0200	2,19	11,12
32,23	67,77	0,0524	3,18	9,88
31,89	68,11	0,0302	2,13	6,70
22,18	77,82	0,0428	1,50	6,79
39,22	60,78	0,0296	2,72	6,93
32,58	67,42	0,0258	1,22	3,73

Fortsetzung der Tabelle

	Frish- gewicht in g	Trocken- gewicht in g	Wasser in g
Hakea suaveolens:			
Primärform (Keimling)	1,8196	0,5130	1,3066
Folgeform	3,6852	0,9392	2,7460
Juniperus Chinensis:			
1. Retinispora	3,0270	1,2362	1,7908
2. „	2,5340	1,1191	1,4149
3. „	5,5906	2,2490	3,3416
1. Folgeform	2,8444	1,1778	1,6666
2. „	4,8816	1,9368	2,9448
3. „	9,7470	4,2340	5,5130
Variegata - Form, chlorophyllose Sproßspitzen der Retinispora .	1,2596	0,3782	0,8814
Folgeform	1,6052	0,5090	1,0962
Lygeum spartum:			
Normal	1,3998	0,6534	0,7464
Mit KNO ₃ gediehen	1,2588	0,4234	0,8354
In Knop	0,2811	0,0497	0,2314
Mühlenbeckia platyclados:			
Rückschlag	0,7494	0,0854	0,6640
Normale Sproßspitzen	1,9986	0,4550	1,5436
Nardus stricta:			
Blätter von Keimpflanzen	0,7600	0,1826	0,5774
Normal ausgebildete Blätter . .	0,7352	0,2228	0,5124
Mulde von der Lauberberg-Alpe	1,6588	0,5344	1,1244
Ulex europaeus:			
Keimlinge	1,0188	0,1900	0,8288
Stecklinge:			
In Feuchtkultur	0,6116	0,1034	0,5082
Mit (NH ₄) ₂ SO ₄ gedüngt	2,1266	0,4850	1,6416
Alte Pflanzen aus Schauhaus . .	2,0204	0,8122	1,2082
	2,0334	0,8268	1,2066
Normal aus Stecklingen gezogene, im selben Haus wie (NH ₄) ₂ SO ₄	3,1392	0,9750	2,1642
Veronica cupressoides:			
Rückschläge aus Feuchtkasten . .	1,5144	0,3304	1,1840
Normale Folgeform	0,8848	0,2550	0,6298

von Seite 60 und 61.

Trocken- gewicht in %	Wasser in %	Aschen- gewicht in g	Asche in % des Frisch- gewichtes	Asche in % des Trocken- gewichtes
28,19	71,81	0,0370	2,03	7,21
25,48	74,52	0,0710	1,92	7,56
40,83	59,17	0,0814	2,68	6,58
44,16	55,84	0,0639	2,52	5,71
40,23	59,77	0,1352	2,41	6,01
41,41	58,59	0,0734	2,58	6,23
39,67	60,33	0,1396	2,86	7,20
43,44	56,56	0,3050	3,13	7,21
30,03	69,97	0,0270	2,14	7,14
31,71	68,29	0,0315	1,96	6,18
46,69	53,33	0,0494	3,53	7,56
33,63	66,37	0,0488	3,88	11,52
19,53	82,22	0,0076	2,70	15,28
11,39	88,61	0,0138	1,84	16,15
22,76	77,24	0,0144	0,72	3,16
24,03	75,97	0,0258	3,39	14,12
28,94	71,06	0,0146	1,98	6,55
32,21	67,79	0,0340	2,05	6,36
18,67	81,33	0,0204	2,00	10,77
16,90	83,09	0,0092	1,50	8,89
22,81	77,19	0,0402	1,89	8,28
40,19	59,81	0,0408	2,01	5,02
40,66	59,34	0,0412	2,02	4,98
31,05	68,95	0,0480	1,53	4,92
21,82	78,18	0,0334	2,21	10,10
28,84	71,16	0,0138	1,56	5,41

Stoffwechselforgänge maßgebend. Diese sind in hohem Grade durch die im Samen angeläuteten Reservestoffe beeinflusst. Es hat sich gezeigt, daß bei *Festuca* durch Wegpräparieren des Endosperms ein Primärblatt zur Entfaltung gelangt, das von dem typischen abweicht, daß bei *Hakea* auch später noch Blätter erzielt werden können, die in ihrer Differenzierung hinter den „normalen“ Primärblättern zurückbleiben. Die Primärblätter sind also in diesen Fällen bereits umgebildet durch die infolge der Ansammlung von Assimilaten geschaffenen Stoffwechselforgänge. Ihre Form stellt eine Reaktion auf die im Samen gegebenen Bedingungen dar. Da es schwierig ist, bereits diese zu modifizieren, so sind die Kenntnisse über die Reaktionsfähigkeit der Primärblätter noch gering (vgl. Klebs¹). Doch liegt hier anscheinend nur ein Spezialfall vor uns.

Ob die Anzahl der Spaltöffnungen in einer Beziehung zur Assimilation oder zur Transpiration steht, wurde nicht untersucht. Sie scheint aber eher für eine bestimmte Helikomorphie annähernd dieselbe zu sein, gleichgültig, unter welchen äußeren Umständen diese entstanden ist.

Eine weitere Frage ist die, wie dieses Verhältnis von Aschenbestandteilen zu Assimilaten durch die Versuchsanordnung beeinflusst worden ist. Für Nährlösungsversuche, Zurückschneiden oder Sandkultur scheint die Sache ziemlich klar zu liegen. Wie aber die Feuchtkultur eine Verschiebung herbeigeführt haben kann, ist ohne weiteres nicht ersichtlich. Und doch scheinen andere Tatsachen — daß z. B. *Festuca* in Wasserkultur trotz Feuchtigkeit die Wände stark verdickt, daß in Knopscher Lösung trotz Lufttrockenheit die Rückschlagsform ohne Wandverdickungen auftritt — dafür zu sprechen, daß die Luftfeuchtigkeit nicht direkt als solche — vielleicht durch Hemmung eines Transpirationsreizes — sondern gleichfalls auf dem Umweg der erwähnten Stoffwechselbeeinflussung auf den Vegetationspunkt eingewirkt hat.

Es seien hier einige Fälle, wo ebenfalls in Lufttrockenheit das erwähnte Verhältnis nicht wie gewöhnlich zugunsten der Aschenbestandteile verschoben worden ist, aus der Literatur erwähnt.

Wollny¹) kultivierte Pflanzen in trockener, mittelfeuchter und feuchter Atmosphäre. Trockengewichts- und Aschenbestimmungen wurden in Perioden von ca. 1 Monat vorgenommen. Aus seinen Versuchsergebnissen seien hier die Verhältnisse des Aschengehalts zum Trockengewicht zusammengestellt:

1) Klebs, S. 291 ff., 1904.

2) Wollny, 1898.

Periode	Gerste			Wicke			Luzerne			Lein		
	feucht	normal	trocken	feucht	normal	trocken	feucht	normal	trocken	feucht	normal	trocken
I.	8,01	8,82	8,76	15,50	11,61	10,38	10,03	9,38	7,53	8,69	9,84	8,90
II.	6,43	6,50	7,58	12,63	12,64	12,90	11,22	12,54	13,12	7,54	8,30	6,88
III.	9,58	8,71	9,81	9,36	8,43	11,73	10,43	1,089	11,96	—	—	—

Es zeigt sich ein deutliches Ansteigen des Aschengehaltes während der I. Periode in Feuchtkultur bei Wicke, Luzerne, in sehr geringem Maße auch bei Lein. Bei der Kartoffel fand Wollny zwar die Knollen in feuchter Luft stärkereicher, dagegen die oberirdischen Teile in trockener Luft mit zahlreichen Körnern angefüllt. Über einen analogen Fall berichtet neuerdings Hasselbring¹⁾. Er kultivierte Tabakpflanzen in feuchter oder in trockener Luft und erhielt:

	Trockengewicht in g	Aschengewicht in g
Trocken	188,2	18,25
Feucht	188,14	21,08

Schlösing²⁾ hatte zwar für Tabakpflanzen angegeben, daß der Aschengehalt (besonders der Kieselsäure) in trockener Luft stark in die Höhe ging.

Von Wasserpflanzen ist bekannt, daß sie einen sehr hohen Aschengehalt haben können. So wird z. B. für *Ranunculus aquatilis* 28% Asche auf das Trockengewicht angegeben [Leclerc du Sablon³⁾] trotz mangelnder Transpiration. Doch ist auch für submerse Pflanzen von Wieler⁴⁾ ein Blutungsdruck festgestellt worden, während Strasburger *Ceratophyllum demersum* kein Wasser ausscheiden sah [vgl. Burgerstein⁵⁾].

Jedenfalls besteht kein allgemein konstantes Verhältnis zwischen Transpiration und Aschenaufnahme. Verschiedene Pflanzen verhalten sich sehr verschieden. Luftfeuchtigkeit braucht nicht notwendig hemmend

1) Hasselbring, 1914.

2) Schlösing, 1869.

3) Leclerc du Sablon, S. 301, 1909.

4) Wieler, S. 46, 1893.

5) Burgerstein, S. 196, 1904.

auf Nährsalzaufnahme zu wirken [vgl. Jost¹⁾]. Übrigens ist ein absolut luftfeuchter Raum in Versuchen kaum hergestellt gewesen.

Über eine Beziehung der Assimilationstätigkeit zur Luftfeuchtigkeit ist meines Wissens nichts Genaues bekannt. Die aufgenommene und transpirierte Wassermenge kann bei gleichgroßen Pflanzen in sehr verschiedenem Verhältnis zu der produzierten Trockensubstanz stehen. „Le ralentissement de la transpiration ne nuit pas à la production de la matière sèche“ [Leclerc du Sablon²⁾].

Wie also die Luftfeuchtigkeit in den vorliegenden Versuchen eine Verschiebung des Verhältnisses zwischen Assimilaten und Aschengehalt zur Folge gehabt hat, läßt sich nicht genau feststellen. Es wäre eine genaue Kenntnis der Art der Nährsalz- und Wasseraufnahme, sowie der Wachstumsgeschwindigkeit der Pflanzen nötig.

Es läßt sich auch denken, daß bei den Versuchsanordnungen die Kohlensäure der Luft im Minimum vorhanden war, und daß auf diese Weise die Assimilation herabgesetzt wurde. Aus den Versuchen von Hugo Fischer³⁾ geht hervor, daß schon in großen Gewächshäusern ein Mangel an CO₂ sich fühlbar machen kann. In einem kleinen Kasten oder unter der Glasglocke wird das noch mehr der Fall sein.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Alle Fälle von Reaktionsvermögen der hier beschriebenen Pflanzen auf Luftfeuchtigkeit stellten sich als ein Zurückgreifen auf die Jugendform heraus.

2. Die Primärform wurde dadurch wieder hervorgerufen, daß der Stoffwechsel, wie er für diese charakteristisch ist, bei der erwachsenen Pflanze wieder hergestellt wurde.

3. Bei den Primär- und Rückschlagsformen ist die relative Menge der Nährsalze eine höhere, bei den Folgeformen in der Regel die der Assimilate. Durch das Verhältnis der beiden wird bedingt, welche Form von der Pflanze gebildet wird.

4. Die für die einzelnen Formen charakteristischen Verschiedenheiten dieses Verhältnisses lassen sich durch Trockengewichts- und Aschengewichtsbestimmungen nachweisen.

5. Es ist für den Ausfall der Reaktion belanglos, durch welche äußeren Faktoren dieses Verhältnis beeinflußt wird. Starkes Zurück-

1) Jost, S. 64 und 101, 1913.

2) Leclerc du Sablon, S. 305, 1909.

3) Fischer, S. 298, 1912.

schneiden, gute Bewurzelung, Abschneiden der Blätter, schwache Belichtung, feuchte Luft, Entfernen der Reserveassimilate, Düngung und Kultur in Nährlösung wirken gleichsinnig, verschieben das Verhältnis zugunsten des Aschengehaltes und führen zum Auftreten der Rückschlagsform.

Schwache Bewurzelung, gutes Licht, Beschneiden der Wurzeln, Kultur in Sand oder in reinem Wasser verschieben des Verhältnis zugunsten der Assimilate und führen zum Auftreten der Folgeform.

6. Die Luftfeuchtigkeit scheint nicht direkt durch Herabsetzen eines etwaigen Transpirationsreizes zu wirken, sondern ebenfalls nur durch Beeinflussung des Stoffwechsels zu Ungunsten der Assimilate.

7. Die Folgeform mit ihren Wandverdickungen stellt keine zweckmäßige Reaktion auf ein Bedürfnis der Pflanze dar. Die Verdickungen der Wände treten völlig unabhängig von der Luftfeuchtigkeit und dem den Wurzeln zur Verfügung stehenden Wasser auf und sind nur durch Anhäufung von Assimilaten und Mangel an Nährsalzen bedingt.

8. Die Primärblätter können selbst schon unter dem Einflusse der im Samen vorhandenen Reservestoffe umgebildet sein. Durch Entfernen des Endosperms (*Festuca*) entfaltet sich ein Primärblatt, das von dem normalen abweicht. Bei älteren Pflanzen (*Hakea*) können durch Herabsetzen der Assimilatenmenge Blätter entstehen, die in ihrer Struktur hinter den normalen Primärblättern zurückbleiben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat K. v. Goebel, in dessen Institut und auf dessen Vorschlag hin die Arbeit ausgeführt worden ist, bin ich für das schöne Material, sowie besonders für sein fortwährendes förderndes Entgegenkommen zu größtem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- Adamson, R. S., On the comparative Anatomy of the Leaves of certain Species of Veronica. The Journal of the Linn. Soc. Bot., Vol. XL, S. 247. London 1911—1912.
- Altenkirch, Gustav, Studien über die Verdunstungseinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Engler's bot. Jahrb. 1894, Bd. XVIII.
- Areschoug, F. W. C., Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. Minneskrift utgiven af kongl. fysiologiska Sällskapet i Lund. Lund 1878.
- Ders., Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen. Engler's bot. Jahrb. 1881—1882, Bd. II.
- Ders., Über die Bedeutung des Palissadenparenchyms für die Transpiration der Pflanzen. Flora 1906.
- Armstrong, J. B., Synopsis of the New-Zealand Species of Veronica. Trans. New-Zealand Instit. 1880, Vol. XIII, S. 344.
- Askenasy, Botanisch-morphologische Studien. Heidelberg 1872.
- de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
- Benecke, Morphologie und Entwicklungsgeschichte aus: Kultur der Gegenwart, III. Teil, IV. Abt., Bd. II.
- Bentham, Flora Australiensis. 7 Bände, 1863—1878.
- Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organismen. 2 Hefte. Leipzig 1898—1904.
- Beyerinck, L., Beissner's Untersuchungen bezüglich der Retinisporafrage. Bot. Zeitung 1890.
- Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora 1900, Bd. LXXXVII.
- Briosi Giovanni, Intorno alle probabili ragioni dell' eterofillia nell' Eucalyptus Globulus e in piante analoghe. Atti della R. Acad. dei Lincei, Serie 3^a, 1882—1883, Vol. XIV.
- Ders., Intorno all' Anatomia delle foglie nell' Eucalyptus Globulus Labill. Atti dell' Inst. bot. dell' Univ. di Pavia, Serie 2^a, 1892, Vol. II.
- Brown, Veronica cupressoides, and its allies. The Gardener's Chronicle 1888, Vol. I, S. 20.
- Buchenau, Franz, Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. Abhandlungen d. nat.-wiss. Vereins zu Bremen 1869—1871, Bd. II.
- Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.
- De Candolle, A. P., Organographie végétale. Paris 1827.
- Caruel, Struttura della foglie della Passerina hirsuta. Nuovo Giornale botanico 1869, Tome I.
- Cockayne, L., An Inquiry into the Seedling Forms of New-Zealand Phanerogams and their Development. Trans. New-Zealand Instit. 1900, Vol. XXXIII, S. 265.
- Ders., On the Significance of Spines in Discaria Toumatou Raoul. The New-Phytologist 1905, Vol. IV, No. 4, S. 79.

- Ders., Observations concerning Evolution, derived from ecological Studies in New-Zealand. Trans. New-Zealand Instit. 1911, Vol. XLIV.
- Curti's botanical Magazine 1894, Vol. CXX.
- Darwin, Ch., Origin of Species. Fifth Thausend.
- Diels, Vegetationsbiologie von Neuseeland. Engler's bot. Jahrb. 1897, Bd. XXII.
- Ders., Die Pflanzenwelt von Westaustralien südlich des Wendekreises. Leipzig 1906.
- Ders., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Berlin 1906.
- Drude, O., Kulturversuche u. Mutation. Verhandl. d. Deutschen Naturf. Ges. 1903, Bd. II.
- Duval-Jouve, Histotaxie des Graminées. Annales sc. nat. 1875.
- Familler, Dr. J., Die verschiedenen Blattformen von *Campanula rotundifolia*. Flora 1900, Bd. LXXXVII.
- Fischer, Dr. Hugo, Pflanzenernährung mittels Kohlensäure. Gartenflora 1912, Bd. LXI, S. 298.
- Flaskämper, Paul, Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gefäß- und Sklerenchymbildung von äußeren Faktoren nebst einigen Bemerkungen über die angebliche Heterorrhizie bei Dikotylen. Flora 1910, Bd. CI.
- Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 1880, Bd. XXXVIII.
- Ders., Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Berlin 1883.
- Ders., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, Bd. LXXII, S. 1.
- Ders., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889 und 1891.
- Ders., Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora 1895, Bd. LXXX.
- Ders., Über die Abhängigkeit der Blattformen von *Campanula rotundifolia* von der Lichtintensität. Sitzungsber. d. math.-physik. Klasse d. kgl. bayr. Akademie München 1895, Bd. 25, S. 333 ff.
- Ders., Über Jugendformen der Pflanzen und deren künstliche Wiedervorrufung. Sitzungsber. d. math.-physik. Klasse d. kgl. bayr. Akad. München 1896, Bd. XXVI.
- Ders., Die Abhängigkeit der Blattform von *Campanula rotundifolia* von der Lichtintensität und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äußeren Faktoren. Flora 1896, Bd. LXXXII, S. 1.
- Ders., Organographie der Pflanzen. 1. Auflage. Jena 1898.
- Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin 1908, bei Teubner.
- Ders., Organographie der Pflanzen. I. Teil. 2. Auflage. Jena 1913.
- Greensill, The Stem-structure of some leafless Plants of New-Zealand. Trans. New-Zealand Instit. 1902, Vol. XXXV, S. 360 ff.
- Grob, A., Die Epidermis der Gramineen. Bibl. bot., Heft 36. Stuttgart 1896.
- Güntz, H. E. M., Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter. Leipzig 1886. Diss.
- Haberlandt, G., Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebes der Pflanzen. Pringsheim's Jahrb. 1882, Bd. XIII.
- Der's., Physiologische Pflanzenanatomie. 4. Auflage. Leipzig 1909.
- Hackel, Eduard, Die verwandtschaftlichen Beziehungen u. die geographische Verbreitung der europäischen *Festuca*-Arten. Botan. Zentralbl. 1881, Bd. LXXVIII, S. 401.
- Hasselbring, Heinrich, The relation between the transpiration stream and the absorption of salts. The bot. Gaz., Vol. LVII. Chicago 1914.

- Hildebrand, F., Über Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. *Flora* 1875, Bd. LVIII.
- Ders., Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. *Bot. Zeitung* 1892, Bd. L.
- Hiltner, L., Untersuchungen über Ernährungsverhältnisse unserer Kulturpflanzen. *Landwirtschaftl. Jahrb. f. Bayern* 1913, III. Jahrg., Nr. 10.
- Jönsson, A., Bidrag till kännedom om bladets anatomiska byggnad hos Proteaceerna. *Acta universitatis Lundensis* 1878—1879.
- Jost, Ludwig, Versuche in kohlensäurefreiem Raum. *Pringsheim's Jahrb.*, Bd. XXVII.
- Ders., Vorlesungen über Pflanzenanatomie. 3. Auflage. Jena 1914.
- Kaufholz, Ernst, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Diss. Rostock 1888.
- Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I. Stuttgart 1908.
- Kirk, T., Description of New Plants. *Trans. New-Zealand Instit.* 1878, Vol. XI, S. 464.
- Klebs, Über Probleme der Entwicklung. *Biolog. Zentralbl.* 1904, Bd. XXIV.
- Knoblauch, Emil, Ökologische Anatomie der Holzpflanzen der südafrikanischen immergrünen Buschregion. *Habilitationsschrift.* Gießen 1896.
- Leclerc du Sablon, Sur la signification du dégagement de la vapeur d'eau par les plantes. *Revue générale de Botanique* 1909, Tome XXI.
- Ders., Symétrie foliaire chez les Eucalyptus. *Bull. soc. bot. de la France* 1885, Vol. XXXII, S. 231.
- Lignier, O., Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, des Mélastomacées et des Myrtacées. *Arch. bot. du Nord de la France* 1887, Tome XXXII.
- Ders., De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux. *Extr. du Bull. soc. Linnéenne de Normandie, Sér. IV, Vol. II.* 1889. Ref. in *Botan. Zentralbl.* 1889, Bd. XL, S. 114.
- Lindsay, Heterophylly in New-Zealand Veronica. *Trans. bot. soc. Edinburgh* 1888, Vol. XVII, S. 242—245.
- Lothelier, A., Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants. *Bull. soc. bot. France* 1890, Tome XXXVII, S. 176.
- Ders., Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes. *Compt. rend. Acad. scienc.*, Tome CXII, S. 110. Paris 1891.
- Ders., Influence de l'état hygrométrique et de l'éclairement sur les tiges et les feuilles des plantes à piquants. *Thèse.* Lille 1893.
- Ders., Recherches sur les plantes à piquants. *Rev. gén. de Bot.* 1893, Tome V, S. 480 ff., 518 ff.
- Magnus, Heterophyllie bei Eucalyptus globulus. *Bot. Verein der Provinz Brandenburg.* Sitzung vom 17. Dez. 1875, S. 19. Ref. in *Bot. Jahresber. Just.*
- Ders., Über Heterophyllie bei Meleleuca micromera Schauer. *Sitzungsber. d. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin* 1887, S. 17—19. Ref. in *Bot. Jahresber.* 1887, Bd. II, S. 85.
- Mann, Was bedeutet Metamorphose in der Botanik? Diss. München 1894.
- Massart, Jean, Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. *Errera Recueil de l'inst. bot.*, Tome VII. Bruxelles 1908.

- Mohl, Hugo v., Über Spaltöffnungen bei den Proteaceen. Verm. Schriften, S. 245. Tübingen 1845.
- Molliard, M., Influence de la concentration sucrée sur le développement des piquants chez l'*Ulex europaeus*. Compt. rend. acad. Sc. Paris, Nov. 1907.
- Naegeli, Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. Sitzungsber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wissensch., München 1864.
- Neger, W., Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913.
- Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, S. 483.
- Paoli, Guido, Contributo allo studio della eterofillia. Nuovo Giorn. Bot. Ital., Nuova serie, Tome XI. Florenz 1904.
- Pasquale, Sulla eterofillia. Diss. Neapel 1867.
- Pée-Laby, Histologie des feuilles des Graminées. Ann. sc. nat. 1898.
- Pellerin, Francois, Classification des Genêts et des Cytises. Ann. sc. nat. 1908, Série 7, S. 123.
- Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. 1905.
- Reinke, J., Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen. Pringsheim's Jahrb. 1897, Bd. XXX, S. 529 ff.
- Renner, O., Über die Epidermis der Blätter von *Hakea* und über Gewebeverschiebung beim Streckungswachstum. Beih. z. bot. Zentralbl. 1910, Abt. I, Bd. XXVI, pag. 159 ff.
- Sanio, Dr. Carl, Bot. Zeitung 1863, 21. Jahrg., S. 103.
- Schloesing, Végétation comparée du tabac sous cloche et à l'air libre. Ann. sc. nat. 1869.
- Schneider, Karl Camillo, Die Gattung *Berberis*. Vorarbeiten für eine Monographie. Bull. herb. Boissier 1905, 2^{me} Série, Tome V.
- Ders., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Berberis*. Bull. herb. Boissier, 2^{me} Série, Tome VIII.
- Schramm, Rich., Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.
- Schäffer, Dr. C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Hamburger naturwissenschaftl. Abhandlungen, Bd. XIII—XV. Hamburg 1895—1897. (Enthält ausführliches Literaturverzeichnis.)
- Schröter, C., Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
- Schwendener, Die Mestomscheide der Gramineen. Sitzungsber. der Berliner Akad. d. Wissensch. 1890.
- Ders., Das mechanische Prinzip. Leipzig 1874.
- Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899. Ergänzungsband 1908.
- Stahl, Ernst, Einfluß der Lichtintensität. Bot. Zeitung 1880.
- Ders., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitung 1894.
- Stebler u. Schröter, Das Borstgras. Landw. Jahrb. d. Schweiz, II, 1888.
- Stebler, Dr. F. G. u. Volkart, Dr. A., Die besten Futterpflanzen. 2 Bände. Bern 1908.
- Strasburger, Ein Beitrag zur Entwicklung der Spaltöffnungen. Pringsheim's Jahrb. 1866—1867, Bd. V.
- Supprian, Karl, Beiträge zur Kenntnis der Thymelaeaceen und Peneaceen. Engler's bot. Jahrb. 1894, Bd. XVIII.

- Téodoresco, E. C., Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. *Revue générale de Botanique*, XI, 1899.
- van Tieghem, Ph., Sur les Thymélacées et les Penéacées. *Ann. sc. nat.* 1893, 7^{me} Série, Tome XVII.
- Tischler, Georg, Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Leipzig 1902, Engelmann.
- Tschirch, A., Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit speziellen Berücksichtigungen der Spaltöffnungsapparate. *Linneae* 1880—1882, Bd. XLIII.
- Ders., Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollmechanismus einiger Grasblätter. *Pringsheim's Jahrb.* 1882, Bd. XIII, S. 544.
- Ders., Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems. *Pringsheim's Jahrb.* 1895, Bd. XVI.
- Warming-Johannsen, Lehrbuch der allgemeinen Botanik. (Übersetzt von Meinecke.) Berlin 1909.
- Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien 1911.
- Winckler, A., Die Keimpflanze von *Sarothamnus vulgaris* im Vergleiche mit der des *Ulex europaeus* L. *Verhandl. des naturwissenschaftl. Vereins der preuß. Rheinlande* 1880, Bd. XXXVII.
- Wollny, W., Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf das Wachstum der Pflanzen. *Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik* 1898, Bd. XX.
- Zeidler, Josef, Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von *Ulex europaeus*. *Flora* 1911, Bd. CII, S. 87 bis 95.
-