# Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen.

Von **Richard Schramm.**

(Mit Tafel VI—VIII).

## Einleitung.

Die durch äußere Wachstumsbedingungen veranlaßten Unterschiede im morphologischen und anatomischen Aufbau der Licht- und Schattenformen der erwachsenen Blätter vieler Pflanzen sind Gegenstand einer größeren Anzahl eingehender Untersuchungen gewesen[1]). Man hat bei diesen Untersuchungen sein Augenmerk gerichtet auf wohl alle Teile der Blätter: die Größe und Dicke des ganzen Blattes, die Dicke der beiderseitigen Epidermisschichten, die Gestalt und Größe der Epidermiszellen, die Anzahl der Spaltöffnungen, die Verteilung

---

1) Nachfolgend sind die wichtigsten Arbeiten angeführt:
Areschoug, Engl. bot Jahrb. 1882, Bd. II.
— Acta univ. Lund 1897, T. XXXIII.
— Flora 1906.
Burgerstein, Die Transpiration d. Pflanzen. Jena 1904.
Dufour, Ann d. sc. nat. série VII, 1887, T. V.
Eberdt, Ber. d. D. bot. Ges. 1888, Bd. VI.
Grosglik, Bot. Centralbl. 1884, Bd. XX.
Haberlandt, Ber. d. D. bot. Ges. 1886, Bd. IV.
— Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. Leipzig 1909.
Kohl, Transpiration der Pflanzen 1886.
Kny, Text zu d. bot. Wandtafeln, pag. 502 ff. Berlin 1909.
Lamarlière, Rév. gén. d. bot. 1892.
Mer, Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. 1883 u. 1886.
Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII.
— Ber. d. D. bot. Ges. 1903, Bd. XXI.
Pick, Bot. Centralbl. 1882, Bd. XI.
Rywosch, Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.
Schuster, Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXV.
Stahl, Bot. Zeit. 1880.
— Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1883, Bd. XVI.
Tschirch, Linnaea 1881, Bd. XLIII.
Volkens, Jahrb. d. K. bot. Gartens zu Berlin 1884, Bd. III.
Wiesner, Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss., Bd. LXXIV, Abt. I. Wien 1871.

und Gestalt der Palisaden- und Schwammparenchymzellen, die Größe der Interzellularen und die Ausdehnung der Nervatur; alle diese einzelnen Elemente erweisen sich für Licht- und Schattenblätter derselben Pflanze oft in erheblichem Maße verschieden. Sind diese morphologischen und anatomischen Erscheinungen auch von den meisten Autoren in übereinstimmender Weise beschrieben worden, so sind doch ihre Anschauungen über Ursachen und Bedeutung derselben recht verschieden; so mögen hier als Beispiel die verschiedenen Anschauungen über die Ausbildung des Mesophylls und die Formgestaltung seiner Zellen angeführt werden.

Nach Stahl[1]) ist für das Verhältnis von Palisaden- und Schwammparenchym und für die charakteristische Gestalt der Palisadenzellen von allein maßgebendem Einfluß die Intensität des auffallenden Lichtes. Dementsprechend sieht er in den Palisadenzellen die für starke Lichtintensitäten, in den flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform. Auch Form und Orientierung der Palisadenzellen führt er allein auf die Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes zurück.

Areschoug[2]) hingegen macht die Verteilung von Palisaden- und Schwammparenchym im wesentlichen abhängig von den Transpirationsverhältnissen. Er betrachtet das Schwammparenchym als das eigentlich transpiratorische Gewebe, welches besonders starke Ausbildung zeige bei Pflanzen feuchter Klimate; machen aber lokale oder klimatische Verhältnisse eine lebhafte Transpiration nachteilig, so werden diese moderiert durch das Auftreten eines Palisadenparenchyms. Als Ursachen der Unterschiede zwischen Licht- und Schattenblättern kommt also nach Areschoug nur die Größe der Transpiration in Frage. Die anatomischen Änderungen hätten also nur den Zweck, die Größe der Transpiration zweckmäßig zu vermehren oder zu verringern, insbesondere bezwecke eine stärkere Ausbildung des Palisadenparenchyms eine Herabsetzung der stomatären Transpiration[3]).

---

1) E. Stahl, Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1883, Bd. XVI, pag. 10.

2) F. W. Areschoug, Jämförande Unders. öfver Bladets Anat. Kgl. Fysiografiska Sällskapets Minnesskrift, Lund 1878, pag. 215.

Ders., Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Englers bot. Jahrb. 1882, Bd. II.

3) Areschoug vertritt auch neuerdings diese Anschauung (Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter, Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 336) trotz der gegenteiligen Versuche Hesselmanns (Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen, Beiheft zum Bot. Centralbl, Jahrg. 1904).

Haberlandt ist zwar mit Stahl der Anschauung, daß die topographische Anordnung des Assimilationssystems, speziell des Palisadengewebes, in weitgehendster Weise von der Beleuchtungsintensität abhängig ist[1]). Dagegen vertritt Haberlandt, im Gegensatz zu Stahl, die Ansicht, daß Form und Orientierung der Palisadenzellen nicht in erster Linie von der Lichtintensität abhängig sind, sondern sieht diese gegeben[2]) einerseits durch das Prinzip, den assimilierenden Zellen durch Vergrößerung ihrer Oberfläche eine erhöhte Wirksamkeit zu geben, andererseits durch das Bestreben, die Assimilationsprodukte auf möglichst kurzem Wege abzuleiten. Nach Haberlandt[3]) darf auch aus der von Stahl festgestellten Förderung der Ausbildung des Palisadenparenchyms durch höhere Lichtintensitäten nicht geschlossen werden, daß die Palisadenzellen jene Zellform des Assimilationsparenchyms repräsentieren, welche starken Lichtintensitäten speziell angepaßt ist.

Die Frage nach der physiologisch-anatomischen Bewertung der Unterschiede in der Anatomie der Licht- und Schattenblätter kompliziert sich nun noch dadurch, daß nicht nur die äußeren Vegetationsbedingungen für das Auftreten von Licht- und Schattenblättern verantwortlich zu machen sind; denn wie Nordhausen[4]) zeigte, sind „nicht allein die momentanen äußeren Bedingungen, unter welchen die Blattentwicklung vor sich geht, für die Ausbildung von Licht- und Schattenblattmerkmalen maßgebend, sondern auch noch andere Momente, gewissermaßen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden, hierbei beteiligt". Wurde nämlich ein „Lichtsproß" der Blutbuche im Schatten und ein „Schattensproß" derselben Pflanze bei heller Beleuchtung gezogen, so entwickelte nichtsdestoweniger der „Lichtsproß" Lichtblätter und der „Schattensproß" Schattenblätter. Nach Nordhausen[5]) „ergibt es sich unzweideutig, daß bei baum- und strauchartigen Gewächsen die sog. Licht- und Schattenblattmerkmale auch

---

1) G. Haberlandt, Über das Assimilationssystem. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1886, Bd. IV, pag. 226.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., pag. 267. Leipzig 1909.

2) G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882, Bd. XIII, pag. 179.

3) Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., pag. 269.

4) Nordhausen, Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 22.

Ders., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 30 ff.

5) Ber. d. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 40.

ohne einen direkten Einfluß des Lichtes schon in frühen Entwicklungsstadien, sei es noch in der geschlossenen Knospe oder bald nach Aufbrechen derselben, zur Ausbildung gelangen können, d. h. also, daß den Blattanlagen bereits innerhalb der Knospe eine bestimmte Gestalt bzw. Struktur induziert ist.“

Um aber die für das Verständnis der Licht- und Schattenblätter erwachsener Pflanzen so wichtige Frage zu lösen, inwieweit wirklich der direkte Einfluß der Lichtverhältnisse auf die Entwicklung des Blattes von Bedeutung ist, wäre es notwendig, sich an solche Blätter zu wenden, bei denen Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden jedenfalls ausgeschlossen sind. Solche Blätter sind die Blätter der Keimpflanzen. In seiner Abhandlung über „Sonnen- und Schattenblätter“ erwähnt Nordhausen[1]) in einer Anmerkung, daß „Keimpflanzen wegen der meist abweichenden Form der Primärblätter“ für seine Versuche nicht geeignet gewesen seien. Irgendwelche weiteren genaueren Angaben über das Auftreten von Licht- und Schattenblättern bei Keimpflanzen scheinen in der Literatur zu fehlen.

Aber noch aus einem anderen Grunde dürfte eine Untersuchung der Primärblätter von Sämlingen wertvolle Aufschlüsse liefern. Die Sämlinge der Waldbäume wachsen in der Natur, wenigstens bei den dichte Bestände bildenden Bäumen, fast stets im tiefen Waldesschatten. Sie werden in diesem Falle dem Leben im abgeschwächten Licht angepaßte Blätter zur Entwicklung bringen. Es muß nun sehr interessant sein, auch Blätter von solchen Sämlingen zu untersuchen, die, wie es jetzt meist geschieht, im Saatbeet unter voller Besonnung zur Aufzucht gelangen. — Dann ist aber von vornherein gar nicht zu sagen, ob überhaupt diese jugendlichen Pflanzen die Fähigkeit zur Ausbildung normaler Sonnenblätter besitzen oder stets erst zur Entwicklung schattenblattähnlicher Blätter schreiten. Bestätigt die nachfolgende Untersuchung diese Vermutung, so würde sich die entwicklungsgeschichtliche Stellung der Schattenblätter erwachsener Pflanzen genauer als bisher präzisieren lassen.

Bekanntlich entwickeln viele Pflanzen zuerst Blätter, die von denen der erwachsenen Pflanze morphologisch sehr verschieden sind. Von den einheimischen Pflanzen bietet Campanula rotundifolia ein geläufiges Beispiel für eine derartige Heterophyllie. Diese Pflanze entwickelt zuerst stets in einer kurzen Stengelrosette langstielige Rundblätter, die „Jugendformen“, und später kurzgestielte oder sitzende

1) l. c. pag. 31.

Langblätter, die „Blüteformen". Durch die Versuche Goebels[1]) und Famillers[2]) ist nun aber festgestellt, daß größere Veränderungen und besonders Verschlechterungen der Vegetationsbedingungen zu beliebiger Zeit ein erneutes Auftreten der Rundblätter, d. h. der Jugendformen, hervorrufen können. So dürfte auch für die Schattenblätter die Lösung der Frage von Interesse sein, ob und inwieweit sie den anatomischen Jugendformen ihrer Spezies an die Seite zu stellen sind.

Die Hauptaufgabe der nachstehenden Abhandlung soll demnach darin bestehen, die anatomische Struktur der Primärblätter von Sämlingen, insbesondere solchen aus dem besonnten Saatbeet, und von Schattenblättern erwachsener Pflanzen zu vergleichen, unter Berücksichtigung ihrer Stellung zum Sonnenblatt, und ferner zu untersuchen, inwieweit sich eine anatomische Parallele zu dem bei vielen anderen Pflanzen beobachteten Auftreten morphologischer Jugendformen finden läßt.

---

## Methodischer Teil.

Die Untersuchung beschränkt sich auf einige unserer Laubbäume und verschiedene Sträucher.

Die „Sonnenblätter" entnahm ich nach Möglichkeit isoliert stehenden Bäumen, deren nach Süden gerichtete äußere Zweige fast die volle Tagessonne erhielten, die „Schattenblätter" Bäumen aus dem tiefen Waldesschatten. Ich achtete ferner stets darauf, daß die Blätter auf älteren, also wirklich „erwachsenen" Pflanzen wuchsen und auch selbst ihren endgültigen Entwicklungszustand erreicht hatten.

Als „Sonnensämling" wird ein Sämling aus dem vollbesonnten Saatbeet, als „Schattensämling" ein solcher aus dem möglichst tiefen Waldesschatten verstanden. Beim Einsammeln der Sonnensämlinge wurde streng darauf geachtet, daß von keiner Seite eine wenn auch nur zeitweise tägliche Beschattung möglich war, daß also die Sämlinge der vollen Wirkung des direkten Sonnenlichtes ausgesetzt waren. Ferner wurden die untersuchten Exemplare aus so weit stehenden Beständen

---

1) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Camp. rotund. von der Lichtintensität, und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äußeren Faktoren. Flora 1896, pag. 1 ff.

Ders., Über Jugendformen der Pflanze und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitz.-Ber. der mathem.-physik. Klasse d. Kgl. bayer. Ak. der Wissensch. 1896, Bd. XXVI, pag. 447 ff.

2) J. Familler, Die verschiedenen Blattformen von Camp. rotund. L. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 95 ff.

gewählt, daß eine gegenseitige Beschattung der Sämlingsblätter ausgeschlossen war. Schließlich überzeugte ich mich in allen Fällen, daß die Pflanzen wirklich einjährig waren und auch nicht umgepflanzt waren, also nicht etwa vorher an einem schattigen Standort gestanden hatten.

Es war mir nicht möglich, für alle Pflanzen Schattensämlinge zu erhalten, die Untersuchung erstreckt sich dann nur auf die Lichtsämlinge. Ferner fand ich für die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen keine Schattensämlinge, deren Folgeblätter weit genug entwickelt gewesen wären, um bei der Untersuchung einwandfreie Resultate zu liefern.

Trotz langen Suchens in der Umgebung Berlins konnte ich nur von fünf Pflanzen Schattensämlinge erhalten. Wiederum war es mitunter nicht möglich, wenn ich Schattensämlinge hatte, zu der betreffenden Pflanze Sonnensämlinge zu bekommen, weil in der Kultur der Nachwuchs durch Stecklinge (Salix) oder auch durch Pfropfungen auf verwandte Varietäten (Populus) gezogen wurde. Auch wäre es zweifelhaft, ob eine Aufzucht künstlicher „Schatten"-Sämlinge einwandfreie Resultate ergeben hätte, da insbesondere die Transpirationsverhältnisse in der Natur ganz andere sind. Von der Aufzucht von Sonnensämlingen glaubte ich um so mehr absehen zu können, als die untersuchten Exemplare ganz sicherlich unter den oben angegebenen Verhältnissen aufgewachsen sind. Außerdem sind in vielen Fällen die Samen nur durch besondere und langwierige gärtnerische Maßnahmen zum Keimen zu veranlassen (ein- bis mehrjährige Stratifikation des Samens). Schließlich waren auch die Beleuchtungsverhältnisse des Institutsgartens zur Aufzucht von Sonnensämlingen gänzlich unzureichend.

Sonnenblätter, Schattenblätter und Schattensämlinge stammen aus Wäldern der näheren und weiteren Umgebung Berlins, die Sonnensämlinge aus dem Forstgarten des Klosters Chorin und den Späth'schen Baumschulen in Baumschulenweg bei Berlin[1]). Das Einsammeln des Materials besorgte ich selbst.

Im voraus sei auch hervorgehoben, daß ich bei Anfertigung der erforderlichen Präparate diese nach Möglichkeit gleichliegenden Stellen der Blätter entnahm und außerdem darauf achtete, daß die betreffenden Blätter, soweit es möglich war, annähernd gleiche Größe besaßen, was

---

1) Ich verfehle nicht, meinen verbindlichsten Dank Herrn Forstmeister Prof. Dr. Möller, Eberswalde, und Herrn Landes-Ökonomierat Späth, Baumschulenweg, auszusprechen, die mir in liebenswürdiger Weise gestatteten, im Forstgarten resp. in den Baumschulen das notwendige Material zu suchen und mir jede gewünschte genauere Auskunft erteilen ließen.

besonders für die Ausdehnung der Nervatur wichtig ist, die, wie Schuster[1]) zeigte, in gewisser Weise von der Blattgröße abhängig ist.

---

## Spezieller Teil.

### I. Fagaceen [2]).

#### 1. Fagus silvatica L.

##### A. Licht- und Schattenblatt.

Unter den einheimischen Laubbäumen zeigt die Rotbuche in charakteristischer Weise die Ausbildung morphologisch und anatomisch verschiedener Licht- und Schattenblätter. Sie wurden zuerst von Stahl[3]) genauer beschrieben. Seine Untersuchungen erstreckten sich hauptsächlich auf die Blattgrößen und die veränderliche Struktur des Assimilationsapparates. Auch die anderen Blatteile sind eingehend untersucht worden; die Literatur wird an den betreffenden Stellen angegeben werden.

Die morphologischen Unterschiede erstrecken sich auf Blattgröße und Blattdicke. Das Lichtblatt besitzt im allgemeinen eine kleinere Blattspreite als das Schattenblatt, übertrifft es aber an Dicke um das Zwei- bis Dreifache. Nordhausen[4]) beobachtete auch Unterschiede in der Asymmetrie der Blatthälften. Er fand diese Asymmetrie beim Sonnenblatt stärker ausgebildet; doch läßt sie sich mit dem Auge kaum wahrhnemem (wie bei der Ulme), sondern ist nur durch genaue Messungen festzustellen.

---

1) W. Schuster, Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. D. bot. Ges. 1907, Bd. XXVI, pag. 217 ff.

2) Über die Blattanatomie derselben siehe außer den weiter unten zitierten Arbeiten auch:

Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen, pag. 890 ff. Stuttgart 1899.

C. de Candolle, Anat. comp. des Feuilles etc. Mém. d. l. Soc. de Phys. et D'Hist. nat. de Genève 1879, T. XXVI, pag. 443 ff.

3) E. Stahl, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Zeit. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 872.

Ders. Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. Sep.-Abdr. a. d. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVI, pag. 6 u. 7. Jena 1883.

4) Nordhausen, Unters. über Asymmetrie von Laubblättern usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

Die anatomisch wichtigsten Modifikationen zeigt das Mesophyll. Das Lichtblatt (Fig. 1)[1]) besitzt ein zwei-, mitunter sogar dreischichtiges Palisadenparenchym, dessen langgestreckte englumige Zellen dicht aneinanderliegen, ohne größere Interzellularen zu bilden. Das Schwammparenchym ist auf das geringste Maß beschränkt. Es gelangen auch nicht die typischen Sternzellen des Schwammparenchyms von Schattenblättern zur Ausbildung, sondern fast isodiametrische Zellen (Fig. 20), die oft ihre größere Ausdehnung senkrecht zur Blattspreite besitzen. Zuweilen wird auch auf der Blattunterseite eine Lage kurzer Palisadenzellen gebildet, wenn das Blatt infolge Drehung des Stieles oder Krümmung der Spreite zeitweilig die Unterseite der direkten Sonnenstrahlung aussetzt. Die Interzellularen sind relativ klein. Von den übrigen anatomischen Eigentümlichkeiten des Lichtblattes sei hervorgehoben, daß die Oberseite eine kleinzellige, fast ebenwandige Epidermis (Fig. 10) besitzt, deren Zellen durch zahlreiche Tüpfel kommunizieren; auf der Blattunterseite zeigt die Epidermis leichte Wellung der Zellwandungen (Fig. 9), die Anzahl der Tüpfel ist geringer. Die Zellen besitzen recht verschiedene Größe; sie sind in der Nähe der Spaltöffnungen kleiner als auf der Oberseite, dagegen sonst oft bedeutend größer. Dies Verhalten war für alle Blätter der Buche typisch. Die Spaltöffnungen sind zahlreich, die Ausdehnung der Nervatur ist relativ groß.

Das Mesophyll des Schattenblattes (Fig. 2) besitzt nur ein einschichtiges Palisadenparenchym. Die Zellen desselben sind zu kegelförmigen Zellen umgebildet, die sich mit weitem Lumen an die Epidermis ansetzen, sich dann verjüngen und englumig an die Sammelzellen des Schwammparenchyms anschließen. Diese „Trichterform“[2]) der Zellen ergibt naturgemäß breitere Interzellularräume, die eine reichliche Durchlüftung ermöglichen. Das Schwammparenchym besteht im allgemeinen aus drei Zellagen. Die vielarmigen Sternzellen desselben

---

1) In den Figuren ist das zum Palisadenparenchym gerechnete Gewebe stärker, das zum Schwammparenchym gerechnete dagegen schwächer punktiert worden.

2) Haberlandt betrachtet diese Zellen sowohl wegen der abweichenden Form als auch besonders wegen der andersartigen Lagerung der Chlorophyllkörner nicht als eigentliche „Trichterzellen“ (Über das Assimilationssystem, pag. 224). In dieser Arbeit soll der Begriff der „Trichterzellen“ daher etwas weiter definiert werden. Es sollen, ohne Rücksicht auf ihre Länge, stets solche Zellen Trichterzellen genannt werden, die auf der der Epidermis ansitzenden Seite einen deutlich größeren Zelldurchmesser besitzen als auf dem abgewandten Ende; bei Haberlandt hingegen darf außerdem ihre Höhendimension nur wenig oder gar nicht die Breitendimension übertreffen.

(Fig. 23) zeigen ihre größte Ausdehnung parallel der Blattoberfläche und schließen weite Interzellularen ein.

Die Epidermen des Schattenblattes (Fig. 16 u. 17) zeichnen sich durch große, stark gewelltwandige Zellen aus, die nur vereinzelt ein Vorkommen von Tüpfeln konstatieren lassen. Auch hier stehen die Zellgrößen der beiden Blattseiten in gleichem Verhältnis wie beim Sonnenblatt. Die Zellwandungen zeigen auf der Unterseite eine etwas stärkere Wellung. Die Stomata sind nicht so zahlreich wie beim Lichtblatt, ebenso erreicht die Nervatur nicht die gleiche Ausdehnung.

Ein genauerer zahlenmäßiger Vergleich zwischen Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes wird sich am natürlichsten aus Tabelle 1 ergeben.

**Tabelle 1.**

| Blatt | 1<br>Blattdicke in $\mu$ | 2<br>Dicke des Palisadenparenchyms in $\mu$ | 3<br>Dicke des Schwammparenchyms in $\mu$ | 4<br>Mesophyllquotient | 5<br>Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite (auf 1 qmm) | 6<br>Anzahl der Epidermiszellen auf der Unterseite (auf 1 qmm) | 7<br>Anzahl der Spaltöffnungen auf 1 qmm | 8<br>Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sonnenblatt | 160 | 87 | 46 | 1,90 | 1 725 | 3 000 | 413 | 12,2 |
| Schattenblatt | 73 | 20 | 35 | 0,57 | 938 | 1 125 | 113 | 8,8 |

Die vorstehenden Zahlen stellen Durchschnittswerte dar. Die erforderlichen Schnitte wurden korrespondierenden Blattstellen entnommen.

Die Spalten 1—3 umfassen die Messungen für die Blattdicke und das Mesophyll. Besonders auffällig tritt hier die überaus starke Ausbildung des Palisadenparenchyms im Lichtblatt hervor, die die des Schattenblattes um mehr als das Vierfache übertrifft. Spalte 4 enthält die „Mesophyllquotienten". Als solchen bezeichne ich den Quotienten:

$$\frac{\text{Dicke des Palisadenparenchyms}}{\text{Dicke des Schwammparenchyms}}.$$

Er erlaubt einen Schluß auf die Verteilung dieser beiden Gewebe im Mesophyll. Im vorliegenden Falle ist er für das Lichtblatt bedeutend größer als 1, für das Schattenblatt kleiner als 1, d. h. im Lichtblatt übertrifft die Ausdehnung des Palisadenparenchyms die des Schwammparenchyms, während es beim Schattenblatt umgekehrt ist (Fig. 1 u. 2).

Spalte 5 und 6 betreffen die Epidermiszellen. Es bestätigt sich, daß diese beim Sonnenblatt kleiner sind als beim Schattenblatt und daß sie bei beiden Blattsorten auf der Blattunterseite zahlreicher sind als auf der Blattoberseite.

Spalte 7 gibt die Verteilung der Spaltöffnungen. Ihre Anzahl übertrifft beim Lichtblatt die des Schattenblattes nicht ganz um das Vierfache [1]).

Spalte 8 endlich enthält die Ausdehnung der Blattnervatur in Millimetern auf ein Quadratmillimeter, wobei im Hinblick auf die Resultate Schuster's über den gleichfalls zu berücksichtigenden Einfluß der Blattgröße auf die Nervatur nochmals hervorgehoben sein mag, daß etwa gleich große Blätter untersucht wurden[2]). Die Zahlen der Spalte 8 lassen die stärkere Entwicklung der Nervatur beim Lichtblatt deutlich erkennen.

## B. Primärblätter der Sämlinge.

Nach dieser kurzen vergleichenden Übersicht der Anatomie von Licht- und Schattenblatt folge nun die Untersuchung der Primärblätter der Sämlinge. Tabelle 2 enthält die für die beiden Blattsorten gefundenen Zahlen.

**Tabelle 2.**

| Primärblätter | 1 Blattdicke | 2 Dicke des Palisadenparenchyms | 3 Dicke des Schwammparenchyms | 4 Mesophyllquotient | 5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Oberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Unterseite | 7 Anzahl der Spaltöffnungen | 8 Länge der Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Sonnensämling | 63 | 20 | 25 | 0,80 | 1 188 | 1 875 | 188 | 7,0 |
| Schattensämling | 85 | 23 | 42 | 0,55 | 900 | 1 688 | 225 | 6,6 |

1) Zu den Zahlen in den Spalten 5—7 ist zu bemerken, daß sie nur für solche Blattstellen bestimmt wurden, wo keine Gefäßbündel unterhalb im Mesophyll lagen. An diesen Stellen pflegen die Epidermiszellen beider Blattseiten in der Richtung des Gefäßbündelverlaufes gestreckt zu sein und die Stomata zu fehlen.

2) Die Blätter wurden aufgehellt, die Nervatur bei möglichst schwacher Vergrößerung gezeichnet und mit dem Kurvenmesser gemessen. Die erhaltenen Zahlen wurden in Millimeter auf 1 qmm umgerechnet. Das Aufhellen der Blätter erfolgte nach Entfärben mit Alkohol meistens durch Chloralhydrat. Erwies sich dies als erfolglos, so ergab stets ein Erhitzen mit einer mehr oder weniger konzentrierten Lösung von Ätzkali und nachfolgendes Entfärben mit Wasserstoffhyperoxyd eine ausreichende

Für den Sonnensämling beträgt die Dicke des Primärblattes nur 63 μ; sie bleibt damit um 10 μ hinter der des erwachsenen Schattenblattes zurück. Die der Blattoberseite anliegenden Mesophyllzellen sind Trichterzellen (Fig. 3), die denen des Schattenblattes sehr ähnlich sind. Das Schwammparenchym besteht aus einer meist dreischichtigen Lage typischer Sternzellen (Fig. 21); es übertrifft das Palisadenparenchym an Dicke, so daß ebenso wie beim Schattenblatt der Mesophyllquotient kleiner als 1 wird. Die Epidermiszellen (Fig. 14 u. 15) sind auf beiden Blattseiten stark gewelltwandig und nur ganz vereinzelt getüpfelt; sie sind auf der Unterseite zahlreicher als auf der Oberseite. Abgesehen von einem geringen Größenunterschied unterscheiden sich also die Epidermen in nichts von denen eines Schattenblattes. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind gering.

Das Primärblatt des Schattensämlings erreicht eine Dicke von 85 μ, womit es die des normalen Schattenblattes um 12 μ übertrifft; dagegen bleiben die Mesophyllquotienten gleich. Die Trichterzellen des Palisadenparenchyms sind etwas voluminöser als die des Schattenblattes (Fig. 2 u. 4). Das Schwammparenchym ist außerordentlich stark entwickelt und in der Regel vierschichtig; es wird von großen Sternzellen gebildet (Fig. 24). Die Epidermiszellen (Fig. 12 u. 13) sind sehr groß und stark verzahnt, auf der Unterseite zahlreicher als auf der Oberseite. Die Anzahl der Spaltöffnungen ist relativ sehr groß, die Länge der Nervatur dagegen gering.

Vergleicht man das Primärblatt des Sonnensämlings[1]) mit dem des Schattensämlings, so ergibt sich die überraschende Tatsache, daß das Blatt O (1,a) dünner ist als das Blatt A(1) und zwar um 22 μ. Bedingt wird dies hauptsächlich durch das außerordentlich stark entwickelte Schwammparenchym des Blattes A(1). Auffallend ist ferner die Verteilung der Spaltöffnungen. Die Anzahl derselben ist beim Blatt A(1) (225 auf 1 qmm) größer als beim Blatt O(1, a) (188 auf 1 qmm). Diese beiden Erscheinungen stehen in direktem Gegensatz zu den Verhältnissen

---

Aufhellung. Ist die Ätzkalilösung hinreichend konzentriert, so pflegen sich oft obere und untere Blattepidermis zu lösen. Man erhält dann nach Behandlung mit Chlorzinkjod sehr große schöne Präparate, die sich für das Zählen der Epidermiszellen und der Spaltöffnungen gut eignen.

1) Es sei im folgenden abgekürzt: Blatt O (1,a) = Primärblatt des Sonnensämlings, Blatt A (1) = Primärblatt des Schattensämlings, O (e) = Lichtblatt des erwachsenen Baumes, A (e) = Schattenblatt des erwachsenen Baumes; ferner: O (1,b) = Folgeblatt des Sonnensämlings, O (3) = Sonnenblatt einer 3 jährigen Sonnenpflanze usw.

beim Licht- und Schattenblatt erwachsener Bäume, wo das erstere dicker ist als das letztere und auch fast viermal soviel Stomata besitzt. Dagegen ist der Mesophyllquotient für das Blatt O(1, a) größer als für das Blatt A(1) (0,80 zu 0,55). Auch die Interzellularen sind beim Blatt O(1, a) kleiner.

## C. Folgeblätter.

Die vorangehende Untersuchung zeigte, daß die Primärblätter des Sonnen- und Schattensämlings andere Struktur besitzen als Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes. Es fragt sich nun, ob die Folgeblätter sofort diese Struktur der erwachsenen Licht- und Schattenblätter zeigen oder ob durch Zwischenstufen eine allmähliche Entwicklung erfolgt. In der Tat ist nun letzteres der Fall. Diese Entwicklung wurde bei der Buche[1]) studiert:

a) an Pflanzen aus der Sonne[2]):

1. Primärblatt des Sämlings (Blatt O (1, a));
2. Folgeblatt des Sämlings[3]) (Blatt O (1, b));
3. Blatt einer 3 jährigen Pflanze (Blatt O (3));
4. Blatt einer 6 jährigen Pflanze (Blatt O (6));
5. Blatt einer 15—20 jährigen Pflanze (Blatt O (15)).

b) an Pflanzen aus dem Schatten:

1. Primärblatt des Sämlings (Blatt A (1));
2. Blatt einer 3 jährigen Pflanze (Blatt A (3)).

Die durch die Untersuchung gefundenen Zahlen sind in der Tabelle 3 zusammengestellt. Die schon oben angegebenen Zahlen sind zum Vergleich beigefügt.

---

1) Bei den anderen Bäumen wurde außer den besprochenen vier Blattarten nur noch ein Folgeblatt des Sämlings untersucht. Doch dürfte auch bei diesen Bäumen eine etwaige Entwicklung sich in ähnlicher Weise vollziehen.

2) Die „Sonnenpflanzen" stammen aus den Späth'schen Baumschulen. Da hier die jungen Pflanzen mitunter umgepflanzt werden, ließ sich oft nichts Sicheres über die früheren Beleuchtungsverhältnisse sagen, insbesondere ob nicht von irgendeiner Seite zeitweise Beschattung erfolgt war. Da außerdem hin und wieder in einem Jahre keine Buchensämlinge gezogen wurden, fehlten verschiedene Jahrgänge völlig. Für die angeführten konnte ich wirklich einwandfreies Material erhalten.

3) Unter Folgeblatt des Sämlings wird hier und im folgenden immer eines der möglichst spät entstandenen Blätter des Sämlings verstanden, bei denen die etwaige Entwicklung also schon etwas weiter fortgeschritten ist. Doch war in der Regel nur noch das erste Folgeblatt weit genug entwickelt, um für die Untersuchung brauchbar zu sein.

**Tabelle 3.**

| Blatt | 1 Dicke des ganzen Blattes in μ | 2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ | 3 Dicke des Schwammparenchyms in μ | 4 Mesophyllquotient | 5 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite | 7 Anzahl der Stomata auf 1 qmm | 8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1, a) | 63 | 20 | 25 | 0,80 | 1 188 | 1 875 | 188 | 7,0 |
| O (1, b) | 103 | 37 | 46 | 0,80 | 1 212 | 2 037 | 206 | 8,5 |
| O (3) | 127 | 60 | 45 | 1,30 | 1 500 | 2 625 | 263 | 9,5 |
| O (6) | 144 | 74 | 46 | 1,60 | 1 530 | 2 712 | 300 | 11,0 |
| O (15) | 155 | 84 | 46 | 1,84 | 1 650 | 2 900 | 375 | 12,0 |
| O (e) | 160 | 87 | 46 | 1,90 | 1 725 | 3 000 | 416 | 12,2 |
| A (1) | 85 | 23 | 42 | 0,55 | 900 | 1 688 | 225 | 6,6 |
| A (3) | 81 | 22 | 39 | 0,57 | 912 | 1 458 | 188 | 6,9 |
| A (e) | 73 | 20 | 35 | 0,57 | 938 | 1 125 | 113 | 8,8 |

## a) Sonnenpflanzen.

War das Primärblatt des Sonnensämlings noch in allen Teilen dem Schattenblatt sehr ähnlich, so zeigt sich beim Folgeblatt bereits die kräftig einsetzende Entwicklung. Diese macht sich am bemerkbarsten für das Mesophyll (Fig. 7). Hatte das Blatt O(1, a) deutlich trichterförmige Zellen, so haben sich diese beim Blatt O(1, b) fast völlig verloren. Die Trichterzellen von 20 μ Länge sind zu schlanken Palisadenzellen von 37 μ geworden. Nur wenige Zellen sind noch an ihrer Ansatzstelle zur Epidermis breiter als auf dem abgewandten Ende. Auch das Schwammparenchym ist von 25 μ auf 46 μ gewachsen. Die oberen Zellen desselben haben nicht mehr das charakteristische Aussehen von Sternzellen, sondern sind in der Richtung parallel der Blattspreite verkürzt. Saßen beim Blatt O(1, a) noch drei bis vier Trichterzellen den Sammelzellen auf, so sind es beim Blatt O(1, b) durchschnittlich nur noch zwei bis drei. Es zeigt sich also deutlich das Bestreben, diesen Zellen eine andere Wachstumsrichtung zu geben. Ursprünglich lag die Hauptrichtung desselben parallel zur Blattoberfläche, beim Blatt O(1, b) ist sie dagegen weniger gegen die dazu senkrechte bevorzugt. Die Schwammparenchymzellen sind dicker geworden und nähern sich, besonders in der oberen Lage, einer mehr isodiametrischen Form; vorherrschende Zellform sind aber doch noch die flachen Zellen (Fig. 22). Stellenweise wird das Schwammparenchym vierschichtig. Die stärkere Ausbildung des Mesophylls läßt die Blattdicke von 63 auf 103 μ steigen; sie übertrifft

damit die des normalen Schattenblattes, steht jedoch diesem immer noch näher als dem Sonnenblatt. Die annähernd gleichmäßige Entwicklung des Palisaden- und Schwammparenchyms läßt den Mesophyllquotienten ungeändert (= 0,80).

Die Änderung der Epidermis (Fig. 18 u. 19) ist weniger ins Auge fallend. Die Zellen derselben sind sehr stark gewelltwandig und denen des Schattenblattes durchaus ähnlich. Immerhin läßt sich eine fortschreitende Entwicklung konstatieren. Auf der Blattoberseite steigt die Zellenzahl von 1188 auf 1212, auf der Unterseite von 1875 auf 2037. Auch die Zahl der Stomata wächst von 188 auf 206, die Ausdehnung der Nervatur aber nur von 7 mm auf 8,5, erreicht damit also nicht die des Schattenblattes.

Das Blatt der 3 jährigen Sonnenpflanze zeigt weiteren Fortschritt. Die Blattdicke ist auf 127 μ gestiegen. Die Palisadenzellen (Fig. 5) haben die für das Sonnenblatt charakteristische Form erhalten; ihr Zellumen ist noch enger geworden. Die Hauptänderung zeigt sich jedoch in der Ausbildung der oberen Zellage des Schwammparenchyms. Die Zellen desselben haben ihre Hauptwachstumsrichtung völlig geändert; sie ist nicht mehr parallel der Blattoberseite, sondern senkrecht zu dieser orientiert, d. h. die Zellen haben ihre größte Ausdehnung in der gleichen Richtung wie die Palisadenzellen. Ohne daß diese Zellschicht der zweiten Zellage des Palisadenparenchyms eines erwachsenen Sonnenblattes völlig gleicht, sei sie zum Palisadenparenchym gerechnet, da sie eben die deutlich erkennbare Vorstufe zu jener bildet. Auch die Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren (Fig. 26). Der Mesophyllquotient ist größer als 1 geworden und nähert sich dem des erwachsenen Sonnenblattes ganz bedeutend.

Die Anzahl der Epidermiszellen und der Stomata hat sich relativ stark vermehrt; doch ist die Verzahnung der Zellen sehr kräftig, so daß die äußere Ansicht immer noch schattenblattähnlich ist. Die Nervatur endlich hat auch weiter zugenommen; sie erreicht jetzt eine Länge von 9,5 mm.

Die weitere Entwicklung ist gegeben. Die Dicke des Blattes $O_{(6)}$ und seiner Mesophyllschichten hat sich in entsprechender Weise vergrößert, ebenso wie der Mesophyllquotient. Zur Blattstruktur ist nur zu bemerken, daß die Zellen der ersten Palisadenschicht (Fig. 8) länger, die der zweiten englumiger geworden sind. Die Schwammparenchymzellen (Fig. 27) haben eine weitere Annäherung an die normale Gestalt erfahren. Relativ gering ist die Änderung der Epidermiszellen; noch immer

sind die Zellwandungen kräftig gewellt. Stomata und Nervatur hingegen zeigen eine stärkere Entwicklung.

Mit dem Blatte der 15—20 jährigen Sonnenpflanze hat die Entwicklung wohl ihren Abschluß erreicht. Die Blattdicke bleibt mit 155 μ nur um 5 μ hinter der des Sonnenblattes eines alten Baumes zurück. Die Ausbildung des Mesophylls ist fast völlig übereinstimmend (Fig. 11 u. 28). Nur die Zellen der zweiten Palisadenschicht waren etwas kürzer und weitlumiger. Der Mesophyllquotient ist nur um 0,06 kleiner als der des normalen Sonnenblatts. Auch die Zahlen für die Epidermiszellen, die Stomata und die Nervatur haben sich der normalen Größe bis auf ein Geringes genähert. Die Wellung der Epidermiszellwandungen bewegt sich in den für das erwachsene Sonnenblatt geltenden Grenzen.

Erst die ungefähr 20 jährige Sonnenpflanze entwickelt demnach ein normales Sonnenblatt.

### b) Schattenpflanzen.

Das Primärblatt der Schattenpflanze ähnelt zwar dem Schattenblatte der erwachsenen Pflanze sehr, unterscheidet sich von ihm aber doch in einigen wichtigen Teilen, so daß auch hier eine Entwicklung stattfinden muß. Da im Waldesschatten die jungen Pflanzen bei den außerordentlich ungünstigen Beleuchtungs- und Transpirationsverhältnissen sich bald reichlich verzweigen und strauchartigen Charakter annehmen, läßt sich ihr Alter nur sehr ungenau angeben. Daher begnügte ich mich mit der Untersuchung des Blattes einer dreijährigen Schattenpflanze (Fig. 5 u. 25).

Das Primärblatt des Sämlings übertrifft das Schattenblatt in der Blattdicke, besitzt ein stärkeres Palisadenparenchym und Schwammparenchym, mehr Spaltöffnungen und infolgedessen auch mehr Epidermiszellen auf der Blattunterseite, hat aber andererseits einen etwas kleineren Mesophyllquotienten, weniger Epidermiszellen auf der Blattoberseite und geringere Ausdehnung der Nervatur. Es muß also sowohl eine rückschreitende wie eine fortschreitende Entwicklung zum Blatt $A_{(e)}$ stattfinden. Das Blatt der 3 jährigen Schattenpflanze müßte demnach eine Mittelstufe darstellen. Dies wurde durch die Untersuchung bestätigt. Das Blatt $A_{(3)}$ steht mit 81 μ Blattdicke zwischen Blatt $A_{(1)}$ mit 85 μ und Blatt $A_{(e)}$ mit 73 μ, die entsprechenden Zahlen für das Palisadenparenchym sind in der Reihenfolge Blatt $A_{(1)}$, $A_{(3)}$, $A_{(e)}$: 23, 22 und 20 μ, für das Schwammparenchym: 42, 39 und 35 μ, für die Spaltöffnungen: 225, 188 und 113 und für die Epidermiszellen der Blattunterseite 1688, 1456 und 1125. Diese Zahlen zeigen die rückschreitende

Entwicklung. Die vorschreitende findet sich in den Zahlen für den Mesophyllquotienten, die Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite und die Nervatur. Der Mesophyllquotient ist beim Blatt A(1) gleich 0,55; der sehr geringe Unterschied gegen das Blatt A(e) hat sich schon beim Blatt A(3) verloren. Die Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Blattoberseite steigt von 900 auf 912 bei A(3) und auf 938 bei A(e), ebenso die Nervatur von 6,6 über 6,9 auf 8,8 mm.

Die Untersuchung zeigt, daß die Entwicklung von der Struktur des Primärblattes zu den Sonnen- und Schattenformen des erwachsenen Blattes nicht sprunghaft erfolgt, daß also etwa das Folgeblatt des Sonnensämlings ein wohlausgebildetes Sonnenblatt ist, sondern daß sie sich über eine größere Zahl von Vegetationsperioden erstreckt. Sie dürfte bei den Sonnenpflanzen mit dem 20. Jahre, bei den Schattenpflanzen ungefähr mit dem 10. vollendet sein. Daß sie für die Sonnenpflanzen so viel länger dauert, ist erklärlich, denn das Blatt O(1, a) ist dem ausgebildeten Lichtblatt in keiner Weise ähnlich, während dagegen die Unterschiede in den Strukturen der Blätter A(1) und A(e) bedeutend geringer sind. Braucht also hier die Entwicklung nur eine sehr geringe zu sein, so erfordert sie bei den Sonnenpflanzen weitestgehende Umbildungen: es muß das Mesophyll um das Dreifache verdickt werden, es müssen die Zellen desselben andere Gestalt und teilweise auch andere Funktion erhalten, ferner muß die anfangs so starke Wellung der Epidermiszellwandungen fast völlig beseitigt werden und schließlich die Anzahl der Stomata und die Ausdehnung der Nervatur ganz beträchtlich vergrößert werden.

## D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Es erübrigt sich noch, einen näheren Vergleich zwischen dem Primärblatt des Sonnensämlings und dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes anzustellen. Zu diesem Zweck sind die betreffenden Zahlen in der Tabelle 4 nochmals angegeben (die Zahlen für das Sonnenblatt des erwachsenen Baumes sind vergleichshalber beigefügt).

Das Blatt A(e) ist um 10 μ dicker als das Blatt O(1, a). Da nun die Dicke der beiden Epidermisschichten und des Palisadenparenchyms für beide Blätter die gleiche ist, so kommen diese 10 μ allein auf das Schwammparenchym des Schattenblattes. Daher wird auch der Mesophyllquotient für das Blatt O(1, a) etwas größer als für A(e); er bleibt aber ebenfalls kleiner als 1. Für die obere Epidermisschicht ist der vorhandene Unterschied gering; die Zellen sind beim Schattenblatt etwas

**Tabelle 4.**

| Blatt | 1 Dicke des ganzen Blattes in μ | 2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ | 3 Dicke des Schwammparenchyms in μ | 4 Mesophyllquotient | 5 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite | 7 Anzahl der Stomata auf 1 qmm | 8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1, a) | 63 | 20 | 25 | 0,80 | 1 188 | 1 875 | 188 | 7,0 |
| A (e) | 73 | 20 | 35 | 0,57 | 938 | 1 125 | 113 | 8,8 |
| O (e) | 160 | 87 | 46 | 1,90 | 1 725 | 3 000 | 416 | 12,2 |

größer. Bei beiden aber sind sie äußerst stark gewellt. Beträchtlicher ist der Unterschied in der Zellanzahl der unteren Epidermis. Er wird verursacht durch die größere Anzahl der Stomata beim Sämling. Diese bedingt eine Vermehrung der den Spaltöffnungen ansitzenden kleineren Epidermiszellen und ruft den obigen Unterschied in der Zellenzahl hervor. Die Nervatur ist beim Sämling etwas geringer ausgebildet als beim Schattenblatt.

Der Vergleich lehrt, daß die Struktur des Blattes O(1, a), abgesehen von einigen geringen Unterschieden, der des Blattes A(e) völlig gleicht. Diese Unterschiede erscheinen besonders klein, wenn damit die Zahlenwerte des erwachsenen Sonnenblattes verglichen werden. Man kann also sagen:

Bei der Rotbuche besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die charakteristischen Merkmale des Schattenblattes erwachsener Bäume.

## 2. Quercus sessiliflora Martyn.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Die morphologischen Unterschiede sind gering. Die Blattgrößen schwanken in weiten Grenzen, doch scheinen die Schattenblätter durchschnittlich etwas größer zu sein.

Die anatomischen Unterschiede erstrecken sich vorwiegend auf die Struktur des Mesophylls, die Anzahl der Spaltöffnungen und die Ausdehnung der Nervatur. Dagegen sind sie bei den Epidermen nicht so beträchtlich wie bei Fagus silvatica.

Tabelle 5 gibt die Resultate der Untersuchung für Licht- und Schattenblatt.

**Tabelle 5.**

| Blatt | 1 Dicke des ganzen Blattes | 2 Dicke des Palisaden-parenchyms | 3 Dicke des Schwamm-parenchyms | 4 Mesophyll-quotient | 5 Anzahl der Epi-dermiszellen auf der Blatt-oberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7 Anzahl der Stomata | 8 Länge der Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Lichtblatt | 231 | 148 | 37 | 4,00 | 1 577 | 2 900 | 810 | 14,3 |
| Schattenblatt | 122 | 44 | 50 | 0,89 | 1 364 | 2 560 | 468 | 9,9 |

Das Sonnenblatt der erwachsenen Pflanze hat eine Dicke von 231 μ, wovon auf das Palisadenparenchym 148 und auf das Schwammparenchym 37 μ entfallen; der Mesophyllquotient ist gleich 4,00. Das Palisadenparenchym (Fig. 29) ist demnach überaus mächtig entwickelt; es ist meist vierschichtig, doch werden die Zellen der unteren Schichten immer kürzer und dicker und bilden einen Übergang zum Schwammparenchym. Dieses besitzt keine typischen Sternzellen, sondern besteht aus einer oberen Zellschicht annähernd isodiametrischer Zellen, während die andere, der unteren Epidermis anliegende aus palisadenähnlichen Zellen zusammengesetzt ist, die durch bauchige Erweiterungen kommunizieren.

Die Epidermisschichten beider Blattseiten haben fast völlig ebenwandige Zellen; die Anzahl derselben ist auf der Blattunterseite bedeutend größer als auf der Oberseite (2900 zu 1777 auf 1 qmm). Die Außenwandungen der Epidermen sind, besonders auf der Oberseite, stark verdickt (Fig. 42). Die Anzahl der Spaltöffnungen ist sehr groß, = 810. Auch die Nervatur ist stark entwickelt; ihre Ausdehnung beträgt 14,3 mm auf 1 qmm.

Das Schattenblatt des erwachsenen Baumes ist nur 122 μ dick. Bei einer Dicke von 44 μ für das Palisaden- und von 50 μ für das Schwammparenchym ergibt sich der Mesophyllquotient zu 0,89, d. h. er ist für das Schattenblatt wieder kleiner als 1. Das Palisadenparenchym (Fig. 30) ist einschichtig. Über die Zellformen desselben ist Bemerkenswertes kaum zu sagen; es werden nicht, wie bei der Buche, trichterförmige Zellen ausgebildet, sondern die Zellen sind nur kürzer und weitlumiger als beim Sonnenblatt. Im Schwammparenchym dominieren die flachen Formen der Sternzellen; die Struktur ist lakunöser als beim Sonnenblatt.

So groß nun der Unterschied in der Struktur des Mesophylls für Licht- und Schattenblatt ist, so gering ist er für die Epidermen. Auch

beim Schattenblatt sind auf der Oberseite die Zellen nahezu völlig ebenwandig und auf der Unterseite nur leicht gewellt; die Außenwände sind stark verdickt. Nur die Zellanzahl ist etwas kleiner, 1364 auf der Oberseite und 2560 auf der Unterseite; die Zellen sind also etwas größer als beim Sonnenblatt. Die Dicke der beiden Epidermisschichten ist allerdings für letzteres bedeutend größer. Beträchtlicher ist auch der Unterschied in der Anzahl der Stomata. Sie bleibt beim Schattenblatt fast um die Hälfte hinter dem Sonnenblatt zurück. Die Länge der Nervatur ist 9,9 mm auf 1 qmm, d. h. um 4,4 mm geringer.

## B. Primärblätter der Sämlinge.

Die Primärblätter der Sämlinge sind bedeutend kleiner als die Blätter der erwachsenen Bäume. Unterschiede in der Blattgröße zwischen Sonnen- und Schattensämling ließen sich nicht konstatieren.

**Tabelle 6.**

| | 1 Dicke des ganzen Blattes | 2 Dicke des Palisaden-parenchyms | 3 Dicke des Schwamm-parenchyms | 4 Mesophyll-quotient | 5 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7 Anzahl der Stomata | 8 Länge der Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Blatt O (1,a) | 93 | 32 | 39 | 0,82 | 1 321 | 2 570 | 469 | 11,7 |
| Blatt A (1) | 96 | 33 | 43 | 0,77 | 1 023 | 1 025 | 256 | 9,6 |

Tabelle 6 enthält die für die Primärblätter gefundenen Zahlen.

Beim Sonnensämling erreicht das Primärblatt eine Dicke von 93 μ; hiervon entfallen 32 μ auf das Palisaden- und 39 μ auf das Schwammparenchym. Der Mesophyllquotient bleibt somit kleiner als 1, = 0,82. Diese Zahlen sind sämtlich kleiner als die entsprechenden des Schattenblatts. Die Zellen des einschichtigen Palisadenparenchyms (Fig. 31) sind verhältnismäßig weitlumig und mitunter an der Epidermis breiter als an dem an das Schwammparenchym grenzenden Ende, d. h. „trichterförmig". Das Schwammparenchym ist von dem des Schattenblattes kaum verschieden.

Die Epidermis der Blattoberseite besitzt eine schwächere Verdickung der Außenwandung und ist dünner als bei den Blättern O (e) und A (e), dagegen ist die Zellform die gleiche; auf 1 qmm kommen 1321 Zellen. Die Zellen der Unterseite sind leicht gewellt, wie beim Schattenblatt,

ihre Anzahl ist 2570. Sonst gilt für die untere Epidermis dasselbe wie für die obere. Über die Verteilung der Stomata und die Länge der Nervatur ist nichts besonderes zu bemerken, auf 1 qmm kommen 469 Stomata und 11,7 mm Nervatur.

Für das Primärblatt des Schattensämlings ergab sich die Dicke des gesamten Blattes zu 96 μ, die des einschichtigenPalisadenparenchyms zu 33 μ und die des Schwammparenchyms zu 43 μ; der Mesophyllquotient ist folglich 0,77. Die Struktur des Mesophylls (Fig. 32) unterscheidet sich kaum von der der Blätter A(e) und O(1, a).

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten größer und stärker gewellt als bei den anderen Blättern. Es fanden sich für die Oberseite 1023, für die Unterseite 1025 Zellen auf 1 qmm. Die Anzahl der Stomata ist gering, = 256, die Länge der Nervatur beträgt 9,6 mm auf 1 qmm.

Die Untersuchung zeigt, daß das Primärblatt des Sonnen- und das des Schattensämlings auf einer ungefähr gleichen Entwicklungshöhe stehen. Blattdicke und Struktur des Mesophylls stimmen fast genau überein. Das Blatt A(1) zeigt sich ganz wenig günstiger entwickelt, dagegen ist der Mesophyllquotient für das Blatt O(1, a) etwas größer (0,82 zu 0,77). Ebenso übertrifft das Blatt O(1, a) das Blatt A(1) in der Ausbildung der Stomata und der Nervatur. Das Verhältnis ist hier annähernd dasselbe wie bei Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Baumes. Dasselbe gilt für die Blattepidermen.

### C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blattgröße hat zugenommen; sie beträgt jetzt $^1/_3$—$^1/_2$ des normalen Sonnenblattes. Die Blattdicke ergab sich zu 148 μ. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig geworden (Fig. 33). Die Zellen der zweiten Schicht sind zwar noch kurz und dick, doch haben sie ihre größte Ausdehnung senkrecht zur Blattoberfläche und lassen unzweifelhaft ihren Übergang zum Palisadenparenchym erkennen. Hierdurch wächst die Dicke dieses Gewebes auf 74 μ, gegen 32 μ beim Blatt O(1, a). Indem so eine Mesophyllschicht zu Palisadengewebe wird, wird das Schwammparenchym um eine Schicht ärmer und erhält die für das Sonnenblatt typische Gestalt. Seine Dicke beträgt 41 μ, so daß sich der Mesophyllquotient von 0,82 auf 1,80 vergrößert; er wird größer als 1.

Auch Spaltöffnungen und Nervatur zeigen Weiterentwicklung. Es kommen auf 1 qmm 510 Stomata und 13,1 mm Nervatur. Geringer bemerkbar macht sich die Änderung in den Epidermiszellen. Die Anzahl derselben wächst für die Oberseite auf 1400, für die Unterseite auf 2600

Zellen. Bedeutender ist die Dickenzunahme der beiderseitigen Epidermen und der Verdickungsschicht ihrer Außenwandungen (Fig. 33).

Die Entwicklung vom Primärblatt des Sonnensämlings zum normalen Lichtblatt setzt beim Folgeblatt des Sämlings sehr kräftig ein. Das Schwammparenchym erhält bereits die normale Gestalt; im Palisadenparenchym wird eine zweite Zellschicht angelegt, auch Stomata und Nervatur werden weitergebildet. Immerhin unterscheidet es sich sehr wesentlich von dem fertigen Sonnenblatt durch seine vier Mesophyllschichten, während diesem meist sechs zukommen. Vergleicht man die Größe der Fortentwicklung mit der gleichen bei der Buche, so müßte die Entwicklung zum Sonnenblatt bei der Eiche bis spätestens zum 7. Lebensjahre vollendet sein. Wahrscheinlich dürfte sie jedoch schon eher ihren Abschluß gefunden haben.

## D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

In Tabelle 7 sind die betreffenden Zahlen zusammengestellt, die für das Sonnenblatt O(e) des Vergleichs wegen ebenfalls angeführt.

**Tabelle 7.**

| | 1<br>Dicke des ganzen Blattes | 2<br>Dicke des Palisaden-parenchyms | 3<br>Dicke des Schwamm-parenchyms | 4<br>Mesophyll-quotient | 5<br>Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattoberseite | 6<br>Anzahl der Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7<br>Anzahl der Stomata | 8<br>Länge der Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Blatt O (1,a) | 93 | 32 | 39 | 0,82 | 1 321 | 2 570 | 469 | 11,7 |
| Blatt A (e) | 122 | 44 | 50 | 0,89 | 1 364 | 2 560 | 468 | 9,9 |
| Blatt O (e) | 231 | 148 | 37 | 4,00 | 1 577 | 2 900 | 810 | 14,3 |

Das Blatt A(e) ist um 29 μ dicker als das Blatt O(1, a). Diese stärkere Dicke verteilt sich ziemlich gleichmäßig auf die Epidermen, das Palisaden- und das Schwammparenchym. Auch der Mesophyllquotient ist größer als beim Blatt O(1, a), 0,89 zu 0,82. Die Struktur des Mesophylls ist kaum verschieden; die Palisadenzellen des Blattes O (1, a) sind etwas kürzer und dicker. Die Epidermiszellen sind in Gestalt und Größe durchaus gleich, auch die Anzahl der Stomata ist übereinstimmend. Ein größerer Unterschied zeigt sich nur in der Ausdehnung der Nervatur; diese ist für das Blatt O(1, a) größer, so daß es ungefähr in der Mitte zwischen den Blättern A(e) und O(e) steht.

Die vorhandenen Unterschiede zwischen Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes sind, besonders im Hinblick auf die soviel größeren Zahlen des Sonnenblattes, äußerst gering und unbedeutend; es läßt sich, ebenso wie bei der Buche, das Resultat aussprechen:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Quercus sessiliflora besitzt die charakteristischen Merkmale des Schattenblattes des erwachsenen Baumes.

## II. Ulmaceen [1]).

### 3. Ulmus campestris L.

Für die Ulme beschränkt sich die Untersuchung auf die Blätter des erwachsenen Baumes und die des Sonnensämlings.

In Tabelle 8 sind die sämtlichen für die Ulme gefundenen Zahlen vorweg angegeben. Zur kürzeren Darstellung sollen sie im Text, ebenso wie auch bei den folgenden Pflanzen, nicht wiederholt werden. Ferner werden im Folgenden die einzelnen Bezeichnungen der Tabellenspalten gekürzt angegeben.

**Tabelle 8.**

| | 1 Blattdicke | 2 Palisadenparenchym | 3 Schwammparenchym | 4 Mesophyllquotient | 5 Epidermiszellen der Oberseite | 6 Epidermiszellen der Unterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Blatt O (1,a) | 97 | 32 | 30 | 1,07 | 802 | 1 650 | 168 | 8,7 |
| Blatt O (1,b) | 103 | 38 | 32 | 1,19 | 1 024 | 2 471 | 315 | 10,1 |
| Blatt O (e) | 194 | 113 | 43 | 2,63 | 1 567 | 4 125 | 800 | 17,2 |
| Blatt A (e) | 176 | 73 | 67 | 1,09 | 1 034 | 3 300 | 450 | 10,5 |

#### A. Licht- und Schattenblatt.

Die Blattgröße ist ziemlich konstant und in der Regel für das Schattenblatt etwas größer. Auffallender ist der Unterschied in der Asymmetrie der Blätter. Während beim Lichtblatt nach den Unter-

1) Über die Blattanatomie derselben s. a.:
C. de Candolle, l. c. pag. 443 ff.
Solereder, l. c. pag. 861 ff.
F. Priemer, Die anatomischen Verhältnisse der Laubblätter der Ulmaceen usw. Engl. bot Jahrb. 1893, Bd. XVII, pag. 420 ff.

suchungen Nordhausen's[1]) die Schiefblättrigkeit in hervorragendem Maße ausgebildet ist, ist sie beim Schattenblatt von einer viel geringeren Größenordnung.

Für das Lichtblatt (Fig. 34) erwies sich das Palisadenparenchym meist als zweischichtig, doch sind die langen, englumigen Zellen der äußeren Schicht oft quergeteilt, so daß sich dann drei Zellagen finden. Das Schwammparenchym besitzt keine bemerkenswerten besonderen Zellformen; die regellose Anordnung und Gestalt derselben machen es sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist ganz bedeutend größer als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten nahezu vollständig ebenwandig. Ihre große Zahl auf der Unterseite ist durch das reichliche Auftreten der Stomata zu erklären. Eine sehr starke Ausbildung zeigt auch die Nervatur.

Das Schattenblatt (Fig. 35) ist dünner als das Sonnenblatt. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig, doch sind die Zellen kürzer und weitlumiger. Das Schwammparenchym ist auf Kosten des Palisadenparenchyms stärker ausgebildet. Die Zellformen sind unregelmäßig, so daß sich weite Interzellularräume vorfinden. Der Mesophyllquotient ist bei der Ulme auch für das Schattenblatt, wenn auch nur um ein geringes, größer als 1.

Die Epidermiszellen sind etwas größer als beim Sonnenblatt; in den Zellformen sind aber kaum Unterschiede vorhanden. Dagegen ist die Anzahl der Spaltöffnungen nur 450 und die Länge der Nervatur 10,5 mm auf 1 qmm, so daß sich hier eine sehr große Differenz zeigt.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blätter des Sämlings sind sehr klein. Die Blattlänge des Primärblattes beträgt ungefähr $^1/_{10}$ von der eines Lichtblattes, die des fünften Folgeblattes des Sämlings ungefähr $^1/_4$. Schiefblättrigkeit ließ sich nicht konstatieren.

Die Dicke des Primärblattes ist sehr gering. Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 36); die einzelnen Zellen besitzen Trichterform, so daß sich geräumige Interzellularen vorfinden. Auch das Schwammparenchym ist sehr lakunös; die Zellformen sind unregelmäßig. Der Mesophyllquotient ist etwas kleiner als beim Schattenblatt (1,07 zu 1,09).

---

1) Nordhausen, Unters. über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen usw. Jahrb. f. wiss. Botanik 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

Die Epidermiszellen sind auf der Blattoberseite leicht, auf der Unterseite stärker gewellt; sie sind verhältnismäßig groß. Die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur sind relativ sehr klein.

Das Folgeblatt zeigt in der Blattdicke und in der Struktur des Mesophylls (Fig. 37) eine nur geringe Weiterentwicklung. Das Palisadenparenchym hat sich stärker entwickelt als das Schwammparenchym, so daß der Mesophyllquotient auf 1,19 gestiegen ist.

Größer ist die Änderung in den andern Blatteilen. Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist zwar noch vorhanden, doch ist die Zellgröße herabgesetzt, d. h. die Zellanzahl gesteigert. Auch die Anzahl der Stomata ist erheblich gewachsen (von 168 auf 315), weniger dagegen die Länge der Nervatur (von 8,7 auf 10,1 mm).

Die Entwicklung setzt beim Folgeblatt nicht gleichmäßig ein. Während das Mesophyll nur geringfügige Modifikationen erleidet, erfahren die übrigen Blatteile eine stärkere Änderung. Aus diesen Gründen läßt sich über die Dauer der Entwicklung bis zum wohlausgebildeten Lichtblatt nichts Bestimmtes sagen. Jedenfalls erstreckt sie sich auch über eine ganze Reihe von Vegetationsperioden.

Es möge hier noch auf die merkwürdigen Größenunterschiede der Stomata bei den untersuchten vier Blattsorten hingewiesen werden. Zwar fand Weiß[1]) „an ein- und derselben Pflanze die Größe der Spaltöffnungen stets, oft sogar ganz außerordentlich verschieden.“ Selbst die Stomata desselben Blattes variierten ihre Größe oft in sehr bedeutender Weise. Für die Ulme fand ich nun einen Flächeninhalt von durchschnittlich 0,00038 qmm für die einzelne Spaltöffnung des Lichtblatts, 0,00057 für das Schattenblatt, 0,00060 für das Folgeblatt und 0,00067 für das Primärblatt. Die Stomata desselben Blattes waren annähernd gleich groß. Die von den Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter bedeckte Blattfläche betrug für das Lichtblatt 0,30, das Schattenblatt 0,26, das Folgeblatt 0,19 und das Primärblatt 0,11 qmm. Diese Abstufung würde mit den übrigen Resultaten in Übereinstimmung stehen.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Der Vergleich zwischen dem Primärblatt des Sonnensämlings und dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes läßt zunächst wenig Übereinstimmendes finden. Das letztere besitzt eine bedeutend größere

---

1) A. Weiß, Unters. üb. d. Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1865/66, Bd. IV, pag. 179.

Blattdicke, mithin auch stärker ausgebildetes Mesophyll, ferner erheblich mehr Stomata und demnach auch eine größere Anzahl Epidermiszellen auf der Blattunterseite. Die Unterschiede in der oberen Epidermis und der Länge der Nervatur sind geringer. Besonders wichtig aber ist die annähernde Gleichheit der beiderseitigen Mesophyllquotienten. In beiden Blättern ist also das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym gleich stark ausgebildet. Sieht man von dieser Übereinstimmung der Mesophyllquotienten ab, so wäre die Stellung des Primärblattes zum Schattenblatt ungefähr die eines Schattenblattes zum Lichtblatt. Da man nun die Schattenblattmerkmale in geringerer Blattdicke, schwächerer Ausbildung des Mesophylls, kleinerer Anzahl der Stomata und Länge der Nervatur und schließlich in der größeren Wellung der Epidermiszellwandungen sehen kann, so ergibt sich als Resultat:

Bei Ulmus campestris besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings in verstärktem Maße die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

## III. Betulaceen [1]).

### 4. Alnus glutinosa Gaertn.

Nach Solereder[2]) und Boubier[3]) besitzen die Blätter der Schwarzerle auf der Blattoberseite ein Hypoderm, während ihnen nach Walliczek[4]) eine einschichtige Epidermis zukommen soll, deren Zellen zum Teil verschleimt sind. Ich fand nun, daß die Sonnenblätter an allen Stellen der Blattoberseite ein Hypoderm entwickeln. Dagegen besitzen die Schattenblätter keine ununterbrochene Schicht hypodermatischer Zellen; diese treten nur stellenweise auf und werden, wo sie fehlen, von Palisadenzellen abgelöst. An den Übergangsstellen (Fig. 38) führen die sonst chlorophyllosen, wasserhellen Hypodermzellen vereinzelte Chlorophyllkörner und gehen dann in zunächst niedrige Palisadenzellen über. Das Auftreten der hypodermatischen Schichten war anscheinend regellos. Stahl[5]) fand ähnliches bei den Blättern von Ficus elastica und Ilex aquifolium, doch konnte er für Ilex das Vorkommen des Hypoderms bei den Schatten-

1) Über die Blattanatomie s. a. C. de Candolle, l. c. pag. 443 ff.

2) Solereder, l. c. pag. 890.

3) Boubier, Recherches sur l'Anat. syst. etc., Malpighia, Vol. X, pag. 369. Genova 1896.

4) Walliczek, Membranschleime. Pringsh. Jahrb. 1893, Bd. XXV, pag. 236.

5) Sep.-Abdr., pag. 15.

blättern genauer lokalisieren: es erfolgte in der Nähe der stärkeren Rippen und des Blattrandes.

Bei den Blättern der Sämlinge fehlte ein Hypoderm vollständig. Dafür erreicht die Epidermis eine verhältnismäßig große Mächtigkeit, während sie bei den Blättern mit Hypoderm sehr dünn ist. Da das Auftreten des Hypoderms somit wahrscheinlich an ein bestimmtes Alter der Erle gebunden ist, wäre es möglich, daß Walliczek Blätter zu junger Pflanzen oder auch Schattenblätter an hypodermlosen Stellen untersucht hätte, wodurch das abweichende Resultat zu erklären wäre. Solereder verneint auch das Vorkommen verschleimter Epidermiszellen. Ich fand jedoch bei Schattenblättern, besonders an den Übergangsstellen vom Hypoderm zum Palisadengewebe, häufig verschleimte Zellen. Dagegen scheinen sie bei Sonnenblättern vollständig zu fehlen.

Tabelle 8a enthält die bei der anatomischen Untersuchung gefundenen Zahlen.

**Tabelle 8a.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisadenparenchym | 3 Schwammparenchym | 4 Mesophyllquotient | 5 Epidermiszellen der Oberseite | 6 Epidermiszellen der Unterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 139 | 52 | 52 | 1,00 | 1 944 | 2 551 | 364 | 4,9 |
| O (1,b) | 144 | 61 | 50 | 1,22 | 2 020 | 2 651 | 396 | 5,9 |
| O (e) | 177 | 83 | 45 | 1,84 | 3 038 | 4 738 | 608 | 8,1 |
| A (1) | 69 | 18 | 27 | 0,67 | 1 336 | 1 580 | 243 | 2,5 |
| A (e) | 146 | 56 | 58 | 0,96 | 2 795 | 3 888 | 425 | 3,6 |

## A. Licht- und Schattenblatt.

Die Blattgröße ist ziemlich variabel; bemerkenswerte Unterschiede zwischen Licht- und Schattenblatt ließen sich nicht konstatieren.

Das Sonnenblatt besitzt ein dreischichtiges Palisadenparenchym (Fig. 39); die innerste, dritte Schicht ist lakunöser als die beiden andern, ihre Zellen funktionieren hauptsächlich als Sammelzellen. Das Schwammparenchym besitzt annähernd isodiametrische Zellen, die der Epidermis anliegenden sind oft palisadenähnlich. Es ist erheblich dünner als das Palisadengewebe, so daß der Mesophyllquotient beträchtlich größer als 1 wird. Der oberen nicht verschleimten Epidermis liegt auf dem ganzen Blatte ein Hypoderm an.

Die Epidermis der Oberseite ist dünner als die der Unterseite. Die Zellen sind fast ebenwandig. Es fanden sich 1337 Hypodermzellen auf 1 qmm.

Das Schattenblatt besitzt, wie oben hervorgehoben, nur teilweise ein Hypoderm. Das Palisadenparenchym ist zweischichtig (Fig. 40), doch liegen in der inneren Schicht die Zellen nicht so eng wie in der äußeren, so daß sich sehr weite Interzellularen finden. Diese innere Schicht besteht aus trichterförmigen Sammelzellen. Im Schwammparenchym finden sich teilweise Sternzellen, aber auch solche, die senkrecht zur Blattspreite ihre größte Ausdehnung haben. Der Mesophyllquotient ist wieder etwas kleiner als 1.

Die Epidermisschichten gleichen denen des Sonnenblattes; die Zellen sind nur etwas größer. Dasselbe gilt von den Hypodermzellen, von denen nur 1215 auf 1 qmm kommen. Die Anzahl der Stomata ist etwas, die Länge der Nervatur aber ist ganz beträchtlich geringer als beim Sonnenblatt.

## B. Primärblätter der Sämlinge.

Die Blätter der Sämlinge sind etwas kleiner als die des erwachsenen Baumes. Die Gestalt der Blattspreite ist, von geringen Unterschieden abgesehen, dieselbe.

Das Primärblatt des Sonnensämlings hat, ebenso wie das Schattenblatt, ein zweischichtiges Palisadenparenchym (Fig. 41); die Zellen der zweiten Lage sind aber palisadenähnlicher. Die Zellen der oberen Lage sind sehr weitlumig. Das Schwammparenchym besitzt unregelmäßige Zellformen und ist sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist gleich 1. Ein Hypoderm fehlt vollständig; dafür ist die Epidermis der Blattoberseite dicker als bei den Blättern der erwachsenen Bäume.

Die Wandungen der Epidermiszellen sind schwach gewellt. Die Zellen sind größer als beim Schattenblatt.

Das Primärblatt des Schattensämlings zeigte sich sehr wenig entwickelt. Ein Hypoderm fehlt ebenfalls völlig. Die Blattdicke ist sehr gering. Das einschichtige Palisadenparenchym (Fig. 42) besteht aus sehr weiten Trichterzellen, deren Länge ihre Breite nur wenig übertrifft. Das Schwammparenchym ist sehr lakunös und besitzt unregelmäßige Zellformen. Der Mesophyllquotient ist erheblich kleiner als 1. Die Ausdehnung der Interzellularen im Mesophyll ist verhältnismäßig sehr groß.

Die Epidermiszellen sind recht groß und etwas stärker gewelltwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind gering.

Die Primärblätter des Licht- und Schattensämlings der Schwarzerle verhalten sich in allen Blatteilen zu einander so wie Licht- und Schattenblatt einer erwachsenen Pflanze; doch ist nicht zu vergessen, daß der Abstand zwischen Lichtblatt des erwachsenen Baumes und Primärblatt des Sonnensämlings ein gleicher ist.

### C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigt die einsetzende Entwicklung zum Lichtblatt. Die eingetretenen Modifikationen erstrecken sich auf alle Blatteile, sind aber nicht allzu erheblich. Von der Anlage einer dritten Palisadenschicht läßt sich noch nichts konstatieren (Fig. 43). Stärkere Zunahme zeigt nur der Mesophyllquotient. Das Hypoderm fehlt noch immer vollständig. Die Wellung der Epidermiszellwandungen geht etwas zurück.

Die abweichende Form der Primärblätter macht auch bei Alnus glutinosa eine Entwicklung notwendig, die sich voraussichtlich über mehrere Jahre erstrecken muß, wie die nur geringe Weiterentwicklung eines Folgeblattes des Sonnensämlings vermuten läßt.

### D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Die Übereinstimmung beider Blattsorten in bezug auf das Mesophyll ist eine weitgehende. Die Blattdicke ist nur um 7 $\mu$ verschieden, die sich nicht ganz gleichmäßig auf die beiden Mesophyllschichten verteilen, so daß der Mesophyllquotient des Schattenblattes um 0,04 kleiner als der des Primärblattes ist. In der Ausbildung der Epidermisschichten steht das Schattenblatt dem Sonnenblatt näher als das Primärblatt. Dagegen ist das Verhältnis für die Nervatur umgekehrt, der vorhandene Unterschied jedoch gering. Die Verwandtschaft in den beiden Blattsorten zeigt sich ferner in dem teilweisen Fehlen des Hypoderms beim Schattenblatt. Als Ergebnis des Vergleichs findet sich demnach folgendes:

Bei Alnus glutinosa besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

## 5. Carpinus betulus L.

Es gelangte auch hier das Primärblatt des Schattensämlings zur Untersuchung.

Die Größenunterschiede bei den Blättern erwachsener Bäume sind gering. Die Sämlingsblätter sind bedeutend kleiner.

**Tabelle 9.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermis der Blattoberseite | 6 Epidermis der Blattunterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 129 | 45 | 48 | 0,94 | 425 | 1 093 | 146 | 5,3 |
| O (1,b) | 133 | 54 | 52 | 1,04 | 510 | 1 130 | 155 | 6,2 |
| O (e) | 183 | 97 | 41 | 2,37 | 1 336 | 2 430 | 365 | 9,8 |
| A (1) | 81 | 26 | 28 | 0,93 | 365 | 729 | 122 | 4,7 |
| A (e) | 93 | 26 | 38 | 0,69 | 456 | 1 580 | 170 | 6,9 |

Tabelle 9 enthält die sämtlichen für Carpinus betulus gefundenen Zahlen.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt ist nahezu doppelt so dick als das Schattenblatt. Sein Palisadenparenchym ist zweischichtig (Fig. 44). Die äußere Schicht hat lange, englumige Zellen, die dicht aneinander liegen, die innere dagegen kürzere, weitlumige, die geringe Interzellularen einschließen. Das Schwammparenchym ist ebenfalls meist zweischichtig, die der Epidermis angrenzenden Zellen sind oft palisadenähnlich (s. auch Fig. 49). Der Mesophyllquotient ist ganz erheblich größer als 1.

Die Epidermiszellen auf der Blattoberseite sind glattrandig und verhältnismäßig groß; auf der Unterseite sind sie leicht gewellt und kleiner.

Das Schattenblatt hat nur ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 45), dessen Zellen trichterförmig sind und größere Interzellularen einschließen. In dem meist dreischichtigen Schwammparenchym überwiegen die flachen Sternzellen (Fig. 50). Der Mesophyllquotient ist kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stärker gewellt und größer als beim Sonnenblatt. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur bleiben hinter denen des Sonnenblattes zurück.

### B. Primärblätter der Sämlinge.

Das Primärblatt des Sonnensämlings besitzt ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 46); die Zellen desselben ähneln in der Gestalt denen des Schattenblattes wenig; sie sind größer. Das Schwamm-

parenchym besitzt unregelmäßige Zellformen (Fig. 52), deren größte Ausdehnung in der Regel parallel der Blattoberfläche ist; es ist meist dreischichtig. Die an das Palisadengewebe stoßenden Zellen nähern sich einer isodiametrischen Form. Der Mesophyllquotient ist nur wenig kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Die Stomata sind wenig zahlreich, die Nervatur ist gering entwickelt.

Das Primärblatt des Schattensämlings zeichnet sich durch sein sehr wenig entwickeltes Mesophyll aus (Fig. 47). Das einschichtige Palisadenparenchym besteht aus weitlumigen Trichterzellen, das zweischichtige Schwammparenchym aus flachen Sternzellen (Fig. 51). Der Mesophyllquotient ist relativ groß.

Die Epidermiszellen sind von einer außerordentlichen Größe und sehr stark verzahnt. Die Zahlen für die Spaltöffnungen und die Nervatur bleiben noch hinter denen für das Blatt O(1, a) zurück.

Größere Unterschiede zwischen den Primärblättern der beiden Sämlinge finden sich nur in den Dickenverhältnissen der ganzen Blätter und ihrer Mesophyllschichten. Das Blatt O(1, a) zeigt hier stärkere Ausbildung. Die Mesophyllquotienten sind aber fast gleich. Ebenso lassen Form und Größe der Epidermiszellen, Anzahl der Spaltöffnungen und Länge der Nervatur keine allzu erheblichen Verschiedenheiten hervortreten.

### C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt übertrifft an Größe das Primärblatt, bleibt aber hinter der des Sonnenblattes noch beträchtlich zurück.

Die anatomischen Teile des Blattes lassen sämtlich die Entwicklung zum Lichtblatt erkennen. Die Blattdicke ist etwas gewachsen. Die Zellen des Palisadenparenchyms (Fig. 48) sind länger und englumiger, die vorhandenen Interzellularen bedeutend geringer geworden. Am interessantesten ist die Entwicklung der an die Palisadenzellen grenzenden Zellen des Schwammparenchyms. Diese sind zwar auch annähernd isodiametrisch, doch besitzen sie schon oft ihre größere Ausdehnung senkrecht zur Blattspreite, damit andeutend, daß sie später zu Palisadenzellen umgewandelt werden sollen. Carpinus betulus zeigt also ein ähnliches Verhalten wie Fagus silvatica. Auch die andern Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren (Fig. 53). Der Mesophyllquotient ist etwas größer als 1 geworden.

Die Epidermiszellen unterscheiden sich in ihrer Form nicht von denen des Primärblattes, sie sind nur etwas kleiner geworden. Die

Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind vermehrt worden.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigt in allen Teilen eine gleichmäßige Entwicklung zum Lichtblatt des erwachsenen Baumes. Ihre Dauer dürfte eine ähnlich lange Zeit beanspruchen wie bei Fagus silvatica.

### D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Die vorhandenen Unterschiede sind zum Teil beträchtlicher, zum Teil geringer. Beträchtlicher sind sie für das Mesophyll, insbesondere für die Palisadenzellen, wo das Primärblatt des Sonnensämlings die bessere Entwicklung besitzt, geringer für die übrigen Blatteile, wo das Schattenblatt weiter entwickelt ist. Das beiden Blattsorten gemeinsame Fehlen der dem normalen Sonnenblatt zukommenden zweiten Palisadenschicht ist ein wichtiges Zeichen für ihre Verwandtschaft. Zieht man ferner in Erwägung, daß die für das Lichtblatt des erwachsenen Baumes gefundenen Zahlen so erheblich größer sind als die entsprechenden der Blätter O(1, a) und A(e), so läßt sich als Resultat angeben:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Carpinus betulus besitzt, abgesehen von der besseren Entwicklung des Palisadengewebes und der größeren Dicke des Mesophylls, die charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

## IV. Aceraceen [1]).

### 6. Acer pseudoplatanus L.

Die Blattgröße ist für belichtete und beschattete Blätter annähernd die gleiche. Bei den Sämlingen ist sie bedeutend geringer.

Da die Blätter von Acer pseudoplatanus auf der Unterseite eine papillöse Epidermis besitzen, ist es nicht möglich, die Zellen selbst genau zu zählen oder zu zeichnen, da die darüber liegenden Papillen die Umrisse der Zellwandungen verdecken. In der Tabelle 10 bleibt daher die Spalte 6 leer.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt zeichnet sich durch seine außerordentlich langen, englumigen Palisadenzellen aus, die zuweilen quergeteilt sind (Fig. 54). Die angrenzende Zellage des Schwammparenchyms besteht im allge-

1) Solereder, l. c. pag. 270 u. 271.

**Tabelle 10.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite | 6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7 Spalt-öffnungen | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 164 | 59 | 67 | 0,88 | 788 | | 200 | 4,3 |
| O (1,b) | 172 | 75 | 44 | 1,70 | 1 216 | | 486 | 5,1 |
| O (e) | 178 | 95 | 42 | 2,26 | 1 500 | | 860 | 7,8 |
| A (1) | 101 | 28 | 42 | 0,67 | 750 | | 180 | 3,9 |
| A (e) | 97 | 31 | 35 | 0,89 | 825 | | 215 | 5,6 |

meinen aus Sternzellen; die übrigen Zellen sind ohne charakteristische Gestalt. Das Zellgefüge ist locker. Der Mesophyllquotient ist erheblich größer als 1.

Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind leicht gewellt.

Das Schattenblatt ist viel dünner als das Lichtblatt und erweist sich in allen Teilen geringer entwickelt. Das Palisadenparenchym zeigt wohlausgebildete Trichterzellen, deren Form das Vorhandensein geräumiger Interzellularen bedingt (Fig. 55). Das Schwammparenchym besitzt sehr ausgedehnte Sternzellen, die in drei Schichten übereinander liegen. Der Mesophyllquotient ist etwas kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind größer als beim Lichtblatt, ihre Wandungen stärker gewellt. Die Anzahl der Stomata beträgt nur $\frac{1}{4}$ von der des Sonnenblattes; ebenso ist die Länge der Nervatur geringer.

## B. Primärblätter der Sämlinge.

Das Primärblatt des Sonnensämlings erreicht eine Dicke von 164 $\mu$, die also der des erwachsenen Lichtblattes wenig nachsteht. Dagegen ist das Verhältnis von Palisaden- zu Schwammparenchym ein ganz anderes, so daß sich das Blatt O(1, a) vom Blatte O(e) durch seinen kleinen Mesophyllquotienten ganz wesentlich unterscheidet. Die Palisadenzellen (Fig. 57) sind kurz und relativ weitlumig. Die Sternzellen des mit reichlichen Interzellularen versehenen Schwammparenchyms sind sogar voluminöser als beim Schattenblatt. Besonders bemerkenswert ist die außerordentliche Dicke der oberseitigen Blattepidermis, die die des Sonnenblattes des erwachsenen Baumes um ein mehrfaches übertrifft.

Die Epidermiszellen sind ungefähr so groß wie beim Schattenblatt, die Seitenwandungen aber etwas weniger gewellt. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur sind geringer.

Das Primärblatt des Schattensämlings besitzt ein sehr wenig entwickeltes Palisadenparenchym (Fig. 56); die Zellen desselben sind schwach trichterförmig und sehr dick. Dagegen ist das Schwammparenchym sehr stark ausgebildet und übertrifft an Dicke die gleiche des Schattenblattes. Es besteht aus einer dreifachen Lage von Sternzellen. Die geringe Dicke desPalisadenparenchyms läßt Blattdicke und Mesophyllquotienten kleiner werden.

Die Seitenwandungen der Epidermiszellen sind wieder stärker gewellt.

Die Unterschiede in den Primärblättern der Sämlinge sind also hinsichtlich der Gestalt und Anzahl der Epidermiszellen, der Anzahl der Stomata und der Länge der Nervatur geringer, beträchtlicher aber für die Blattdicken und die Struktur des Mesophylls. Hier zeigte sich das Blatt O(1, a) bedeutend besser entwickelt. — Doch ist zu beachten, daß bei beiden Blättern die Mesophyllquotienten kleiner als 1 sind, d. h. das Schwammparenchym dicker ist als das Palisadenparenchym, während beim ausgebildeten Lichtblatt des erwachsenen Baumes die Dicke des Palisadenparenchyms das Doppelte von der des Schwammparenchyms beträgt.

### C. Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings zeigte sich außerordentlich stark weiter entwickelt. Die Blattdicke steigt von 164 auf 172 μ. Das Palisadengewebe ist sprunghaft gewachsen, während das Schwammparenchym und die Epidermis der Oberseite dünner geworden sind. Die Dicke der letzteren nimmt ungefähr um $^1/_3$ ab. Die Palisadenzellen sind noch nicht so englumig wie beim Sonnenblatt (Fig. 58), die Zellformen des Schwammparenchyms sind fast völlig übereinstimmend. Die beträchtliche Längenzunahme der Palisadenzellen und das gleichzeitige Dünnerwerden des Schwammparenchyms lassen den Mesophyllquotienten auf 1,70 anschwellen.

Ebenso kräftig zeigt sich die Entwicklung in der Anzahl der Epidermiszellen, der Stomata und der Länge der Nervatur. Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist fast völlig verschwunden.

Die beim Folgeblatt des Sonnensämlings einsetzende Entwicklung ist so erheblich, daß sie viel eher abgeschlossen sein dürfte als bei den bisher betrachteten Bäumen.

D. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Der Vergleich der Blätter O(1, a) und A(e) läßt zunächst einen ganz erheblichen Unterschied erkennen: Die Dicke des Blattes O(1, a) übertrifft die des Blattes A(e) um 67 μ; sie bleibt damit nur um 14 μ hinter der des Blattes O(e) zurück. Die größere Blattdicke bedingt naturgemäß auch eine größere Dicke der Mesophyllschichten. Erheblicher ist auch der Unterschied in der Form der Palisadenzellen, die beim Blatt O (1, a) denen das normalen Sonnenblattes recht ähnlich sind. Die Unterschiede in den anderen Blatteilen sind geringfügiger. Das Wichtigste aber ist die Gleichheit der beiderseitigen Mesophyllquotienten, d. h. bei beiden Blättern stehen Palisaden- und Schwammparenchym im gleichen Verhältnis zueinander: das Schwammparenchym ist dicker als das Palisadenparenchym. Hierin zeigt sich, auch abgesehen von der Übereinstimmung in den anderen Blatteilen, deutlich die Verwandtschaft der Blätter O(1, a) und A(e). Der einzig vorhandene wesentliche Unterschied ist der in der Blattdicke und der Gestalt der Palisadenzellen. Demnach läßt sich für Acer pseudoplatanus das für die anderen Bäume gefundene Resultat nur in etwas eingeschränktem Maße aussprechen:

Abgesehen von der größeren Blattdicke und der abweichenden Form der Palisadenzellen besitzt bei Acer pseudoplatanus das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

## V. Oleaceen [1]).

### 7. Fraxinus excelsior L.

Ein Schattensämling gelangte nicht zur Untersuchung. Tabelle 11 enthält die gefundenen Zahlen.

A. Licht- und Schattenblatt.

Da die Esche Fiederblätter besitzt, soll im Folgenden unter dem Ausdruck Blatt immer nur ein Fiederblättchen, und zwar das endständige, verstanden werden. Die Blättchen des Sonnenblattes sind kürzer und breiter als die des Schattenblattes.

Das Palisadenparenchym des Sonnenblattes ist zweischichtig (Fig. 59). Die Zellen des Schwammparenchyms sind meist in der Rich-

1) Solereder, l. c. pag. 589 ff.

Vesque, Caractères des Gamopétales. Ann. d. sc. nat., sér. 7, T. I, pag. 268 ff. Paris 1885.

**Tabelle 11.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite | 6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7 Spalt-öffnungen | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 152 | 46 | 81 | 0,57 | 474 | 909 | 225 | 4,4 |
| O (1,b) | 196 | 67 | 100 | 0,67 | 911 | 1 349 | 328 | 7,3 |
| O (e) | 204 | 97 | 75 | 1,29 | 1 640 | 5 577 | 1 265 | 11,8 |
| A (e) | 176 | 75 | 71 | 1,06 | 1 458 | 1 616 | 478 | 9,3 |

tung der Palisadenzellen gestreckt; sie schließen weite Interzellularräume ein. Der Unterschied zwischen Palisaden- und Schwammparenchymzellen ist nicht allzu bedeutend; während die ersteren meist glattwandig sind, kommunizieren die letzteren durch zahlreiche Ausstülpungen ihrer Wandungen, wodurch sich die hauptsächlichste Abweichung von den Palisadenzellen ergibt.

Die Epidermiszellen der Blattoberseite (Fig. 64) zeigen leicht gewellte Wandungen. Die Anzahl der Stomata ist bei der Esche außerordentlich groß, 1265 auf 1 qmm. Dies ist auch der Grund für die starke Vermehrung der Epidermiszellen auf der Blattunterseite; die Wandungen derselben sind eben (Fig. 67).

Das Schattenblatt hat ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 60). Die Zellen sind ungefähr von doppeltem Dickendurchmesser als beim Lichtblatt. Die Zellen des Schwammparenchyms besitzen ihre größte Ausdehnung meist in der Richtung parallel der Spreite. Doch ist die Zellgestalt im allgemeinen unregelmäßig; ausgesprochene Sternzellen finden sich selten. Die Interzellularen sind groß.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stärker verzahnt (Fig. 66 u. 69) als beim Sonnenblatt; ihre Anzahl ist, insbesondere auf der Unterseite, bedeutend geringer. Dasselbe gilt für die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Die Blätter des Sämlings weichen morphologisch bedeutend von denen des erwachsenen Baumes ab[1]). Das Primärblatt ist noch völlig

1) Genaueres bei C. Schäfer, Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanze zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. aus dem Gebiet d. Naturwiss. des Naturwiss. Vereins zu Hamburg 1895, Bd. XIII, pag. 31.

ungeteilt, also kein Fiederblatt; die Größe der Spreite ist ungefähr $^2/_3$ von der eines besonnten Fiederblättchens des erwachsenen Baumes. Die nächsten Folgeblätter sind dann Fiederblätter; sie sind dreifiedrig, die Größe der Blättchen ist $^1/_3$ der normalen. Die letzten Folgeblätter des Sämlings werden fünffiedrig; die Blattgröße wächst bis auf ½ der normalen. Dem Blatte der erwachsenen Pflanze kommen in der Regel 9—13 Fiederblättchen zu.

Das Primärblatt besitzt ein einschichtiges Palisadenparenchym (Fig. 70). Nach der Figur zwar erscheint es so, als ob noch eine zweite Schicht von Palisadenzellen vorhanden wäre. Da nun aber diese etwas weitlumigeren Zellen durch zahlreiche Ausstülpungen ihrer Zellwandungen kommunizieren, denen an diesen Stellen die Chlorophyllkörner fehlen, so erscheinen sie in gewisser Weise den Schwammparenchymzellen des Lichtblattes ähnlich und dürften daher ihrer Hauptfunktion nach mit Recht zum Zuleitungsgewebe zu rechnen sein. Die übrigen Zellen des Schwammparenchyms sind von regelloser Gestalt.

Die Epidermiszellen (Fig. 65 u. 68) sind auf beiden Blattseiten stark gewelltwandig und außerordentlich groß; die Zellanzahl wird daher sehr klein. Die Stomata sind wenig zahlreich, und auch die Länge der Nervatur ist gering.

Ganz auffallend ist die erhebliche Größe der einzelnen Spaltöffnungen des Primärblattes gegenüber denen der erwachsenen Blätter. Es ergab sich die Größe der Stomata beim Blatt O(e) zu 0,00015 qmm, beim Blatt A(e) zu 0,00028 und beim Blatt O(1, a) zu 0,00075 qmm. Die Spaltöffnung des Primärblattes ist also durchschnittlich fünfmal so groß als die des Lichtblattes; dafür besitzt letzteres ungefähr das 5½fache an Spaltöffnungen, so daß sich auf diese Weise in gewisser Beziehung ein Ausgleich ergibt. Die von den Spaltöffnungen für das Quadratmillimeter bedeckte Blattfläche betrug nämlich beim Lichtblatt 0,19, beim Schattenblatt 0,13 und beim Primärblatt des Sonnensämlings 0,16 qmm.

Das untersuchte Folgeblatt war das Endblättchen des letzten fünffiedrigen Blattes des Sämlings. Das Palisadenparenchym ist einschichtig; die Zellen sind voluminöser als beim Lichtblatt (Fig. 61). Von der angrenzenden Zellage des Schwammparenchyms ist dasselbe zu sagen wie beim Primärblatt, nur sind hier die Verbindungsstellen der Zellen zahlreicher und schärfer ausgeprägt, so daß die Ähnlichkeit mit der zweiten Palisadenzellschicht des Lichtblattes völlig verloren gegangen ist.

Die Epidermiszellen (Fig. 62 u. 63) sind zwar noch gewelltwandig, aber doch erheblich kleiner als beim Primärblatt. Die Anzahl der Spalt-

öffnungen ist verhältnismäßig wenig vermehrt, stärker aber die Länge der Blattaderung.

Die beim Folgeblatt einsetzende Entwicklung ist ziemlich beträchtlich, abgesehen von der zu geringen Vermehrung der Spaltöffnungen; sie dürfte sich aber auch über eine ganze Reihe von Vegetationsperioden erstrecken.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Hinsichtlich der Blattdicke, der Ausbildung der Epidermiszellen, der Anzahl der Stomata und der Länge der Blattnervatur zeigte sich das Primärblatt des Sonnensämlings schlechter entwickelt als das Schattenblatt; es besitzt in allen diesen Blatteilen die Schattenblattmerkmale in verstärktem Maße. Im Mesophyll jedoch läßt das Primärblatt durch die Anlage der palisadenähnlichen Schicht im Schwammparenchym unschwer seine spätere Bestimmung zum Sonnenblatt erkennen. Da nun aber zweifelsohne, wie insbesondere die Untersuchung des Folgeblattes lehrte, die Hauptfunktion dieser Schicht zunächst die Stoffleitung ist und da ferner die übrigen Zellformen des Schwammparenchyms denen des Schattenblattes durchaus ähnlich sind, ist dieser Unterschied nicht als so erheblich anzusehen, um nicht wie für die anderen Pflanzen das Resultat auszusprechen:

Bei Fraxinus excelsior besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes.

## VI. Tiliaceen [1]).

### 8. Tilia platyphyllos Scop.

Die Größe der Blattspreite ist für Licht- und Schattenblatt dieselbe. Das Primärblatt des Sonnensämlings ist ¼, das Folgeblatt ungefähr ½ so groß wie das normale Blatt.

Tabelle 12 enthält die für die Linde gefundenen Zahlen. Ein Schattensämling wurde nicht untersucht.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Mesophyll des Lichtblattes läßt sich nicht in Palisaden- und Schwammparenchym zergliedern (Fig. 72). Vielmehr schließt

1) Solereder, l. c. pag. 177 ff.
A. Dumont, Recherches sur l'Anat. comp. des Malvacées, Bombacées, Tiliacées, Sterculiacées. Ann. d. sc. nat., sér. 7, T. I, pag. 185 u. 186. Paris 1885.

**Tabelle 12.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermiszellen auf der Blattoberseite | 6 Epidermiszellen auf der Blattunterseite | 7 Spalt-öffnungen | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 107 | 43 | 34 | 1,27 | 984 | 1 640 | 265 | 7,2 |
| O (1,b) | 131 | 87 | — | — | 1 458 | 2 924 | 534 | 11,8 |
| O (e) | 141 | 109 | — | — | 2 797 | 3 838 | 759 | 12,1 |
| A (e) | 72 | 26 | 24 | 1,08 | 1 155 | 2 626 | 450 | 8,4 |

sich an eine obere Schicht längerer englumiger Zellen eine meist dreifache Lage kürzerer, etwas weitlumiger Palisadenzellen, so daß alle Zellen des Mesophylls zu Palisadenzellen umgebildet sind. Nur selten stoßen diese Zellen nicht direkt an die untere Epidermis, sondern an eine dazwischen gelagerte Schicht flacher sternförmiger Zellen, die den letzten Rest eines Schwammparenchyms darstellen. Da das gesamte Mesophyll zu Palisadengewebe umgebildet ist, fehlen in der Tabelle 12 die Zahlen der Spalten 3 und 4.

Die Epidermis ist kleinzellig und glattwandig. Die Stomata sind zahlreich, die Nervatur ist stark entwickelt.

Das Mesophyll des Schattenblattes (Fig. 73) läßt sich deutlich in Palisaden- und Schwammparenchym gliedern. Die Zellen des ersteren sind kürzer und weitlumiger als beim Sonnenblatt. Das Schwammparenchym ist zweischichtig; die obere Schicht besteht aus trichterförmig erweiterten Sammelzellen, die untere der Epidermis anliegende aus flachen Sternzellen.

Die Wände der Epidermiszellen sind leicht gewellt, die Zellen größer als beim Lichtblatt. Spaltöffnungen und Nervatur sind ebenfalls geringer entwickelt.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes gliedert sich ebenso wie beim Schattenblatt in die beiden gewöhnlichen Gewebeschichten (Fig. 74). Die Palisadenzellen sind aber etwas länger und weitlumiger. Das Schwammparenchym ist ebenfalls zweischichtig, doch sind die Sammelzellen gedrungener und nicht so breit, ferner haben die Zellen der zweiten Schicht an Flächenausdehnung verloren und nähern sich einer isodiametrischen Zellform. Die Gesamtdicke des Mesophylls ist im Verhältnis zur Blatt-

dicke gering. Dafür ist die Epidermis der Blattoberseite sehr dick; sie übertrifft hierin sogar die des Sonnenblattes und gibt dem Primärblatte des Sonnensämlings einen wirksamen Schutz gegen allzustarke Insolation.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Blattaderung bleibt hinter der des Schattenblattes zurück.

Beim Folgeblatt des Sonnensämlings ist eine Gliederung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym schon nicht mehr möglich (Fig. 75). An eine Lage etwas weitlumiger Palisadenzellen schließt sich eine zweifache Schicht kurzer, voluminöser Zellen, deren Hauptausdehnung aber stets dieselbe ist wie die der Palisadenzellen. Beim Folgeblatt ist also das gesamte Mesophyll wieder zu Palisadenparenchym umgebildet. Die Dicke der oberseitigen Epidermis ist noch die gleiche wie beim Primärblatt.

Die Form der Epidermiszellen unterscheidet sich von der des Sonnenblattes wenig; die Zellen sind noch etwas größer. Auch Stomata und Nervatur sind bedeutend weiter entwickelt.

Das Folgeblatt zeigt im Gegensatz zum Primärblatt des Sonnensämlings im Mesophyll deutlich die Verwandtschaft mit dem Lichtblatt des erwachsenen Baumes. Die Größe der Fortentwicklung des Folgeblattes ist ganz beträchtlich, immerhin wird ihre Vollendung auch mehrere Jahre beanspruchen.

Bei der Linde ist ebenfalls der schon wiederholt erwähnte Größenunterschied der Stomata vorhanden. Die Größe derselben beträgt beim Sämling das zwei- bis dreifache wie beim Sonnenblatt.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Baumes.

Vergleicht man die Blätter $O_{(1,a)}$, $A_{(e)}$ und $O_{(e)}$ nach ihren Blattdicken, so steht das Blatt $O_{(1,a)}$ dem Blatte $O_{(e)}$ näher als dem Blatte $A_{(e)}$; vergleicht man aber die Dicken des Mesophylls, so erweist sich das Blatt $O_{(1,a)}$ bereits dem Blatte $A_{(e)}$ näher verwandt. Jedoch läßt erst die übereinstimmende charakteristische Gliederung des Mesophylls die Verwandtschaft des Primärblattes mit dem Schattenblatte deutlich erkennen. Da überdies die anderen Teile des Blattes $O_{(1,a)}$ sich bedeutend ungünstiger entwickelt zeigen als beim Schattenblatte, so ergibt sich als Resultat:

Bei Tilia platyphyllos besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Baumes;

doch sind beim Primärblatt die Zellformen des Mesophylls schlanker und so palisadenähnlicher.

## VII. Caprifoliaceen [1]).

### 9. Sambucus nigra L.

Die Blätter des erwachsenen Strauches sind unpaarig gefiedert. Sie besitzen fünf bis sieben Blättchen. Das Primärblatt des Sonnensämlings ist dreifiedrig, die Blättchen erreichen $^1/_3$—$^1/_2$ der normalen Größe. Die Sämlinge erreichen im 1. Jahre ungefähr 1 m Höhe. Die zuletzt entstehenden Folgeblätter sind fünffiedrig. Sie beschatten gegen Ende des Sommers die Primärblätter völlig, doch findet deren hauptsächliche Entwicklung im vollen Sonnenlichte statt.

Untersucht wurden die Blättchen an der Spitze. Tabelle 13 enthält die ermittelten Zahlen.

**Tabelle 13.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermiszellen auf der Oberseite | 6 Epidermiszellen auf der Unterseite | 7 Spalt-öffnungen | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 103 | 24 | 50 | 0,48 | 140 | 280 | 77 | 3,7 |
| O (1,b) | 164 | 41 | 73 | 0,56 | 292 | 511 | 138 | 5,8 |
| O (e) | 180 | 50 | 85 | 0,59 | 400 | 662 | 165 | 6,1 |
| A (e) | 123 | 30 | 57 | 0,52 | 200 | 266 | 71 | 3,6 |

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Palisadenparenchym des Lichtblattes ist einschichtig; doch besitzt Sambucus nigra nicht die gewöhnlichen zylindrischen Palisadenzellen, sondern wird charakterisiert durch das Auftreten der Armpalisadenzellen (Fig. 76)[1]). Die Faltungen der Zellhaut reichen tief in das Zellumen hinein. Die Zellen des Schwammparenchyms sind

1) Solereder, l. c. pag. 496.
Vesque, l. c. pag. 185 ff.
O. Loebel, Anatomie der Laubblätter usw. Pringsh. Jahrb. 1889, Bd. XX, pag. 53 ff.

1) G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1883, Bd. XIII, pag. 97 ff.

von unregelmäßiger Gestalt. Neben flachen Sternzellen kommen isodiametrische und auch palisadenförmige gestreckte Zellen vor. Die regellose Anordnung der Zellen bedingt ausgedehnte Interzellularräume. Der Mesophyllquotient wird zum ersten Male auch für das Lichtblatt kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten groß, ihre Wandungen leicht gewellt. Stomata und Nervatur zeigen sich wenig entwickelt.

Das Schattenblatt hat ebenfalls einschichtiges Palisadenparenchym; jedoch besitzt es nicht mehr typische Armpalisadenzellen (Fig. 77). Die Palisadenzellen stellen eine Art von Mittelform zwischen Trichter- und Armpalisadenzellen dar. Sie sind an der Epidermis ungefähr zwei- bis dreimal so weit wie auf dem dem Schwammparenchym zugekehrten Ende. Auf der breiteren Seite bildet die Zellwand eine mehr oder weniger tiefe muldenförmige Einstülpung in das Zellinnere, die scharf hinter der kräftigen starken Faltung der Zellwand bei den normalen Armpalisadenzellen zurücksteht. Das Schwammparenchym ist meist vierschichtig; vorherrschende Zellformen sind die Sternzellen.

Die Ausbildung der übrigen Blatteile zeigt die gewöhnlichen Unterschiede gegen das Sonnenblatt. Die Epidermiszellen sind größer und stärker verzahnt, die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur kleiner.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes (Fig. 71) zeigt weitgehendste Übereinstimmung mit dem des Schattenblattes, sowohl in den Formen der Zellen als auch in deren Anordnung.

Die Epidermiszellen sind sehr groß und besitzen stark gewellte Wandungen. Stomata und Nervatur sind ebenso entwickelt wie beim Schattenblatt.

Hervorzuheben ist wieder der Größenunterschied der Spaltöffnungen, deren Größe in der Reihenfolge Lichtblatt, Schattenblatt, Primärblatt des Sonnensämlings beträchtlich zunimmt.

Beim Folgeblatt des Sonnensämlings lassen die Zellen des Palisadenparenchyms die Umbildung zu normalen Armpalisadenzellen deutlich erkennen (Fig. 78). Doch ist die Einfaltung der Zellwand noch etwas geringer als beim Lichtblatt, wenn auch die äußeren Zellformen sehr ähnlich geworden sind. Im Schwammparenchym sind die flachen Sternzellen seltener geworden, die Zellformen nähern sich denen des Lichtblattes. Das Mesophyll des Folgeblattes läßt in allen Teilen eine sehr starke Entwicklung zum Lichtblatt der erwachsenen Pflanze erkennen.

In ähnlichem Maße sind auch die übrigen Blatteile fortgebildet. Die Epidermiszellen werden kleiner, die Stomata zahlreicher und die Blattaderung ausgedehnter.

Dem schnellen Wachstum des Sonnensämlings entsprechend zeigen die zuletzt gebildeten Blätter in allen Teilen eine sehr bedeutende Entwicklung zum Lichtblatt der erwachsenen Pflanze. Sie wird daher wahrscheinlich in viel kürzerer Zeit beendet sein als bei den bisher betrachteten Pflanzen, eine Erscheinung, die bei dem strauchartigen Charakter des Hollunders erklärlich sein dürfte.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Die Übereinstimmung der Blätter O(1,a) und A(e) ist in allen Blattteilen eine nahezu vollkommene. Das Blatt O(1, a) ist nur um ein geringes dünner und besitzt auf der Blattoberseite eine etwas schlechter entwickelte Epidermis. Als Resultat ergibt sich demnach:

Das Primärblatt des Sonnensämlings von Sambucus nigra zeigt in hervorragendem Maße die Ausbildung der charakteristischen Schattenblattmerkmale des erwachsenen Strauches.

## VIII. Cornaceen [1]).

### 10. Cornus mas L.

Das Sonnenblatt ist etwas kleiner als das Schattenblatt. Das Primärblatt des Sonnensämlings erreicht ungefähr ½, das Folgeblatt $^4/_5$ der Größe eines normalen Sonnenblattes.

**Tabelle 14.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisadenparenchym | 3 Schwammparenchym | 4 Mesophyllquotient | 5 Epidermiszellen auf der Oberseite | 6 Epidermiszellen auf der Unterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 127 | 35 | 47 | 0,75 | 693 | 1 750 | 177 | 7,3 |
| O (1,b) | 190 | 63 | 71 | 0,89 | 730 | 1 884 | 202 | 7,9 |
| O (e) | 246 | 103 | 87 | 1,18 | 1 239 | 2 371 | 364 | 11,4 |
| A (e) | 101 | 24 | 45 | 0,55 | 656 | 1 677 | 162 | 7,9 |

Tabelle 14 enthält die für Cornus mas ermittelten Zahlenwerte.

1) Sertorius, Anatomie der Cornaceen. Bulletin de l'Herbier Boissier, T. I, pag. 469 ff. Genève 1893.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Lichtblatt ist sehr dick. Sein Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 79), die Zellen sind groß und haben an allen Stellen gleichen Durchmesser; sie sind mitunter quergeteilt. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind unregelmäßiger. Die Zellen sind voluminös und haben in der Regel ihre größte Ausdehnung parallel der Blattspreite. Die Interzellularen sind recht groß.

Die Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten nahezu ebenwandig.

Das Schattenblatt zeigt außerordentliche Abweichungen von der anatomischen Struktur des Lichtblattes. Es ist zunächst um mehr als die Hälfte dünner; ferner ist das Verhältnis von Palisaden- zu Schwammparenchym ein ganz anderes. Die merkwürdigste Abweichung aber findet sich in der Gestalt der Palisadenzellen (Fig. 80). Diese besitzen die gleiche Form wie die Palisadenzellen von Sambucus nigra (s. pag. 265), d. h. sind mehr oder weniger trichterförmig und haben eine flache, muldenförmige Vertiefung auf der an die Epidermis stoßenden Seite. Waren bei Sambucus diese Zellen gewissermaßen als Abschwächungen der Armpalisadenzellen des Lichtblattes anzusehen, so ist diese Erklärung bei Cornus mas nicht möglich, da hier das Lichtblatt keine Armpalisadenzellen, sondern ganz gewöhnliche zylindrische Palisadenzellen aufweist.

In den anderen Blatteilen zeigen sich die gewöhnlichen Unterschiede. Die Epidermiszellen sind größer und auch stärker gewellt; Stomata und Nervatur sind geringer entwickelt.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Palisadenparenchym des Primärblattes ist einschichtig (Fig. 81). Die Zellen desselben sind von sehr bemerkenswerter Gestalt: es sind Armpalisadenzellen von ziemlich unregelmäßiger Form. Die Faltung des „Armes“ reicht nur selten bis zur Zellmitte hinab, sondern ist meist flacher. Die unregelmäßigen Zellformen bedingen reichliche Interzellularen; das gleiche gilt für das Schwammparenchym.

Epidermiszellen, Stomata und Nervatur befinden sich auf gleicher Entwicklungsstufe mit dem Schattenblatt.

Die Armpalisadenzellen des Primärblattes sind im Lichtblatt des erwachsenen Strauches zu gewöhnlichen Palisadenzellen umgebildet. Die Palisadenzellen des Folgeblattes werden also eine Zwischenstufe darstellen (Fig. 82). Die Zellen haben sich fast um das Doppelte gestreckt und sind schmäler geworden, besonders im unteren Teile. Die Faltung der Zellwand ist zwar schärfer, aber sie reicht höchstens noch bis $^1/_3$ in das Zellinnere hinein. Die Entwicklung zur normalen

Palisadenzelle ist augenscheinlich. Die Zellen des Schwammparenchyms sind bedeutend größer und denen des Sonnenblattes ähnlicher.

Die Wellung der Epidermiszellwandungen ist geringer geworden; die Anzahl der Spaltöffnungen und die Länge der Nervatur sind vermehrt, das gleiche gilt auch von der Anzahl der Epidermiszellen.

Die beim Folgeblatt des Sonnensämlings einsetzende Entwicklung zum Lichtblatt des erwachsenen Strauches ist recht beträchtlich, so daß sie in ähnlich kurzer Zeit beendet sein dürfte wie bei Sambucus nigra.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Die Übereinstimmung beider Blattsorten hinsichtlich der Epidermiszellen, der Spaltöffnungen und der Blattaderung ist eine völlige. Auch die etwas bessere Entwicklung des Blattes O(1, a) im Mesophyll darf mit Rücksicht auf die viel größeren Zahlen des Sonnenblattes als durchaus geringfügig angesehen werden. Charakteristisch aber für die Verwandtschaft der Blätter O(1, a) und A(e) ist die beiden gemeinsame Form der Palisadenzellen, die von der des Lichtblattes grundverschieden ist, eine Erscheinung, auf die noch zurückzukommen ist. Der Vergleich gibt als Resultat:

Bei Cornus mas besitzt das Primärblatt des Sonnensämlings die Schattenblattmerkmale der erwachsenen Pflanze.

## IX. Berberidaceen [1]).

### 11. Berberis vulgaris L.

Die Sämlingsblätter der Berberitze sind nicht nur der Größe, sondern auch der Form nach von den Blättern der erwachsenen Pflanzen verschieden. Insbesondere sind die Erstlingsblätter viel länger gestielt. Aber auch bei den Blättern der erwachsenen Pflanze ist die Länge der Blattstiele verschieden; der des Schattenblattes ist ungefähr doppelt so lang als der des Lichtblattes. Im Verhältnis zur Blattgröße wäre der Blattstiel des Primärblattes eines Sonnensämlings ungefähr viermal, der des Folgeblattes dreimal so lang als der des Lichtblattes, so daß das Schattenblatt eine Zwischenstufe darstellt und auf diese Weise auch äußerlich seine Verwandtschaft mit dem Primärblatt zum Ausdruck bringt.

---

1) Solereder, l. c. pag. 51.

J. Vesque, L'Anat. des tissus appl. à la classif. des plantes. Nouv. Archiv. d. Muséum D'Hist. Nat., T. IV, sér. 2, pag. 48 ff. Paris 1881.

**Tabelle 15.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermis-zellen der Oberseite | 6 Epidermis-zellen der Unterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| O (1,a) | 181 | 43 | 91 | 0,47 | 617 | 653 | 152 | 4,8 |
| O (1,b) | 198 | 60 | 101 | 0,59 | 657 | 693 | 165 | 5,1 |
| O (e) | 234 | 107 | 79 | 1,35 | 1 021 | 1 155 | 232 | 6,7 |
| A (e) | 216 | 69 | 115 | 0,60 | 693 | 712 | 172 | 6,0 |

In Tabelle 15 sind die für die Blätter der Berberitze gefundenen Zahlen zusammengestellt.

### A. Licht- und Schattenblatt.

Das Palisadenparenchym des Lichtblattes ist einschichtig (Fig. 83)[1]); die Zellen sind zylindrisch und liegen eng aneinander. Im Schwammparenchym wechseln Sternzellen und isodiametrische ab; es finden sich große Lakunen.

Die Epidermis ist großzellig und ebenwandig. Die Anzahl der Stomata und die Länge der Nervatur ist gering.

Das Schattenblatt ist nur wenig dünner als das Lichtblatt; dagegen ist die Verteilung der Mesophyllschichten eine andere (Fig. 84); der Mesophyllquotient ist bedeutend kleiner als 1. Über die Zellformen ist nichts Besonderes zu sagen. Die Palisadenzellen sind kürzer und weitlumiger als beim Lichtblatt; im Schwammparenchym überwiegen die Sternzellen.

Die Entwicklung der übrigen Teile des Blattes bleibt ebenfalls hinter der des Sonnenblattes zurück. Die Wandungen der Epidermiszellen sind gewellt.

### B. Primär- und Folgeblatt des Sonnensämlings.

Das Mesophyll des Primärblattes ist dem des Schattenblattes durchaus ähnlich, auch die Zellformen sind die gleichen (Fig. 85).

---

1) Nach Vesque (l. c. pag. 49) ist das Palisadengewebe zweischichtig, doch komme die untere Schicht oft nicht stark zur Entwicklung. Soviel ich feststellen konnte, ist dies nur selten an einzelnen Stellen der Blätter der Fall, so daß man wohl nicht von einer zweiten Palisadenschicht sprechen kann.

Die Epidermiszellen sind groß und gewelltwandig. Alle für das Primärblatt gefundenen Zahlen sind etwas kleiner als die für das Schattenblatt geltenden.

Zu bemerken ist noch, daß die Stomata des Primärblattes wieder bedeutend größer sind als bei Licht- und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Das Folgeblatt des Sonnensämlings ist nur wenig weiterentwickelt. Der Charakter des Mesophylls und auch der anderen Blatteile bleibt annähernd derselbe (Fig. 86). Die Wellung der Epidermiszellen wird etwas geringer.

Die Dauer der Entwicklung zum normalen Lichtblatt dürfte längere Zeit in Anspruch nehmen als bei Sambucus und Cornus.

### C. Primärblatt des Sonnensämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches.

Das Schattenblatt erwies sich in allen Teilen etwas günstiger entwickelt als das Primärblatt. Im übrigen ist die Übereinstimmung in Gestalt und Anzahl der Zellen eine weitgehende. Auch für Berberis vulgaris ergibt sich demnach das Resultat:

Das Primärblatt des Sonnensämlings besitzt die Schattenblattmerkmale des erwachsenen Strauches.

---

Aus Gründen, die in der Einleitung dargelegt sind, wird die Untersuchung der Blätter von Campanula rotundifolia und auch von Euphrasia pratensis angeschlossen, die beide morphologisch verschiedene Jugend- und Blüteformen der Blätter besitzen. Es soll festgestellt werden, inwieweit sich zu diesen morphologischen Unterschieden auch anatomische gesellen.

## X. Campanulaceen [1]).

### 12. Campanula rotundifolia L.

Die zuerst entstehenden Blätter, die „Jugendformen", stehen in einer grundständigen Rosette. Die auf einem langen Stiele sitzende Spreite ist gekerbt nierenförmig oder auch herzförmig und fein gesägt (Fig. 88). Die ersten am Blütenstengel auftretenden Blätter, die „Übergangsformen", sind kurzgestielt, breit lanzettlich und fein gesägt (Fig. 90). Die zuletzt entstehenden „Blüteformen" sind sitzend, schmal lanzett-

1) Solereder, l. c. pag. 534.
Vesque, Caract. d. Gamopétales, l. c. pag. 221 ff.

lich und glattrandig (Fig. 92). Man pflegt diese Blattform im Gegensatz zum „Rundblatt“ der Jugendform als „Langblatt“ zu bezeichnen[1]).

In Tabelle 16 sind die ermittelten Zahlen wieder vorangestellt.

**Tabelle 16.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisadenparenchym | 3 Schwammparenchym | 4 Mesophyllquotient | 5 Epidermiszellen der Oberseite | 6 Epidermiszellen der Unterseite | 7 Stomata | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Jugendform . . | 97 | 24 | 38 | 0,63 | 292 | 474 | 155 | 6,7 |
| Übergangsform. | 149 | 45 | 71 | 0,64 | 474 | 838 | 188 | 8,9 |
| Blüteform . . . | 155 | 54 | 50 | 1,08 | 838 | 1 020 | 237 | 10,5 |

A. Jugendform.

Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 87); die Zellen sind kurz und voluminös. Das Schwammparenchym ist dreischichtig, die Zellen flach, mitunter sternförmig. Der Mesophyllquotient ist bedeutend kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind sehr groß, ihre Wandungen stark gewellt (Fig. 93 u. 94). Auf der Oberseite sind die Zellen größer als auf der Unterseite. Stomata sind zwar auf beiden Blattseiten vorhanden, doch treten sie, wie auch bei den beiden anderen Blattformen, auf der Oberseite nur ganz vereinzelt auf, so daß ich auf eine genaue Zählung verzichte.

B. Übergangsform.

Das Blatt des Überganges ist beträchtlich dicker geworden, dagegen ist die Verteilung der Mesophyllschichten ungeändert (Fig. 89). Das Palisadengewebe ist einschichtig geblieben, die Zellen sind nur größer geworden. Die Zellen des Schwammparenchyms haben an Flächenausdehnung verloren, ausgesprochene Sternzellen treten nicht mehr auf; dafür neigen eine größere Anzahl Zellen zur isodiametrischen Form.

Die Epidermis wird kleinzelliger, die Wellung geht etwas zurück (Fig. 95 u. 96); Stomata und Nervatur zeigen sich ebenfalls besser entwickelt.

C. Blüteform.

Die Dicke des Blattes hat nur wenig zugenommen, dagegen ist die Verteilung des Mesophylls eine völlig andere geworden (Fig. 91).

1) S. a. die betreffenden Beschreibungen Goebels in Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 1 u. 2.

Das in der Regel zweischichtige Palisadenparenchym übertrifft die Dicke des Schwammparenchyms, so daß der Mesophyllquotient größer als 1 wird. Die einzelnen Zellen des Mesophylls sind zierlicher geworden und lassen auch hierdurch die höhere Entwicklung des B'attes erkennen. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind isodiametrisch, nur vereinzelt finden sich noch flachere Zellen.

Auch die anderen Teile des Blattes zeigen sich in fortschreitendem Sinne entwickelt. Die Zellen der Epidermis sind noch kleiner geworden, ihre Wandungen haben die Wellung fast völlig verloren (Fig. 97 u. 98). Die Stomata sind vermehrt, die Länge der Blattaderung ist erhöht.

Die Unterschiede der Blattformen von Campanula rotundifolia sind also sowohl morphologischer wie anatomischer Art und zwar erwies sich das Blatt der Jugendform als am wenigsten, das der Blüteform als am stärksten differenziert. Der Übergang erfolgt nicht sprungweise, sondern allmählich durch besondere „Übergangsformen". Der Entwicklungszustand und die Art der Weiterentwicklung selbst gleicht den entsprechenden Erscheinungen bei den vorher untersuchten Pflanzen in jeder Weise: die Jugendform entspricht dem Primärblatt des Sämlings, die Blüteform dem erwachsenen Lichtblatt. Auch die wiederholt erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Größe der Stomata scheint sich bei Campanula rotundifolia vorzufinden.

## XI. Scrophulariaceen [1]).

### 13. Euphrasia pratensis Fr.

Das Blatt der Jugendform ist sehr klein (Fig. 100). Die sitzende Blattspreite ist länglich umgekehrt-eiförmig, am oberen Ende auf jeder Seite einmal gekerbt. Das Blatt der Blütereife ist bedeutend größer (Fig. 99). Es ist eiförmig oder länglich-eiförmig, am Grunde meist kurz keilförmig. Der Rand ist auf jeder Seite mehrere Male tief gesägt. Bei den Übergangsformen nimmt die Anzahl der Einkerbungen, die beim ersten Blatt nur zwei betrug, langsam zu[2]).

Untersucht wurden die Blätter der Jugend- und der Blüteform. Tabelle 17 enthält die betreffenden Zahlen.

#### A. Jugendform.

Das Jugendblatt ist verhältnismäßig dick. Das Palisadenparenchym ist einschichtig (Fig. 101). Die Zellen sind unregelmäßig trichterförmig

1) Solereder, l. c. pag. 659 u. 660.
Vesque, Caract. d. Gamopétales, l. c. pag. 303 ff.
2) Diels, Jugendformen und Blütereife, pag. 1906. Berlin 1906.

**Tabelle 17.**

| Blatt | 1 Blattdicke | 2 Palisaden-parenchym | 3 Schwamm-parenchym | 4 Mesophyll-quotient | 5 Epidermis-zellen auf der Oberseite | 6 Epidermis-zellen auf der Unterseite | 7 Spalt-öffnungen | 8 Nervatur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Jugendform . . | 180 | 65 | 75 | 0,87 | 474 | 255 | 121 | 7,4 |
| Blüteform . . . | 218 | 119 | 79 | 1,50 | 915 | 729 | 329 | 8,8 |

und besitzen ein sehr großes Zellumen. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind ebenfalls unregelmäßig. Das gesamte Mesophyll ist sehr lakunös. Der Mesophyllquotient ist kleiner als 1.

Die Epidermiszellen sind sehr groß und zwar, abweichend von den bisher untersuchten Blättern, auf der Unterseite größer als auf der Oberseite. Die Zellen sind sehr kräftig verzahnt. Die Stomata sind nicht sehr zahlreich, dagegen ist die Blattaderung relativ gut entwickelt.

## B. Blüteform.

Das Palisadenparenchym (Fig. 102) ist zweischichtig, die Zellen sind englumiger als beim Jugendblatt und schließen dicht aneinander. Die Zellformen des Schwammparenchyms sind unregelmäßig, doch sind die Interzellularen relativ kleiner. Der Mesophyllquotient wird bedeutend größer als 1.

Die Epidermiszellen werden kleiner, doch bleiben sie auf der Unterseite größer als auf der Oberseite. Die Wandungen sind ebenfalls stark gewellt. Die Ausbildung der Spaltöffnungen und der Blattnervatur ist eine reichlichere. Die Größe der Stomata ist geringer als beim Jugendblatt.

Das Blatt der Jugendform ist in allen Teilen schlechter entwickelt als das Blatt der Blütereife. Besonders tritt dies in der verschiedenartigen Ausbildung des Palisadengewebes hervor, das beim Jugendblatt einschichtig, beim Blüteblatt aber zweischichtig ist, so daß einmal der Mesophyllquotient bedeutend kleiner, das andere Mal bedeutend größer als 1 ist. Bei Euphrasia pratensis sind also jedenfalls die morphologisch verschiedenen Blattformen anatomisch andersartig differenziert.

# Allgemeiner Teil.

Überblickt man die vorangehenden Untersuchungen, so ergibt sich zunächst für alle Pflanzen das wichtige Resultat, daß das Primärblatt des Lichtsämlings in seiner inneren Struktur vom Bau des normalen Sonnenblattes ganz beträchtlich abweicht. Ferner ergab sich, daß das Sonnenblatt der erwachsenen Pflanze das Endprodukt einer längere oder kürzere Zeit dauernden Entwicklung ist, die stufenweise in den dazwischenliegenden „Übergangsblättern" ihr allmähliches Fortschreiten erkennen läßt. Eine derartige Entwicklungsreihe wurde für die Buche genauer untersucht. Das Vorhandensein einer solchen mehrjährigen Entwicklung hat notwendig zur Folge, daß diejenigen Bäume und Sträucher, die typische Sonnenblätter zur Ausbildung bringen können, diese Fähigkeit erst mit einem bestimmten Alter erlangen, daß also das Auftreten von charakteristischen Sonnenblättern an ein gewisses Lebensalter gebunden ist. Für die Buche beträgt es ungefähr 20 Jahre. Bei den untersuchten Sträuchern — mit Ausnahme der Berberitze — scheint die Entwicklung oftmals eine geringere Zeitdauer zu beanspruchen, was bei der kürzeren Lebensdauer derselben ja auch verständlich ist.

Um nun der Lösung der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen näher zu treten, ist es vor allen Dingen notwendig, das Primärblatt des Lichtsämlings allgemein mit dem Licht- und Schattenblatt der erwachsenen Pflanze zu vergleichen.

## 1. Kapitel.

## Vergleich des Primärblattes des Sonnensämlings[1]) mit dem Licht- und Schattenblatt der erwachsenen Pflanze.

Die Untersuchung erstreckte sich sowohl auf die Morphologie wie die Anatomie der Blätter.

### A. Morphologie.

Bei allen untersuchten Blattsorten war die Größe der Primärblätter meist erheblich geringer als die der erwachsenen Pflanzen.

Was die Form der Blattspreite betrifft, so lassen sich zwei Gruppen unterscheiden:

---

1) Eine vergleichende Darstellung der Blattanatomie von Licht- und Schattensämling und damit ein Beitrag zur Frage nach der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Sämlingsblätter wird erst am Schluß erfolgen.

1. Primärblätter, deren Spreiten mit denen normaler Blätter im wesentlichen übereinstimmen;
2. Primärblätter, deren Spreite von denen normaler Blätter morphologisch erheblich abweicht.

1. Primärblätter mit annähernd „normaler" Blattspreite.

Hierher gehören die Sämlinge von:

| | |
|---|---|
| Fagus silvatica, | Acer pseudoplatanus, |
| Quercus sessiliflora, | Tilia platyphyllos, |
| Carpinus betulus, | Cornus mas. |
| Alnus glutinosa[1]), | |

2. Primärblätter mit „abweichender" Blattspreite.

Eine solche kam zu den Sämlingen von:

| | |
|---|---|
| Ulmus campestris, | Sambucus nigra, |
| Fraxinus excelsior, | Berberis vulgaris. |

Die „Normalblätter" von Ulmus campestris besitzen nach Nordhausen[2]) verschieden stark entwickelte Blatthälften; sie sind asymmetrisch. Diese Asymmetrie findet sich beim Lichtblatt sehr stark entwickelt, ist beim Schattenblatt dagegen bedeutend geringer: Das Primärblatt sowohl wie das Folgeblatt des Lichtsämlings lassen diese Asymmetrie vermissen. Beide Blatthälften sind augenscheinlich gleich stark entwickelt.

Fraxinus excelsior besitzt im erwachsenen Zustande gefiederte Blätter. Im Gegensatz dazu ist das Primärblatt ungeteilt. Schäfer[3]) vergleicht die beiden Blattarten wie folgt: „Die Lamina (des Primärblattes) hat ihre größte Breite in der hinteren Partie, ein Charakter, der besonders deutlich hervortritt, wenn man das Primärblatt mit einer mittleren Fieder des Normalblattes vergleicht. Bei einem solchen Teilblättchen liegt der Ort der größten Breite viel weiter nach vorn..... Nach diesen Primärblättern treten meistens ein Paar Blätter auf, an denen ganz oder zum Teil auf einer Seite oder auf beiden Seiten eine

---

1) C. Schäfer (l. c. pag. 31 ff.) gibt für die Sämlingsblätter von Alnus glutinosa einige geringe Abweichungen an. Derartige geringe Unterschiede lassen sich auch für fast alle anderen angeführten Pflanzen machen. Ich glaubte aber, bei der im wesentlichen übereinstimmenden Form der Primärblätter mit den „normalen" Blättern auf eine detaillierte Beschreibung dieser Unterschiede verzichten zu können.

2) Nordhausen, Jahrb. f. wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 17.

3) Schäfer, l. c. pag. 34 u. 35.

Seitenfieder abgegliedert ist..... Im Verlaufe der weiteren Entwicklung treten dann immer mehr Seitenfiedern auf, bis die Form des Normalblattes erreicht ist. Zur Vervollständigung des Vergleiches vom ersten Primärblatt und Normalblatt sei noch hervorgehoben, daß, wenn man die Spitzen der Fiederblättchen durch eine schwach gekrümmte Linie verbunden und die abgegrenzte Fläche ganz mit Blattsubstanz ausgefüllt denkt, das so konstruierte Blatt in der Form, vom genaueren Nervenverlauf abgesehen, mit dem Primärblatt ziemliche Ähnlichkeit hat.“ Schäfer deutet dies Auftreten ungeteilter Primärblätter phylogenetisch. Er nimmt an, daß die Esche von einer Form mit ungeteilten Blättern abstammt. Das Auftreten des ungeteilten Primärblattes wäre also eine ontogenetische Wiederholung eines Stadiums der phylogenetischen Entwicklung. Demnach sieht er auch in Fraxinus excelsior forma heterophylla Vahl, einer Form mit ungeteilten Blättern, nur eine Rückschlagsform.

Das vorstehend für Fraxinus excelsior geschilderte Verhalten kommt in analoger Weise auch den Blattformen von Sambucus nigra zu.

Die Primärblätter der Sämlinge von Fraxinus excelsior und Sambucus nigra weichen demnach in ihrer Morphologie ganz erheblich von denen der erwachsenen Pflanzen ab.

Die Blattformen von Berberis vulgaris sind schon oben (pag. 268) genauer beschrieben. Schäfer[1]) erwähnt noch, daß der Blattstiel der Primärblätter nicht, wie bei Normalblättern, allmählich in die Blattfläche übergeht, sondern deutlich abgesetzt ist. In einer Anmerkung fügt er hinzu, daß er unter den Normalblättern auch einige beobachtete, welche durch den breiten Grund der Blattfläche sich sehr der Form der Primärblätter nähern. Ich fand nun, daß derartige Blätter meist Schattenblätter waren. Es wurde ferner schon oben erwähnt, daß den Schattenblättern im allgemeinen ein doppelt so langer Stiel zukommt als den Sonnenblättern. Die Verwandtschaft zwischen Primärblatt des Lichtsämlings und Schattenblatt des erwachsenen Strauches wird so auch morphologisch dokumentiert.

## B. Anatomie.

### a) Die Dickenverhältnisse und der Mesophyllquotient.

Die untersuchten Pflanzen mögen nach ihrer Blattdicke in zwei Gruppen geteilt werden; zur ersten Gruppe sollen diejenigen gerechnet

1) l. c. pag. 36.

werden, für welche das Primärblatt des Lichtsämlings dünner oder ebenso dick ist wie das Schattenblatt der erwachsenen Pflanze, zur zweiten Gruppe die übrigbleibenden, bei denen also die Dicke des Primärblattes die des Schattenblattes übertrifft.

Zur ersten Gruppe gehören:

| | |
|---|---|
| Fagus silvatica, | Fraxinus excelsior, |
| Quercus sessiliflora, | Sambucus nigra, |
| Ulmus campestris, | Berberis vulgaris; |
| Alnus glutinosa, | |

zur zweiten Gruppe:

| | |
|---|---|
| Carpinus betulus, | Tilia platyphyllos, |
| Acer pseudoplatanus, | Cornus mas. |

Von elf untersuchten Sonnensämlingen besitzen also nur vier Primärblätter, die dicker als die Schattenblätter der erwachsenen Pflanzen sind.

In den Tabellen 18 und 19 sind die Zahlen für die Dicken der Blätter, die ihrer Mesophyllschichten und außerdem die Mesophyllquotienten zusammengestellt, und zwar in Tabelle 18 die Pflanzen der ersten Gruppe, in Tabelle 19 die der zweiten Gruppe.

Der Dickenunterschied zwischen den Blättern O(1, a) und A(e) ist bei den Pflanzen beider Gruppen im allgemeinen gering gegenüber der so viel größeren Dicke des Blattes O(e). Nur bei vier Pflanzen sind sie erheblicher und zwar bei:

| | |
|---|---|
| Ulmus campestris<br>Berberis vulgaris | 1. Gruppe |
| Acer pseudoplatanus<br>Tilia platyphyllos | 2. Gruppe |

Sind aber auch bei diesen Pflanzen die Blattdicken und damit die Dicken des Mesophylls verschieden, so ist doch die Verteilung der Mesophyllschichten bei beiden Blattsorten eine relativ gleiche, d. h. die Mesophyllquotienten sind, wenigstens im Vergleich mit den bedeutend größeren des Sonnenblattes, annähernd dieselben, was die Tabellen bestätigen.

Aus den Tabellen ergibt sich ferner, daß die Mesophyllquotienten für die Sonnenblätter erheblich größer als 1 (eine Ausnahme bildet nur Sambucus nigra), für die Schattenblätter dagegen kleiner oder doch nur wenig größer als 1 sind. Als untere Grenze für den Mesophyllquotienten des Sonnenblattes kann man 1,2 ansehen, als obere Grenze für das

**Tabelle 18.**

| Blatt | Fagus silvatica | | | Quercus sessiliflora | | | Ulmus campestris | | | Alnus glutinosa | | | Fraxinus excelsior | | | Sambucus nigra | | | Berberis vulgaris | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) |
| 1. Blattdicke | 63 | 73 | 160 | 93 | 122 | 231 | 97 | 176 | 194 | 139 | 146 | 177 | 152 | 176 | 204 | 103 | 123 | 180 | 181 | 216 | 234 |
| 2. Palisadenparenchym | 20 | 20 | 87 | 32 | 44 | 148 | 32 | 73 | 113 | 52 | 56 | 83 | 46 | 75 | 97 | 24 | 30 | 50 | 43 | 69 | 107 |
| 3. Schwammparenchym | 25 | 35 | 46 | 39 | 50 | 37 | 30 | 67 | 43 | 52 | 58 | 45 | 81 | 71 | 75 | 50 | 57 | 85 | 91 | 115 | 79 |
| 4. Mesophyllquotient | 0,80 | 0,57 | 1,90 | 0,82 | 0,89 | 4,00 | 1,07 | 1,09 | 2,63 | 1,00 | 0,96 | 1,84 | 0,57 | 1,06 | 1,29 | 0,48 | 0,52 | 0,59 | 0,47 | 0,60 | 1,35 |

**Tabelle 19.**

| Blatt | Carpinus betulus | | | Acer pseudoplatanus | | | Tilia platyphyllos | | | Cornus mas | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | O (1,a) | A (e) | O (e) | O (1,a) | A (e) | O (e) | O (1,a) | A (e) | O (e) | O (1,a) | A (e) | O (e) |
| 1. Blattdicke | 129 | 93 | 183 | 164 | 97 | 178 | 107 | 72 | 141 | 127 | 101 | 246 |
| 2. Palisadenparenchym | 45 | 26 | 97 | 59 | 31 | 95 | 43 | 26 | 109 | 35 | 24 | 103 |
| 3. Schwammparenchym | 48 | 38 | 41 | 67 | 35 | 42 | 34 | 24 | — | 47 | 45 | 87 |
| 4. Mesophyllquotient | 0,94 | 0,69 | 2,37 | 0,88 | 0,89 | 2,26 | 1,27 | 1,08 | — | 0,75 | 0,55 | 1,18 |

Schattenblatt 1,1. Es zeigt sich, daß mit Ausnahme von Tilia platyphyllos sämtliche Primärblätter von Lichtsämlingen einen Mesophyllquotienten haben, der kleiner als 1,1 ist. Sie besitzen damit eines der wichtigsten Merkmale des Schattenblattes der erwachsenen Pflanze. Bei Tilia platyphyllos wäre der Mesophyllquotient des Lichtblattes unendlich groß, da alles Schwammparenchym zu Palisadengewebe umgebildet ist. Außerdem erreicht er auch für das Schattenblatt eine erhebliche Größe. Der Unterschied gegen das Blatt O(1, a) ist daher ebenfalls als geringfügig anzusehen.

### b) Die Interzellularräume.

Eine genaue zahlenmäßige Bestimmung der Größe der Interzellularräume habe ich nicht vorgenommen. Sie ist nach der von Unger[1]) angegebenen Methode möglich, aber außerordentlich zeitraubend und nur an frischem Material möglich. Bei der Menge des zu untersuchenden Materials mußte ich daher darauf verzichten. Immerhin konnte ich aus dem mikroskopischen Befunde erkennen, daß im allgemeinen die Größe der Interzellularen für Schattenblatt und Primärblatt des Lichtsämlings relativ die gleiche ist; die Sonnenblätter sind weniger lakunös.

### c) Die Zellformen.

#### 1. Das Palisadenparenchym.

Die untersuchten Blätter lassen sich nach der Form ihrer Palisadenzellen und nach der Anzahl ihrer Palisadenzellschichten in die folgenden sechs Gruppen teilen:

1. Blätter mit einer Schicht „echter" Palisadenzellen,
2. desgleichen mit zwei Schichten,
3. desgleichen mit drei oder mehr Schichten,
4. Blätter mit einer Lage von Armpalisadenzellen,
5. Blätter mit einer Lage von trichterförmigen Zellen,
6. Blätter mit Zwischenformen von trichterförmigen und Armpalisadenzellen.

In Tabelle 20 (pag. 280) sind die Blätter nach ihrer Zugehörigkeit zu diesen Gruppen geordnet.

Bei neun von elf untersuchten Pflanzen besitzen das Blatt O(1, a) und A(e) übereinstimmende Zellformen, die stets von der des Blattes O(e)

1) F. Unger, Bestimmung der in den Interzellulargängen der Pflanzen enthaltenen Luftmenge. Sitzungsber. der Kais. Ak. der Wissensch., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. XII, Heft 1, pag. 369 ff. Wien 1854.

**Tabelle 20.**

| | 1<br>1 Lage „echter“ Palisadenzellen | 2<br>2 Lagen „echter“ Palisadenzellen | 3<br>3 u. mehr Lagen „echter“ Palisadenzellen | 4<br>1 Lage Armpalisadenzellen | 5<br>1 Lage trichterförmiger Zellen | 6<br>Zwischenformen von 4 und 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| I. Fagus silvatica | O (1, b) | O (e) | | | O (1, a)<br>A (e) | |
| II. Quercus sessiliflora | O (1, a)<br>O (1, b)<br>A (e) | | O (e) | | | |
| III. Ulmus campestris | | A (e) | O (e) | | O (1, a)<br>O (1, b) | |
| IV. Alnus glutinosa | | O (1, a)<br>O (1, b)<br>A (e) | O (e) | | | |
| V. Carpinus betulus | O (1, b) | O (e) | | | O (1, a)<br>A (e) | |
| VI. Acer pseudoplatanus | O (e)<br>O (1, a)<br>O (1, b) | | | | A (e) | |
| VII. Fraxinus excelsior | O (1, a)<br>O (1, b)<br>A (e) | O (e) | | | | |
| VIII. Tilia platyphyllos | O (1, a)<br>A (e) | | O (e)<br>O (1, b) | | | |
| IX. Sambucus nigra | | | | O (e)<br>O (1, b) | | O (1, a)<br>A (e) |
| X. Cornus mas | O (e) | | | | | O (1, a)<br>O (1, b)<br>A (e) |
| XI. Berberis vulgaris | O (1, a)<br>O (1, b)<br>O (e)<br>A (e) | | | | | |

in gleichem Sinne abweicht. Nur bei Ulmus campestris und bei Acer pseudoplatanus finden sich die Blätter O(1, a) und A(e) in verschiedenen Gruppen.

Bei Ulmus campestris hat das Schattenblatt ein zweischichtiges Palisadenparenchym, während den Sämlingsblättern nur eine einzige Lage von Trichterzellen zukommt. Diese Blätter zeigten sich überhaupt sehr wenig ntwickelt.

Nur bei Acer pseudoplatanus sind die Zellformen des Sonnenblattes und der Sämlingsblätter gleiche, doch sind bei letzteren die Zellen bedeutend kürzer.

Es ergibt sich somit, daß fast stets, mit Ausnahme von Acer pseudoplatanus und vielleicht den etwas abweichenden Palisadenzellformen von Carpinus betulus (pag. 255) und Tilia platyphyllos (pag. 264), das Primärblatt des Lichtsämlings und das Schattenblatt der erwachsenen Pflanze im Bau ihres Palisadenparenchyms und dessen Zellformen von den gleichen Teilen des Sonnenblattes erwachsener Pflanzen in übereinstimmender Weise abweichen und daß in allen Fällen die etwa vorhandenen Unterschiede zwischen Primärblatt und Schattenblatt erheblich geringer sind als die gemeinsamen Unterschiede gegenüber dem Sonnenblatt.

In der Tabelle 20 sind ferner die Folgeblätter der Lichtsämlinge berücksichtigt. Es zeigt sich, daß bei fünf Pflanzen (II, III, IV, VII, X) Primär- und Folgeblatt noch zur selben Gruppe gehören, während das Sonnenblatt einer anderen angehört, bei den Pflanzen VI und XI gehören beide zur gleichen Gruppe wie letzteres, bei I und V befinden sich alle drei in verschiedenen Gruppen und bei den Pflanzen VIII und IX sind Folgeblatt und Sonnenblatt in der gleichen Gruppe, die von der des Primärblattes verschieden ist.

Es ist an dieser Stelle noch notwendig, auf die merkwürdigen Zellformen einzugehen, die sich bei Cornus mas vorfinden. Sämlings- und Schattenblatt haben armpalisadenähnliche Zellen, die beim Sonnenblatt zu normalen „echten" Palisadenzellen umgebildet sind. Sertorius gibt in seiner Arbeit[1]) nur an, „daß die Palisadenzellen häufig sehr kleinen Längsdurchmesser haben und dann nicht selten nichts weniger als palisadenähnliche Gestalt zeigen". Diese Zellformen dürften sich mit den von mir bei Schattenblättern beobachteten decken. Er erwähnt ferner, daß überhaupt die Palisadenzellen der Cornaceen von ganz unregelmäßiger Gestalt sind. — In dem Auftreten von Armpalisadenähnlichen Zellen beim Primärblatt des Lichtsämlings könnte man vielleicht eine anatomische Parallele zu der von Schäfer gegebenen Deutung morphologischer Jugendformen der Blätter sehen, die er als ontogenetische Wiederholungen phylogenetischer Entwicklungsstadien ansieht.

Daß sich das Auftreten dieser Abart der Armpalisadenzellen auf die Sämlingsblätter und die Schattenblätter des erwachsenen Strauches beschränkt, dürfte ein weiterer überzeugender Beweis für die Verwandtschaft der beiden Blätter sein.

## 2. Das Schwammparenchym.

Die unregelmäßigeren Zellformen des Schwammparenchyms lassen im allgemeinen weniger markante Unterschiede erkennen. Immerhin

1) l. c. pag. 499.

zeigte sich, daß die flachen Sternzellen vorzüglich dem Mesophyll der Blätter O(1, a) und A(e) zukommen, dagegen bei den Blättern O(e) nicht so häufig auftreten. Ein besonders schönes Verhalten nach dieser Richtung bietet die Rotbuche, wo bei den beiden erstgenannten Blättern das Schwammparenchym allein von flachen, vielarmigen Sternzellen gebildet wird, die dem Sonnenblatt vollständig fehlen (Fig. 29, 30 u. 32).

### 3. Die Epidermiszellen.

Nach der Form der Epidermiszellen lassen sich die untersuchten Blätter in zwei Gruppen sondern:

1. solche, deren Epidermiszellen ebenwandig oder doch nur wenig gewelltwandig sind und
2. solche, deren Epidermiszellen stärker gewellte Wandungen besitzen.

Zur ersten Gruppe gehören die Sonnenblätter, zur zweiten die Primärblätter der Lichtsämlinge und die Schattenblätter.

Die Wellung der Epidermiszellwandungen hat bekanntlich den Zweck, die mechanische Festigkeit des Blattes zu erhöhen. Sie findet sich daher, wie Anheißer[1]) zeigte, besonders stark bei Blättern mit dünner Lamina ausgebildet, in unserem Falle also bei den dünnen Primär- und Schattenblättern kräftiger als bei den dickeren Sonnenblättern.

Die bei allen untersuchten Blättern beobachtete stärkere Wellung der Zellwandungen auf der Blattunterseite ist mechanisch leicht verständlich; nach Areschoug[2]) findet sie sich eben überall da besonders ausgebildet, wo das angrenzende Mesophyll in hohem Grade lakunös ist.

Die Anzahl der Epidermiszellen ist für die Sonnenblätter erheblich größer als für Primär- und Schattenblätter. Die geringfügigen Unterschiede zwischen letzteren hinsichtlich der Epidermiszellen sind gegenüber dem gemeinsamen großen Abstand vom Sonnenblatt durchaus unerheblich. Die Art der abweichenden Ausbildung beider unterscheidet sich also qualitativ gar nicht und quantitativ nur in sehr geringem Maße.

---

1) R. Anheißer, Über die arunkoide Blattspreite. Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 87 ff.

Siehe ferner auch: G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 1909, 4. Aufl., pag. 104 ff.

L. Kny, Über die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens und Hagels. Ber. d. D. Bot. Ges. 1885, Bd. III, p. 207.

2) F. W. C. Areschoug, Über die physiologischen Leistungen und die Entwicklung des Grundgewebes des Blattes. Kongl. fysiografiska sällskapets i Lund 1897, pag. 8.

### d) Die Stomata und die Nervatur

Die für die Spaltöffnungen und die Nervatur ermittelten Zahlenwerte blieben bei den Primärblättern des Lichtsämlings und den Schattenblättern der erwachsenen Pflanze oft ganz beträchtlich hinter denen des Sonnenblattes zurück.

Zum genaueren Vergleich sind die betreffenden Zahlen in der Tabelle 21 nochmals zusammengestellt.

**Tabelle 21.**

| | Anzahl der Stomata auf 1 qmm | | | Länge der Nervatur auf 1 qmm in mm | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | O (1, a) | A (e) | O (e) | O (1, a) | A (e) | O (e) |
| I. Fagus silvatica | 188 | 113 | 416 | 7,0 | 8,8 | 12,2 |
| II. Quercus sessiliflora | 469 | 468 | 810 | 11,7 | 9,9 | 14,3 |
| III. Ulmus campestris | 168 | 450 | 800 | 8,7 | 10,5 | 17,2 |
| IV. Alnus glutinosa | 364 | 425 | 608 | 4,9 | 3,6 | 8,1 |
| V. Carpinus betulus | 146 | 170 | 365 | 5,3 | 6,9 | 9,8 |
| VI. Acer pseudoplatanus | 200 | 215 | 860 | 4,3 | 5,6 | 7,8 |
| VII. Fraxinus excelsior | 225 | 478 | 1 265 | 4,4 | 9,3 | 11,8 |
| VIII. Tilia platyphyllos | 265 | 450 | 759 | 7,2 | 8,4 | 12,1 |
| IX. Sambucus nigra | 77 | 70 | 165 | 3,7 | 3,6 | 6,1 |
| X. Cornus mas | 177 | 162 | 364 | 7,3 | 7,9 | 11,4 |
| XI. Berberis vulgaris | 152 | 172 | 232 | 4,8 | 6,0 | 6,7 |

Nur in einem Falle, bei der Buche, übertrifft die Anzahl der Stomata beim Primärblatt des Sonnensämlings die des Schattenblattes erheblicher, doch ist, am Sonnenblatt gemessen, auch dieser Unterschied nicht allzu groß. Bei allen anderen Pflanzen sind die Zahlen entweder annähernd gleich groß oder aber für die Primärblätter kleiner (so besonders bei Ulmus campestris).

Außer der Anzahl der Stomata erwies sich bei einigen Bäumen auch ihre Größe als recht veränderlich. Sie war dann beim Sonnenblatt am kleinsten, wuchs beim Schattenblatt und erreichte beim Primärblatt des Lichtsämlings ihre größten Werte.

Die Länge der Nervatur auf 1 qmm der Blattfläche ist in der Regel beim Primärblatt etwas geringer als beim Schattenblatt, nur bei Quercus sessiliflora und Alnus glutinosa ist sie größer, bei Fraxinus excelsior erheblich kleiner. Doch ist bei den ersteren der Abstand vom Blatte O(1, a) zu A(e) noch geringer als der zu O(e). Bei Fraxinus excelsior dürfte die Ursache des großen Unterschiedes in der abweichenden Gestalt der Blattform zu suchen sein, zeigt doch das immerhin erst fünf-

fiederige Folgeblatt eine soviel stärkere Entwicklung der Nervatur (7,3 mm auf 1 qmm).

Faßt man die vorstehend beschriebenen einzelnen Tatsachen zusammen, so ergibt sich das Vorhandensein einer nahen Verwandtschaft in der anatomischen Struktur der Blätter O(1, a) und A(e) ganz allgemein. Diese Verwandtschaft geht zwar keineswegs in eine vollständige Übereinstimmung über, doch gleichen sich einerseits die vorhandenen Unterschiede oft aus — so bei Acer pseudoplatanus, wo das Blatt O(1, a) der Dicke nach dem Blatte O(e) näher steht als dem Blatte A(e), bei allen anderen Teilen des Blattes O(1, a) aber das Umgekehrte eintrifft — und andererseits ist der gemeinsame Abstand der Blätter O(1, a) und A(e) vom Blatte O(e) so groß, daß man diesen Unterschieden kaum irgendwelche Bedeutung beimessen kann.

Als erstes Hauptresultat möchte ich demnach das folgende aussprechen:

Bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern zeigt das Primärblatt des Sonnensämlings in seiner anatomischen Struktur eine mehr (Fagus) oder weniger (Acer, Carpinus, Tilia) weitgehende Übereinstimmung mit dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze.

Es ist nunmehr der Frage näher zu treten, warum der Lichtsämling einmal ein vom normalen Lichtblatt so abweichendes Primärblatt entwickelt und warum zweitens dieses dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze so ähnlich ist. Zu diesem Zwecke erfolgt zunächst eine vergleichende Betrachtung der Blattverhältnisse bei Campanula rotundifolia[1]).

## 2. Kapitel.

## Die Blattformen von Campanula rotundifolia L. nach ihrer anatomischen Struktur und physiologischen Bedeutung. Goebel's Versuche.

Die angestellte anatomische Untersuchung hatte ergeben, daß die morphologisch verschiedenen Blätter der Glockenblume auch in ihrer inneren Struktur erhebliche Unterschiede aufweisen. Der anatomische Bau des „Rundblattes" steht zu dem des „Langblattes" in einem ähnlichen Verhältnis wie das Primärblatt eines Lichtsämlings zum Sonnen-

1) Die verschiedenen Blattformen von Euphrasia pratensis untersuchte ich nur, um festzustellen, ob das von Campanula rotundifolia gezeigte Verhalten auch anderen Pflanzen mit morphologisch verschiedenen Blättern zukommt.

blatt der erwachsenen Pflanze. Nun zeigte Goebel[1]), daß diese primären Rundblätter durch genügende Verminderung der Beleuchtung erneut zum Auftreten gebracht werden können und zwar am Blütenschafte, der sonst nur Langblätter trägt. Ferner beschreibt Goebel[2]) eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia, deren Rosette zu einem mit langen Internodien versehenen Rundblätter tragenden Blütenschafte ausgewachsen war, während die sonst allein zur Blüte schreitenden Seitentriebe mit den Langblättern verkümmert waren. Goebel sieht die maßgebende Ursache hierfür in der mangelhaften Lichtintensität, da die Pflanze im schattigen Walde (bei Schleißheim) gewachsen war. Dieses Auftreten von Rundblättern bei allzu geringer Lichtintensität zwingt geradezu zu einem Vergleich mit dem Auftreten anatomisch andersartiger Schattenblätter bei unseren Holzpflanzen. Man kann mit gutem Recht diese primären Rundblätter als „Schattenblätter" von Campanula rotundifolia bezeichnen. Diese „Schattenblätter" sind aber nichts anderes als die primär entstehenden Rundblätter, d. h. das Schattenblatt von Campanula rotundifolia ist zu erklären als ein durch bestimmte Vegetationsverhältnisse veranlaßtes erneutes Auftreten des Primärblattes, das eben durch den langen Blattstiel und die geringe Dicke der Spreite den geringeren Lichtintensitäten besser angepaßt ist als das schmale, dicke Langblatt. Auch Goebel bemerkt zu der „Schleißheimer" Campanula[3]), daß „die Änderung dem normalen Verhalten gegenüber nicht im Auftreten von etwas Neuem besteht, sondern nur in der verschiedenen Kombination der auch im gewöhnlichen Entwicklungsgange gegebenen Formelemente".

Goebel[4]) legte sich ferner die Frage vor, ob sich die Bildung der Rundblattform von Anfang an unterdrücken läßt, oder ob der Entwicklungsgang in der Weise geregelt ist, daß zuerst unter allen Umständen die Rundblattform auftritt. Zu diesem Zweck ließ er Samen von Campanula rotundifolia unter der Beleuchtung zweier Bogenlampen keimen, von denen jede 2000 Normalkerzen Lichtstärke besaß. „Es zeigte sich, daß auch bei dieser starken Lichtquelle — mochte dieselbe nun kontinuierlich oder nur zur Tageszeit einwirken — die Bildung der Rund-

---

1) Goebel, Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität usw. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 4 ff.

2) Goebel, Eine merkwürdige Form von Campanula rotundifolia. Flora 1905, Bd. XCV, pag. 232 ff.

3) l. c. pag. 234.

4) Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 7 ff.

blätter nicht verhindert werden konnte. Dieselbe ist also erblich fixiert.“ Goebel faßt dann seine Versuche wie folgt zusammen[1]): „Vererbt werden bei Campanula rotundifolia nicht die Anlage zweier (resp. wenn man die Mittelformen in Betracht zieht, sehr vieler) Blattformen, deren Auftreten nur von den verschiedenen Graden der Lichtintensität als auslösende Faktoren bestimmt wurden. Vererbt wird nur die Anlage zur Rundblattform. Sie wird unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn hinreichende Lichtintensität vorhanden ist, umgebildet in die Langblattform, und dieser Vorgang ist kein plötzlicher, sondern ein allmählicher, deshalb treten die Zwischenformen des normalen Entwicklungsganges auf. Im Verlauf der Ontogenie eines einzelnen Laubblattes treten solche Zwischenformen nicht mehr auf, weil der umbildende Faktor sehr früh schon die Entwicklung der Blattanlage in andere Bahnen lenkt. Schalten wir ihn aber aus, indem wir die Pflanzen unter andere äußere Bedingungen bringen, so tritt die durch Vererbung überlieferte Blattform wieder auf.“ Hierin ist also nach Goebel der Grund zu sehen, warum die „Schattenblätter“ von Campanula rotundifolia nur ein erneutes Auftreten der primären Rundblätter darstellen; die Pflanze entwickelt also keine neuen Blattarten, sondern wiederholt nur die in ihrem normalen Entwicklungsgange gegebenen.

## 3. Kapitel.

## Das Primärblatt des Lichtsämlings und das Schattenblatt des erwachsenen Baumes oder Strauches betrachtet nach ihrer entwicklungsgeschichtlichen Stellung und deren Ursachen.

Inwieweit lassen sich nun aus dem Verhalten der verschiedenen Blattformen von Campanula rotundifolia Schlüsse ziehen auf die uns hier speziell interessierenden Fragen? Was ergibt also zunächst ein Vergleich des Primärblattes eines Lichtsämlings mit den primären, grundständigen Rundblättern von Campanula rotundifolia? Es ist vorerst von großer Wichtigkeit festzustellen, unter welchen biologischen Verhältnissen denn ein Lichtsämling überhaupt aufwächst. Solange es noch keine geordnete Garten- und besonders Forstkultur gab, d. h. innerhalb einer entwicklungsgeschichtlich sehr langen Zeit, pflanzten sich unsere Bäume und Sträucher durch Sämlinge fort, die sicherlich oft schon durch die eigene Mutterpflanze, dann aber besonders auch durch die in der Nachbarschaft befindlichen Pflanzen mehr oder weniger

1) l. c. pag. 13.

stark beschattet wurden. Stets zutreffen mußte dies für die große und dichte Bestände bildenden Waldbäume, wie z. B. die Rotbuche, deren Schattensämlinge man noch an Stellen finden kann, wo die Ungunst der Beleuchtungsverhältnisse ein reicheres Pflanzenleben schon unmöglich macht. Diese Schattensämlinge also haben, wie die im vorangehenden für einige Pflanzen angestellten Untersuchungen ergeben haben und worauf weiter unten noch zurückzukommen ist, diesem Leben im abgeschwächten Licht angepaßte Blätter zur Entwicklung gebracht. Da nun in entwicklungsgeschichtlich sehr langen Zeitläufen einerseits die weit überwiegende Mehrzahl aller Bäume und Sträucher von solchen Schattensämlingen abstammten und andererseits sich selbst wieder durch Schattensämlinge fortgepflanzt haben, so wurde die diesen eigentümliche Blattstruktur eben in bestimmter Weise erblich festgelegt. Dies konnte Goebel für die morphologischen Jugendformen von Campanula rotundifolia durch seine Bestrahlungsversuche nachweisen. Wenn nun die moderne Forstkultur die Sämlinge aus dem mehr oder weniger tiefen Waldesschatten in das starker Insolation ausgesetzte Saatbeet brachte, schaffte sie damit, und zwar im Großen, ein Analogon zu Goebel's Versuch. Indem die Untersuchung lehrte, daß auch die Primärblätter dieser Lichtsämlinge die charakteristischen Merkmale der Anpassung an geringe Beleuchtungsintensitäten besitzen, bewies sie damit, daß bei den Sämlingen unserer Bäume und Sträucher die von den normalen Sonnenblättern so abweichende Struktur der Primärblätter erblich bestimmt ist. Goebels Versuch erstreckte sich nur auf die morphologische Gestalt der Blätter, doch zeigten sich diese in gleicher Art und Weise anatomisch unterschieden wie Primärblatt des Sämlings und Lichtblatt der erwachsenen Pflanze, während bei diesen aber die morphologischen Unterschiede in viel geringerem Grade vorhanden sind. Ich stehe nun nicht an, in Analogie zu den morphologischen und anatomischen Jugendformen bei Campanula rotundifolia, Euphrasia pratensis und anderen Pflanzen[1]), die Primärblätter der Licht- und Schattensämlinge bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern als „erblich fixierte anatomische Jugendformen" zu bezeichnen.

Als zweites Hauptresultat dieser Untersuchung möchte ich also das Nachstehende ansehen:

Für die untersuchten Bäume und Sträucher ist beim Lichtsämling die abweichende anatomische Struktur des

---

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen usw., pag. 134 ff. Jena 1898 bis 1901.

Primärblattes zu erklären als die erblich fixierte anatomische Jugendform des normalen Blattes der erwachsenen Pflanze. Hierbei sind unter „normalen" Blättern alle Blattformen der erwachsenen Pflanze zu verstehen, die sich nicht als ausgesprochene Schattenformen charakterisieren lassen.

Die Erklärung der phylogenetischen Stellung der Schattenblätter, wie sie von unseren erwachsenen Bäumen und Sträuchern bei geringeren Lichtintensitäten gebildet werden, ist nun naheliegend. Dadurch, daß Goebel nachwies, daß bei Campanula rotundifolia durch geringere Beleuchtung ein erneutes Auftreten der primären Rundblätter, d. h. der Jugendformen, am sonst normalen Stengel hervorgerufen werden kann, wurde für diese Pflanze bewiesen, daß Schattenblatt der erwachsenen Pflanze und Primärblatt der jugendlichen identisch sind[1]). Als erstes Hauptresultat dieser Arbeit (pag. 284) hatte sich nun eine weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Primärblatt des Lichtsämlings und dem Schattenblatt der erwachsenen Pflanze hinsichtlich der Blattstruktur ergeben. Die untersuchten Bäume und Sträucher zeigen demnach ein gleiches Verhalten wie Camp. rotund. Sie erzeugen in ihren Schattenblättern nicht etwas phylogenetisch Neues, sondern wiederholen nur eine im gewöhnlichen Verlaufe der Entwicklung bereits vorhandene Form. Somit ergibt sich als drittes Hauptresultat:

Bei den untersuchten Bäumen und Sträuchern sind die Schattenblätter der erwachsenen Pflanzen nicht eigentlich neuartige Blattformen, sondern nur eine durch bestimmte Vegetationsverhältnisse hervorgerufene zweckmäßige Wiederholung anatomischer Jugendformen, wie sie bei Campanula rotundifolia experimentell durch Goebel veranlaßt wurde.

Die in dieser Arbeit aufgestellte Ansicht von der entwicklungsgeschichtlichen Stellung des Schattenblattes scheint mit der von Küster[2]) vertretenen nicht übereinzustimmen. Da die Schattenblätter in ihrem „Mesophyll in mehr als einer Beziehung die Charaktere jugendlicher, unentwickelter Blätter festhalten", folgert er, daß die Schattenblätter nur das unvermeidliche Produkt einer Hemmung sind und gelangt zu

---

1) Es können, wie Familler (Flora 1900, Bd. LXXXVII, pag. 95 ff.) angibt, auch andere extreme Wachstumsstörungen zur erneuten Bildung der Rundblätter führen. Ob dies auch bei den Schattenblättern der Holzpflanzen möglich ist, müßten genauere Untersuchungen ergeben, die sich indessen durch die Nordhausenschen „Nachwirkungserscheinungen" sehr komplizieren würden.

2) E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 49 ff. Jena 1903.

der Ansicht, daß „das Auftreten solcher Hemmungsbildungen keineswegs die Fähigkeit der Pflanzen und Blätter nachweist, die Ausbildung ihres Assimilationsparenchyms in selbstregulatrischer Weise den gegebenen Lichtintensitäten anzupassen (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie)".

Wenn es auch schon von vornherein wenig wahrscheinlich ist, daß eine so verbreitete Formbildung, wie die der Schattenblätter, eine zwecklose sein sollte, so dürfte das Verhalten der Sonnen- und Schattensämlinge von Fagus silvatica den unzweifelhaften Beweis erbringen, daß unter Umständen auch das Schattenblatt eine „weitere Ausdifferenzierung" erfahren kann. Meiner Ansicht nach sind also die Schattenblätter genau so als zweckentsprechende Einrichtungen anzusehen wie die Sonnenblätter[1]).

## 4. Kapitel.

## Licht- und Schattenblätter der Keimpflanzen.

Die erste der in der Einleitung aufgeworfenen Fragen bleibt noch zu erledigen, wie sich nämlich der direkte Einfluß des Lichtes auf die Blätter bemerkbar macht, wenn man die von Nordhausen beobachteten „Nachwirkungserscheinungen früherer Vegetationsperioden" ausschaltet.

Wenn sich nun auch die anatomische Struktur der Sämlingsblätter als in bestimmter Weise erblich fixiert erwiesen hatte, so lehren doch die betreffenden Untersuchungen, daß in gewissen Grenzen Modifikationen möglich sind.

Die Sonnen- und Schattensämlinge folgender Bäume untersuchte ich:

| | |
|---|---|
| Fagus silvatica, | Carpinus betulus, |
| Quercus sessiliflora, | Acer pseudoplatanus. |
| Alnus glutinosa, | |

Der Übersicht wegen sind in der Tabelle 22 die Zahlen für die Primärblätter der Sonnen- und Schattensämlinge zusammengestellt. In der Tabelle bedeutet O, wie auch im folgenden, das Primärblatt des Sonnensämlings, A das des Schattensämlings.

---

1) Es soll damit natürlich nicht behauptet werden, daß stets bei der Rückkehr zu anatomischen oder morphologischen Jugendformen die Zweckmäßigkeit als ausschlaggebender Faktor zu betrachten ist. Wie Goebel (Organographie, pag. 151) sagt, können sie zweckmäßig sein (wie in unserem Falle), brauchen es aber nicht zu sein.

**Tabelle 22.**

| | | 1 Blattdicke in μ | 2 Dicke des Palisadenparenchyms in μ | 3 Dicke des Schwammparenchyms in μ | 4 Mesophyllquotient | 5 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Oberseite | 6 Anzahl der Epidermiszellen auf 1 qmm der Unterseite | 7 Anzahl der Stomata auf 1 qmm | 8 Länge der Nervatur in mm auf 1 qmm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Fagus silvatica | O | 63 | 20 | 25 | 0,80 | 1 188 | 1 875 | 188 | 7,0 |
| | A | 85 | 23 | 42 | 0,55 | 900 | 1 688 | 225 | 6,6 |
| Quercus sessiliflora | O | 93 | 32 | 39 | 0,82 | 1 321 | 2 570 | 469 | 11,7 |
| | A | 96 | 33 | 43 | 0,77 | 1 023 | 1 025 | 256 | 9,6 |
| Alnus glutinosa | O | 139 | 52 | 52 | 1,00 | 1 944 | 2 551 | 364 | 4,9 |
| | A | 69 | 18 | 27 | 0,67 | 1 336 | 1 580 | 243 | 2,5 |
| Carpinus betulus | O | 129 | 45 | 48 | 0,94 | 425 | 1 093 | 146 | 5,3 |
| | A | 81 | 26 | 28 | 0,93 | 365 | 729 | 122 | 4,7 |
| Acer pseudoplatanus | O | 164 | 59 | 67 | 0,88 | 788 | — | 200 | 4,3 |
| | A | 101 | 28 | 42 | 0,67 | 750 | — | 180 | 3,9 |

Die Unterschiede zwischen den Blättern O und A sind nach der Tabelle in einigen Fällen recht erheblich. Es ist aber hierbei zu berücksichtigen, daß die Vegetationsbedingungen für die unterschiedenen Sämlingsarten die denkbar heterogensten sind, bei dem einen Sämling intensive Insolation und daher starke Transpiration, die auch noch durch den luftigen und trockenen Standort vergrößert wird, bei dem anderen der möglichst tiefe Waldesschatten, wo die Transpiration außerdem durch die große Nähe des feuchten Waldbodens und durch die geschützte windstille Lage noch weiter erschwert wird.

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal der Blätter O und A bieten die Mesophyllquotienten. Sämtliche Blätter A haben einen kleineren Mesophyllquotienten als die zugehörigen Blätter O, d. h. also die Blätter mit verstärkter Beleuchtung und erleichterter Transpiration entwickeln ihr Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer als die Blätter mit schwacher Beleuchtung und erschwerter Transpiration. Diese Erscheinung tritt bei Fagus silvatica und Quercus sessiliflora so stark hervor, daß hier das Blatt A dicker wird als das Blatt O durch die erhebliche Verdickung des Schwammgewebes. Bei Fagus silvatica kommt es sogar zur Mehrbildung einer Schicht flacher Sternzellen. Auch die Zahl der Spaltöffnungen ist hier größer als beim Blatt O, während es sonst stets umgekehrt ist. Es ergibt sich somit die überraschende Tatsache, daß sich die Buchensämlinge im abgeschwächten Lichte zunächst besser entwickeln als im ungeschwächt

auffallenden Sonnenlicht. In der Kultur müßte also eine künstliche Beschattung der Sämlinge sich als durchaus vorteilhaft erweisen. In der Tat ist dies eine der praktischen Forstwissenschaft längst bekannte geläufige Erscheinung[1]); insbesondere erwies sich für Buchen und für Koniferensämlinge eine künstlich hergestellter Halbschatten als von höchstem Nutzen. Erst im 2. Lebensjahr pflegt man dann die jungen Pflanzen in ein vollbesonntes Saatbeet umzupflanzen (so die Coniferensämlinge in den Späth'schen Baumschulen in Baumschulenweg bei Berlin), während man der hohen Kosten wegen bei den anderen Sämlingen davon absieht.

Die außerordentliche Vermehrung des Schwammparenchyms beim Primärblatt des Schattensämlings der Rotbuche kann natürlich nur den Zweck haben, die transpiratorische Oberfläche zu erhöhen, um im Verein mit der Vermehrung der Spaltöffnungen, die den Gasaustausch erleichtert, die Größe der Transpiration zu erhöhen und der Pflanze so günstigere Vegetationsbedingungen zu schaffen[2]). Die Buche ist ja wie kein anderer Baum durch die Fähigkeit bekannt, sich den allerextremsten Vegetationsbedingungen anzupassen.

Das Prinzip der Sämlingsblätter, in der Sonne die Ausbildung des Schwammparenchyms gegenüber der des Palisadenparenchyms zu vernachlässigen, im Schatten aber das Umgekehrte eintreten zu lassen, möchte ich als den wichtigsten Unterschied zwischen den Primärblättern von Licht- und Schattensämlingen hinstellen. Die Verschiedenheiten in der Anzahl und Form der Epidermiszellen, der Anzahl der Spaltöffnungen und der Länge der Nervatur sind wenig erheblich. Die Zahlen für die Primärblätter der Lichtsämlinge sind in allen Fällen die größeren, mit alleiniger Ausnahme der Anzahl der Stomata bei Fagus silvatica. Da auch die Dickenverhältnisse, abgesehen von Fagus silvatica und Quercus sessilifolia, bei den Sonnensämlingen günstiger sind, so ist also im allgemeinen der Entwicklungszustand derselben mehr oder weniger in der Richtung auf die spätere Fortbildung zum normalen Lichtblatt beeinflußt.

Die Frage nach der direkten Einwirkung des Lichtes auf die Ausbildung der Sämlingsblätter ist demnach wie folgt zu beantworten:

Durch starke Insolation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge

1) Nördlinger, Deutsche Forstbotanik, Bd. II, pag. 282. Stuttgart 1876.

2) Nach den Untersuchungen Haberlandt's (Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, pag. 88 ff. Wien 1877) sind auch die Keimblätter der Sämlinge so gebaut, daß die Transpirationsgröße nach Möglichkeit erhöht wird.

1. das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden, und

2. der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum späteren Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflußt.

## Resultate.

1. Das Primärblatt des Sämlings ist in seiner anatomischen Struktur abweichend von den „normalen" Blättern der erwachsenen Pflanze gebaut und seinen natürlichen Lebensbedingungen angepaßt.

2. Das „normale" Sonnenblatt der untersuchten Bäume und Sträucher ist das Produkt einer mehrjährigen Entwicklung. Sein erstes Auftreten ist an ein bestimmtes Alter der Pflanze gebunden.

3. Die vom „normalen" Sonnenblatt abweichende anatomische Struktur beim Primärblatt des Lichtsämlings ist zu erklären als die erblich fixierte anatomische Jugendform des normalen Blattes.

4. Bei den untersuchten Pflanzen zeigt das Primärblatt des Lichtsämlings eine mehr (Fagus) oder weniger (Acer, Carpinus, Tilia) weitgehende Übereinstimmung in seiner anatomischen Struktur mit dem Schattenblatt des erwachsenen Baumes oder Strauches.

5. Die Schattenblätter der erwachsenen Bäume und Sträucher sind nicht eigentlich neuartige Blattformen, sondern nur eine durch bestimmte Vegetationsverhältnisse hervorgerufene zweckmäßige Wiederholung oder Weiterbildung anatomischer Jugendformen.

6. Durch starke Insolation, verbunden mit einer Erhöhung der Transpiration, wird bei den Primärblättern der Sämlinge

1. das Bestreben hervorgerufen, das Schwammparenchym im Verhältnis zum Palisadenparenchym geringer auszubilden, und
2. der Entwicklungszustand der Blätter in der Richtung auf die Fortbildung zum späteren Sonnenblatt mehr oder weniger beeinflußt.

---

Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung und unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. W. Magnus angefertigt, dem ich für sein freundliches Wohlwollen und für das meiner Arbeit erwiesene Interesse zu allergrößtem Danke verpflichtet bin. Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. L. Kny und Herrn Prof. Dr. Baur danke ich für die freundliche Erlaubnis, in ihrem Institute arbeiten zu dürfen.

---

## Figurenerklärung zu Tafel VI—VIII.

(Erklärung der Abkürzungen s. pag. 235.)

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Fig. | 1. | Fagus silvatica, | Blatt | O (e), | Querschnitt. |
| ,, | 9. | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, | 3. | ,, | ,, | O (1,a), | ,, |
| ,, | 4. | ,, | ,, | A (1), | ,, |
| ,, | 5. | ,, | ,, | O (3), | ,, |
| ,, | 6. | ,, | ,, | A (3), | ,, |
| ,, | 7. | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, | 8. | ,, | ,, | O (6), | ,, |
| ,, | 9. | ,, | ,, | O (e), | untere Epidermis. |
| ,, | 10. | ,, | ,, | O (e), | obere ,, |
| ,, | 11. | ,, | ,, | O (15), | Querschnitt. |
| ,, | 12. | ,, | ,, | A (1), | obere Epidermis. |
| ,, | 13. | ,, | ,, | A (1), | untere ,, |
| ,, | 14. | ,, | ,, | O (1, a), | obere ,, |
| ,, | 15. | ,, | ,, | O (1, a), | untere ,, |
| ,, | 16. | ,, | ,, | A (e), | obere ,, |
| ,, | 17. | ,, | ,, | A (e), | untere ,, |
| ,, | 18. | ,, | ,, | O (1, b) | obere ,, |
| ,, | 19. | ,, | ,, | O (1, b) | untere ,, |
| ,, | 20. | ,, | ,, | O (e), | Schwammparenchym (Flächenschnitt). |
| ,, | 21. | ,, | ,, | O (1, a) | ,, ,, |
| ,, | 22. | ,, | ,, | O (1, b) | ,, ,, |
| ,, | 23. | ,, | ,, | A (e), | ,, ,, |
| ,, | 24. | ,, | ,, | A (1), | ,, ,, |
| ,, | 25. | ,, | ,, | A (3), | ,, ,, |
| ,, | 26. | ,, | ,, | O (3), | ,, ,, |
| ,, | 27. | ,, | ,, | O (6), | ,, ,, |
| ,, | 28. | ,, | ,, | O (15), | ,, ,, |
| ,, | 29. | Quercus sessiliflora, | Blatt | O (e), | Querschnitt. |
| ,, | 30. | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, | 31. | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, | 32. | ,, | ,, | A (1), | ,, |
| ,, | 33. | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, | 34. | Ulmus campestris | ,, | O (e), | ,, |
| ,, | 35. | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, | 36. | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, | 37. | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, | 38. | Alnus glutinosa, | Blatt | A (e), | Teil des Querschnitts. |
| ,, | 39. | ,, | ,, | O (e), | Querschnitt. |
| ,, | 40. | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, | 41. | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, | 42. | ,, | ,, | A (1), | ,, |
| ,, | 43. | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Fig. 44. | Carpinus betulus, | Blatt | O (e), | Querschnitt | |
| ,, 45. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 46. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, 47. | ,, | ,, | ,, | A (1), | ,, |
| ,, 48. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, 49. | ,, | ,, | ,, | O (e), | Schwammparenchym (Flächenschnitt). |
| ,, 50. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, ,, |
| ,, 51. | ,, | ,, | ,, | A (1), | ,, ,, |
| ,, 52. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, ,, |
| ,, 53. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, ,, |
| ,, 54. | Acer pseudoplatanus, | Blatt | O (e), | Querschnitt. | |
| ,, 55. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 56. | ,, | ,, | ,, | A (1), | ,, |
| ,, 57. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, 58. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, 59. | Fraxinus excelsior, | Blatt | O (e), | Querschnitt. | |
| ,, 60. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 61. | ,, | ,, | ,, | O (1,b), | ,, |
| ,, 62. | ,, | ,, | ,, | O (1,b), | obere Epidermis. |
| ,, 63. | ,, | ,, | ,, | O (1,b), | untere ,, |
| ,, 64. | ,, | ,, | ,, | O (e), | obere ,, |
| ,, 65. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, ,, |
| ,, 66. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, ,, |
| ,, 67. | ,, | ,, | ,, | O (e), | untere ,, |
| ,, 68. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, ,, |
| ,, 69. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, ,, |
| ,, 70. | ,, | ,, | ,, | O (1,a), | Querschnitt. |
| ,, 71. | Sambucus nigra | | ,, | O (1,a), | ,, |
| ,, 72. | Tilia platyphyllos | | ,, | O (e), | ,, |
| ,, 73. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 74. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, 75. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, 76. | Sambucus nigra | | ,, | O (e), | ,, |
| ,, 77. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 78. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, 79. | Cornus mas | | ,, | O (e), | ,, |
| ,, 80. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 81. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, 82. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |
| ,, 83. | Berberis vulgaris | | ,, | O (e), | ,, |
| ,, 84. | ,, | ,, | ,, | A (e), | ,, |
| ,, 85. | ,, | ,, | ,, | O (1, a), | ,, |
| ,, 86. | ,, | ,, | ,, | O (1, b), | ,, |

Fig. 1 ($^{270}/_{1}$).

Fig. 2 ($^{270}/_{1}$).

Fig. 3 ($^{270}/_{1}$).

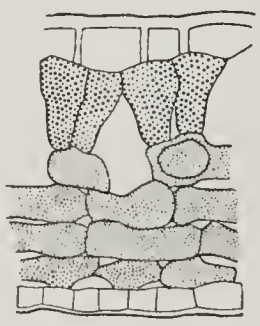

Fig. 4 ($^{270}/_{1}$).

Fig. 5 ($^{270}/_{1}$).

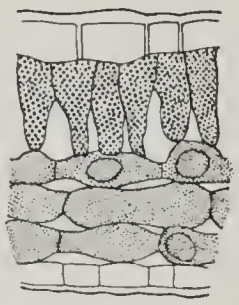

Fig. 6 ($^{270}/_{1}$).

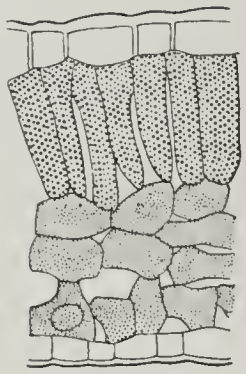

Fig. 7 ($^{270}/_{1}$).

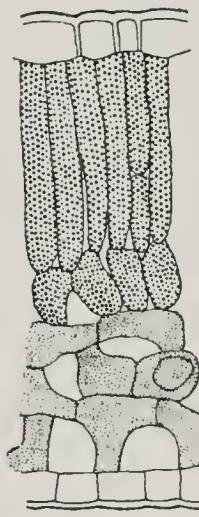

Fig. 8 ($^{270}/_{1}$).

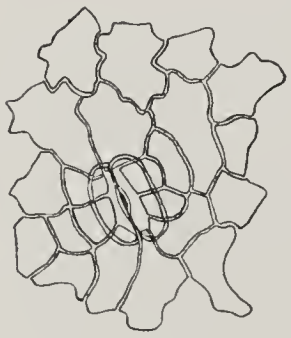

Fig. 9 ($^{150}/_{1}$).

Fig. 10 ($^{150}/_{1}$).

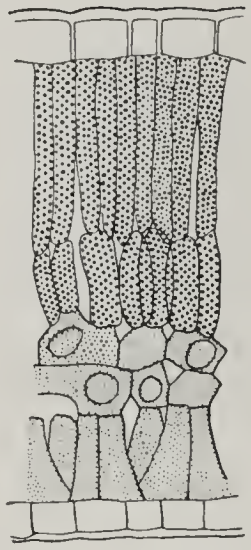

Fig. 11 ($^{270}/_{1}$).

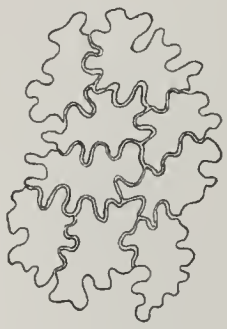

Fig. 12 ($^{150}/_{1}$).

Fig. 13 ($^{150}/_{1}$).

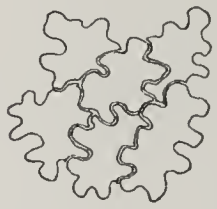

Fig. 14 ($^{150}/_{1}$).

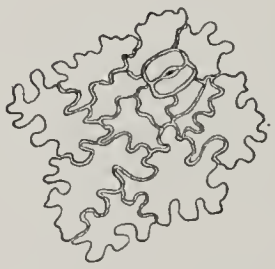

Fig. 15 ($^{150}/_{1}$).

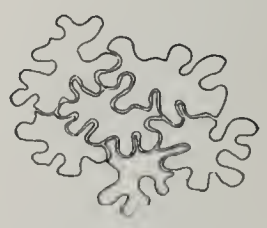

Fig. 16 ($^{150}/_{1}$).

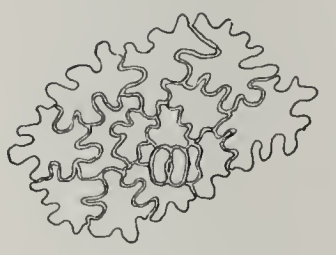

Fig. 17 ($^{150}/_{1}$).

Fig. 18 ($^{150}/_{1}$).

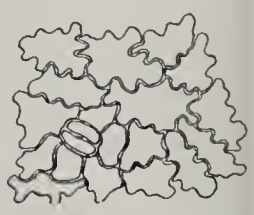

Fig. 19 ($^{150}/_{1}$).

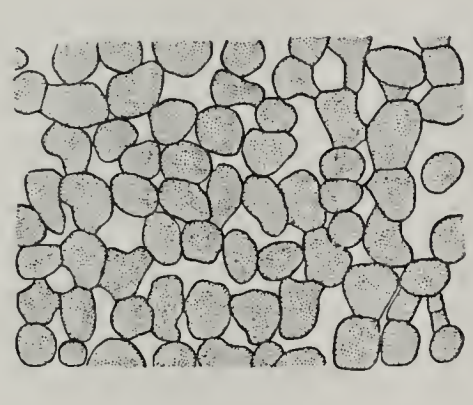

Fig. 20 ($^{270}/_{1}$).

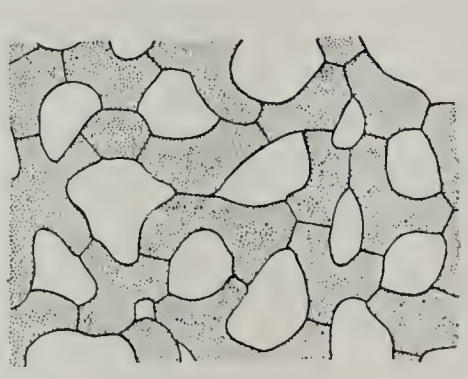

Fig. 21 ($^{270}/_{1}$).

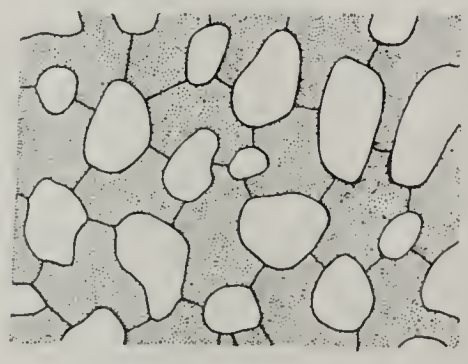

Fig. 22 ($^{270}/_{1}$).

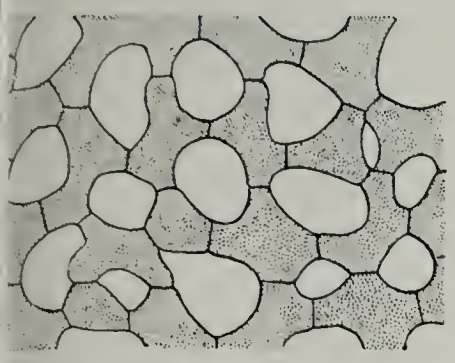

Fig. 23 ($^{270}/_{1}$).

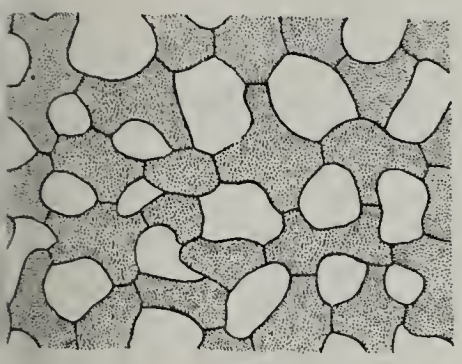

Fig. 24 ($^{270}/_{1}$).

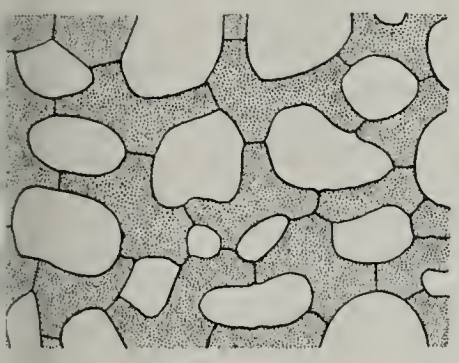

Fig. 25 ($^{270}/_{1}$).

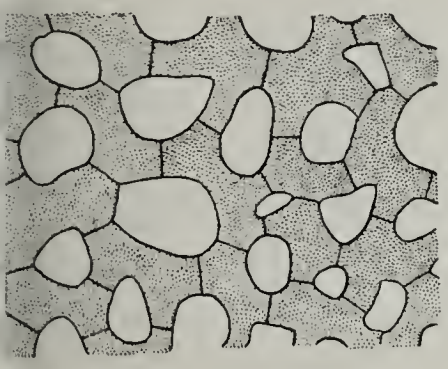

Fig. 26 ($^{270}/_{1}$).

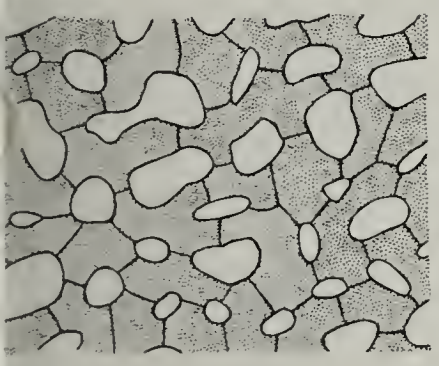

Fig. 27 ($^{270}/_{1}$).

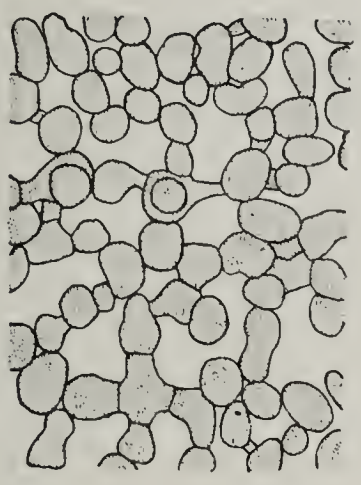

Fig. 28 ($^{270}/_{1}$).

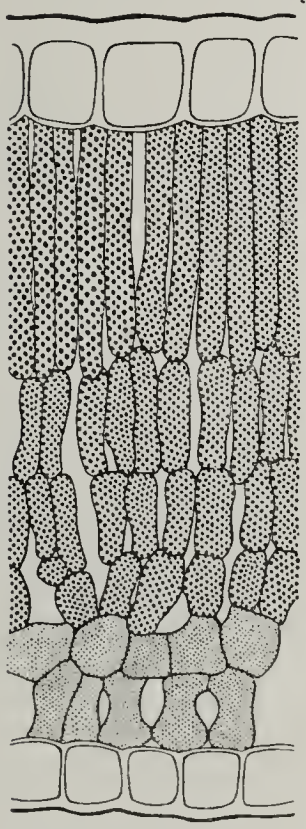

Fig. 29 ($^{270}/_{1}$).

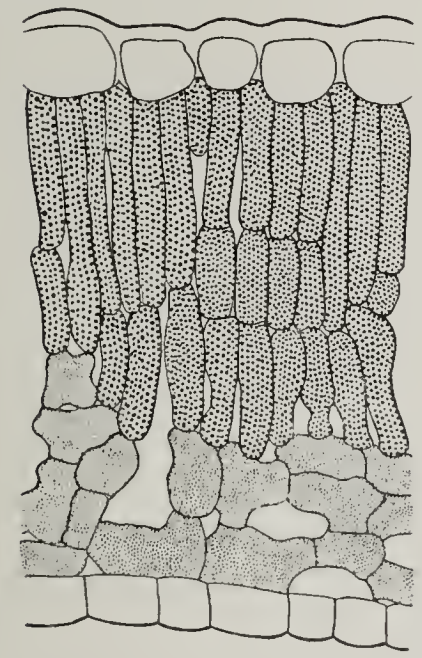

Fig. 34 ($^{250}/_{1}$).

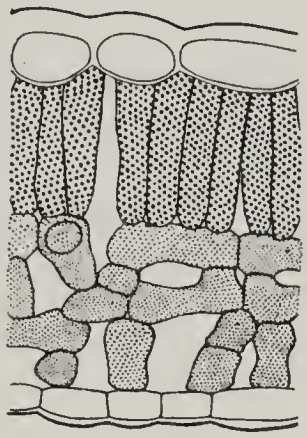

Fig. 30 ($^{270}/_{1}$).

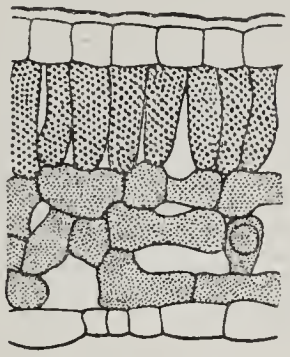

Fig. 31 ($^{270}/_{1}$).

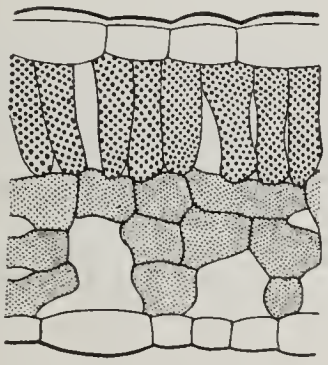

Fig. 32 ($^{270}/_{1}$).

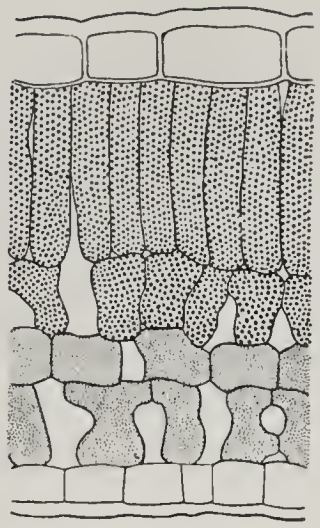

Fig. 33 ($^{270}/_{1}$).

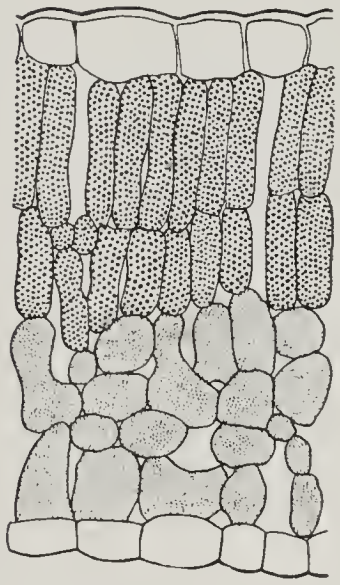

Fig. 35 ($^{250}/_{1}$).

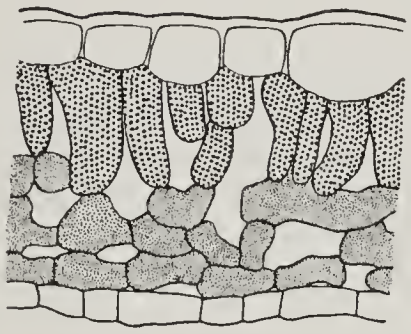

Fig. 36 ($^{250}/_{1}$).

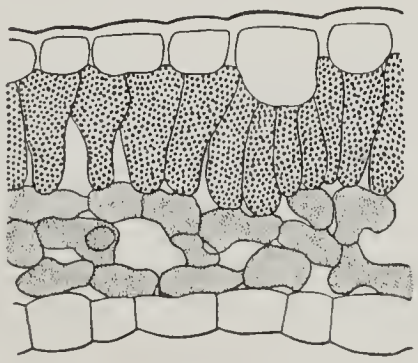

Fig. 37 ($^{250}/_{1}$).

*scher in Jena.*

Fig. 38 ($^{600}/_{1}$).

Fig. 49 ($^{270}/_{1}$).

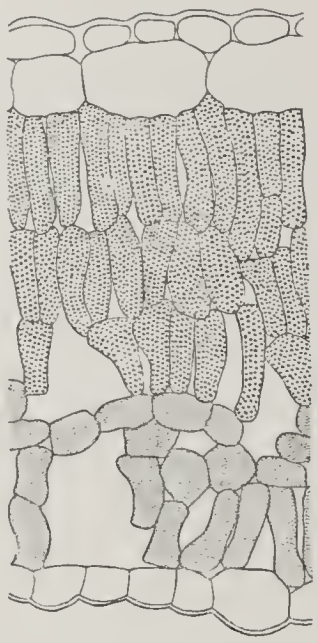

Fig. 39 ($^{280}/_{1}$).

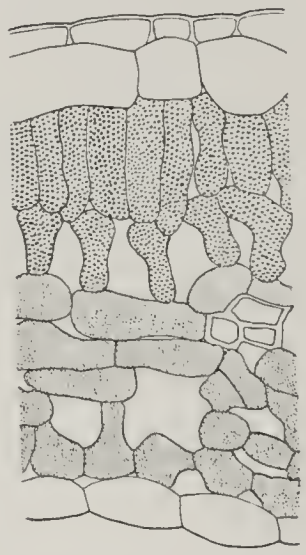

Fig. 40 ($^{280}/_{1}$).

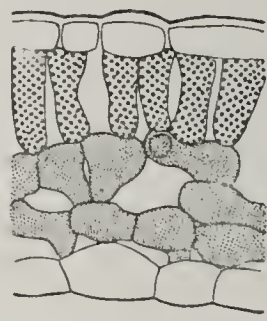

Fig. 45 ($^{250}/_{1}$).

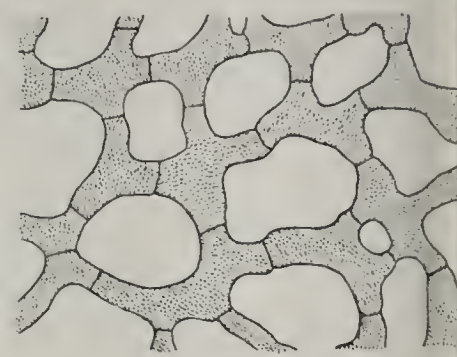

Fig. 50 ($^{270}/_{1}$).

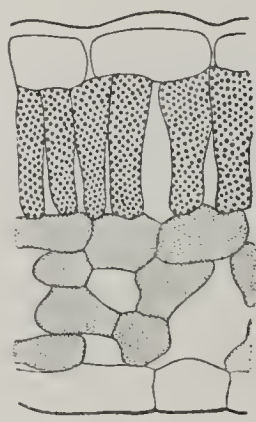

Fig. 46 ($^{250}/_{1}$).

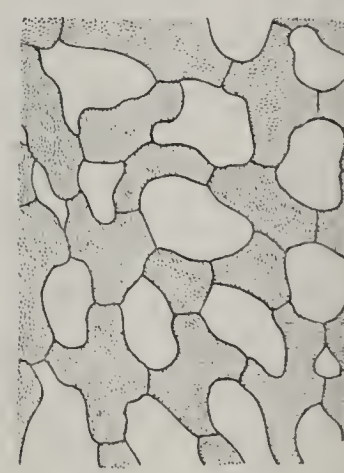

Fig. 51 ($^{270}/_{1}$).

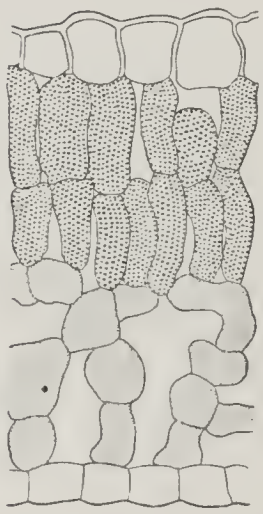

Fig. 41 ($^{280}/_{1}$).

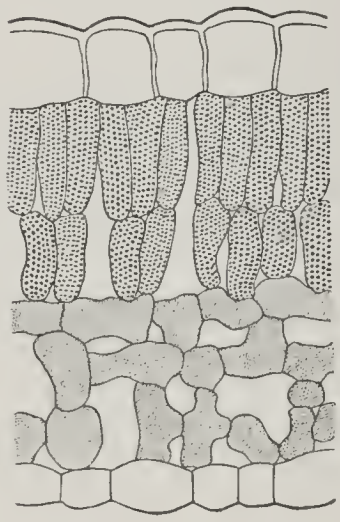

Fig. 43 ($^{280}/_{1}$).

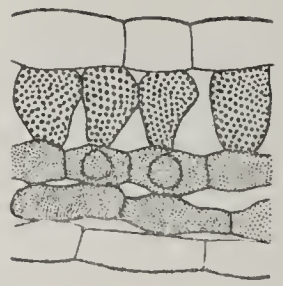

Fig. 47 ($^{250}/_{1}$).

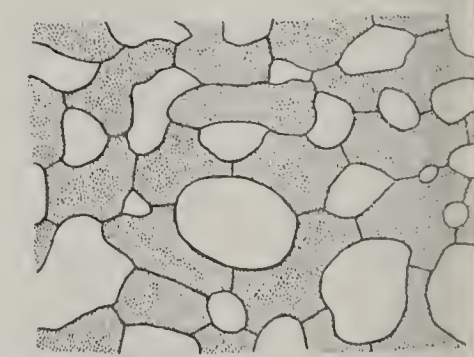

Fig. 52 ($^{270}/_{1}$).

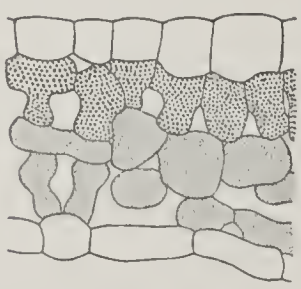

Fig. 42 ($^{280}/_{1}$).

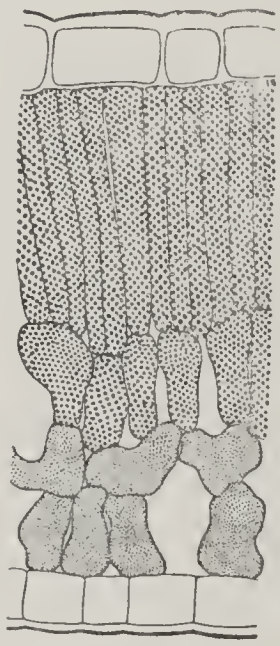

Fig. 44 ($^{250}/_{1}$).

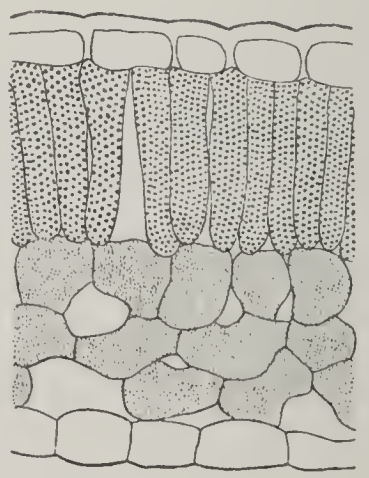

Fig. 48 ($^{250}/_{1}$).

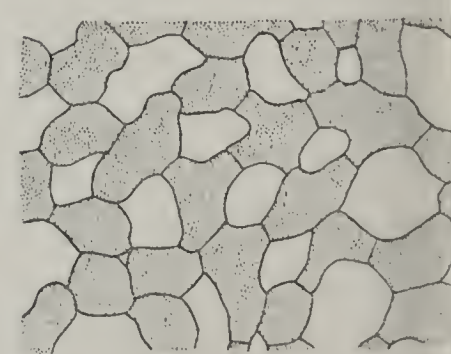

Fig. 53 ($^{270}/_{1}$).

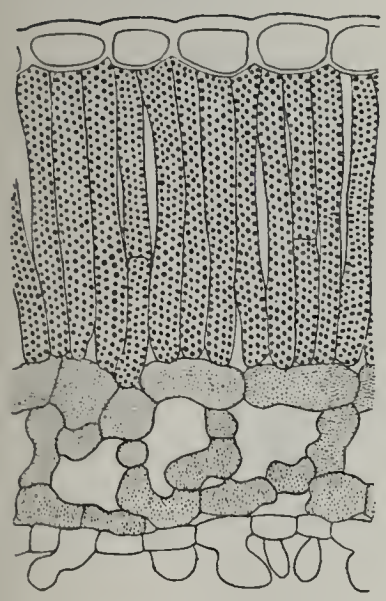

Fig. 54 ($^{250}/_{1}$).

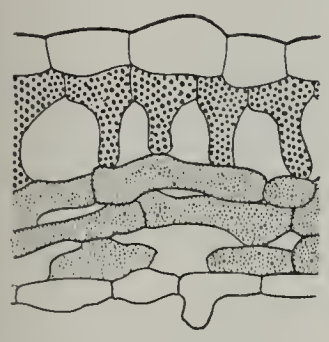

Fig. 55 ($^{250}/_{1}$).

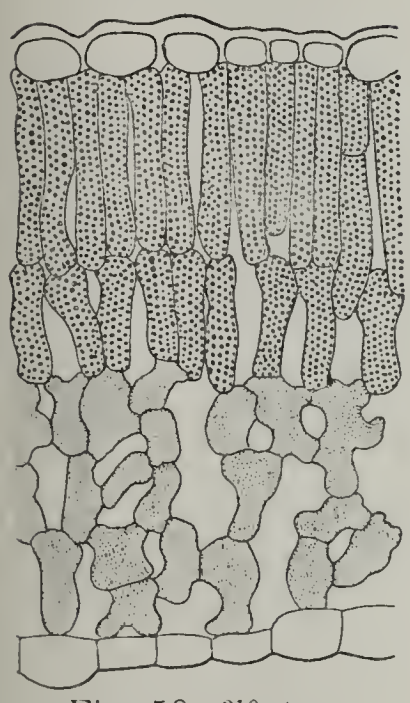

Fig. 59 ($^{250}/_{1}$).

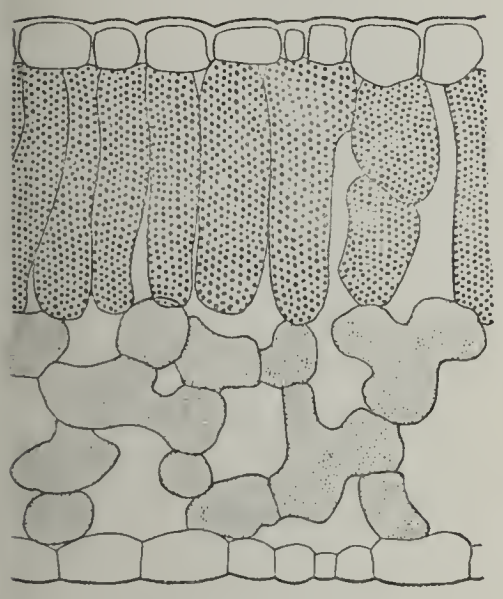

Fig. 60 ($^{250}/_{1}$).

Fig. 56 ($^{250}/_{1}$).

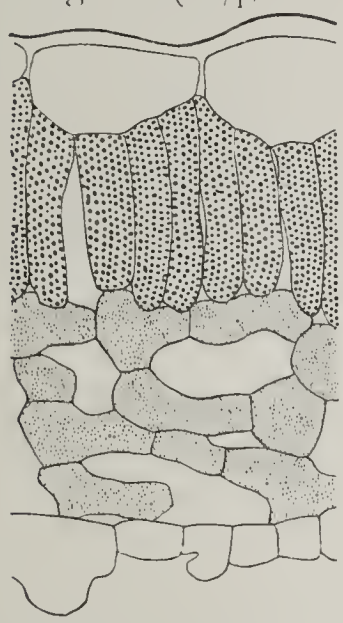

Fig. 57 ($^{250}/_{1}$).

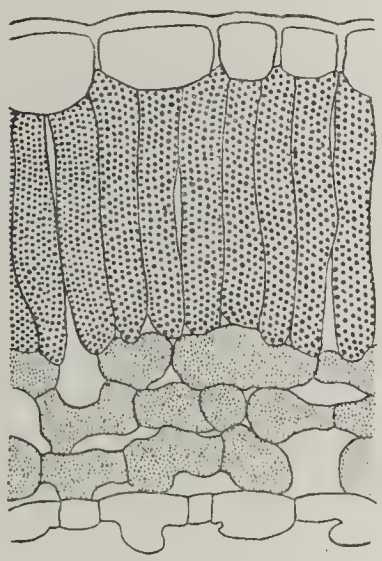

Fig. 58 ($^{250}/_{1}$).

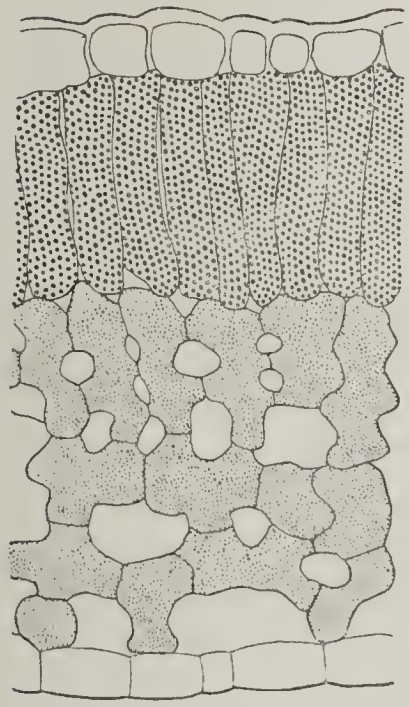

Fig. 61 ($^{270}/_{1}$).

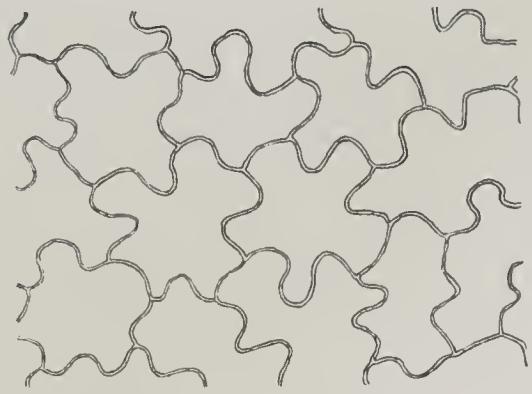

Fig. 62 ($^{270}/_{1}$).

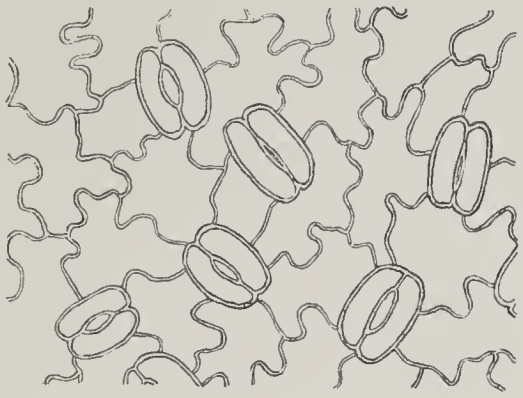

Fig. 63 ($^{270}/_{1}$).

Fig. 64 ($^{270}/_{1}$).

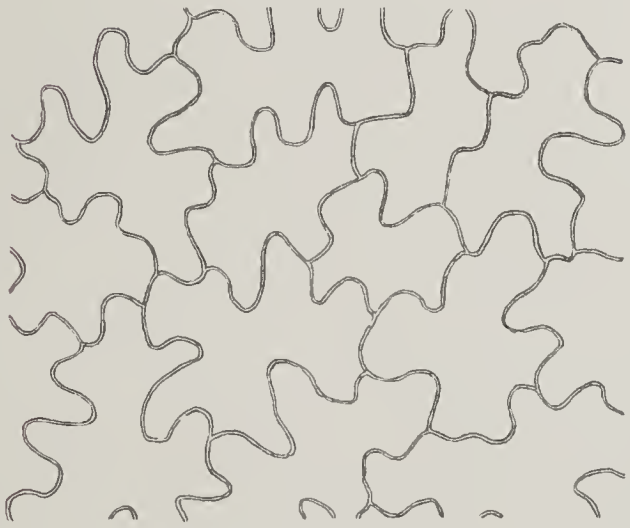

Fig. 65 ($^{270}/_{1}$).

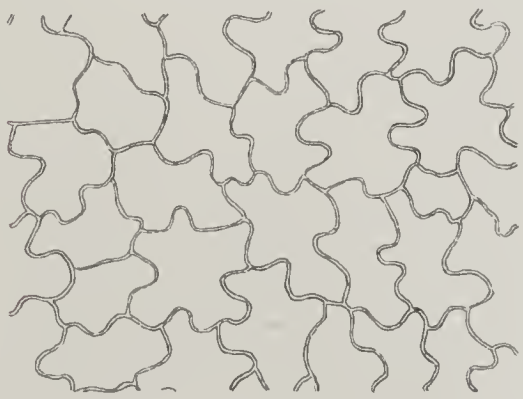

Fig. 66 ($^{270}/_{1}$).

*Fischer in Jena.*

Fig. 67 ($^{300}/_{1}$).

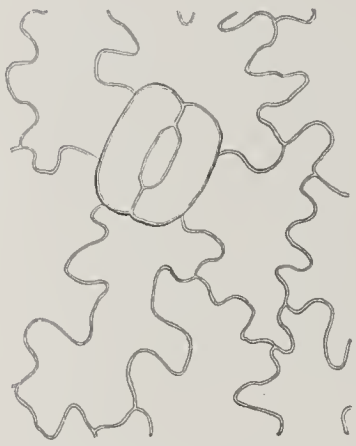

Fig. 68 ($^{300}/_{1}$).

Fig. 69 ($^{300}/_{1}$).

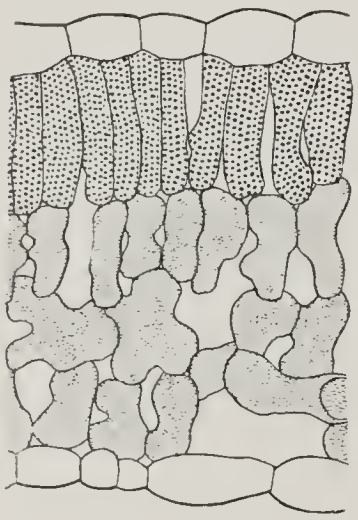

Fig. 70 ($^{250}/_{1}$).

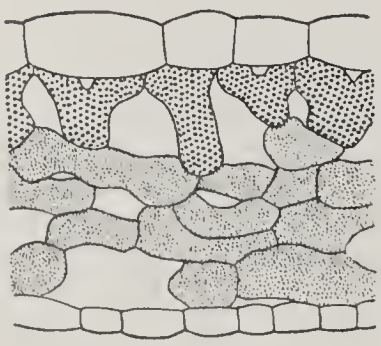

Fig. 71 ($^{250}/_{1}$).

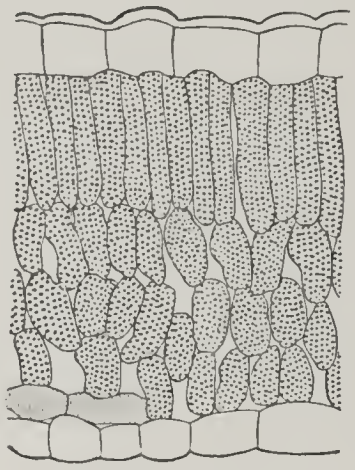

Fig. 72 ($^{250}/_{1}$).

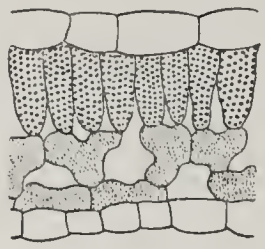

Fig. 73 ($^{250}/_{1}$).

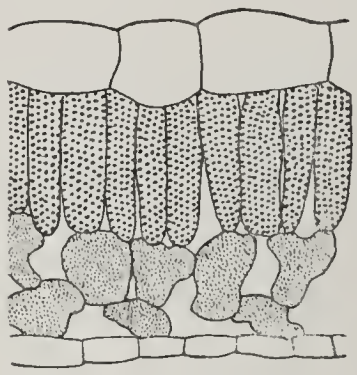

Fig. 74 ($^{250}/_{1}$).

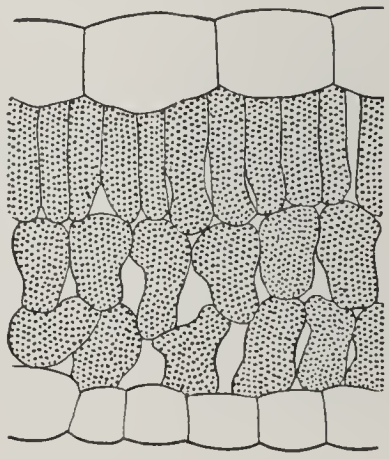

Fig. 75 ($^{270}/_{1}$).

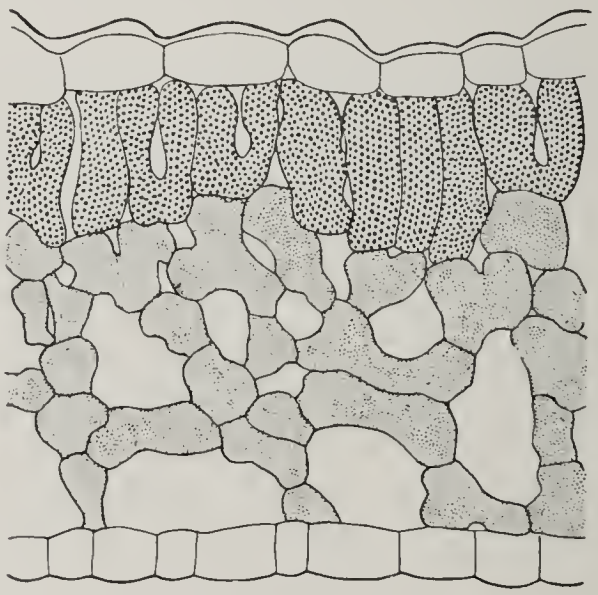

Fig. 76 ($^{250}/_{1}$).

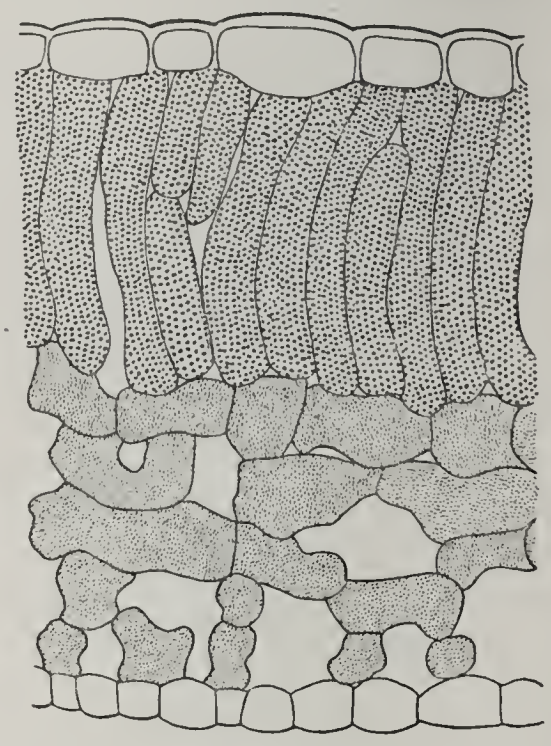

Fig. 79 ($^{250}/_{1}$).

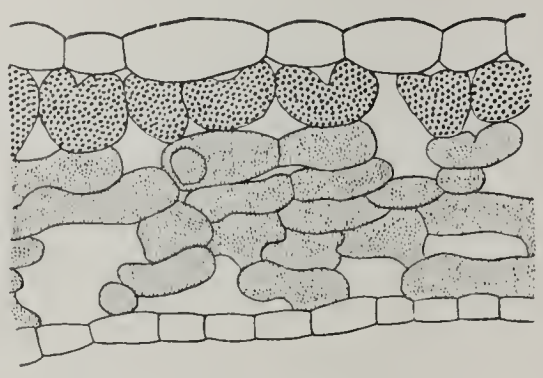

Fig. 80 ($^{250}/_{1}$).

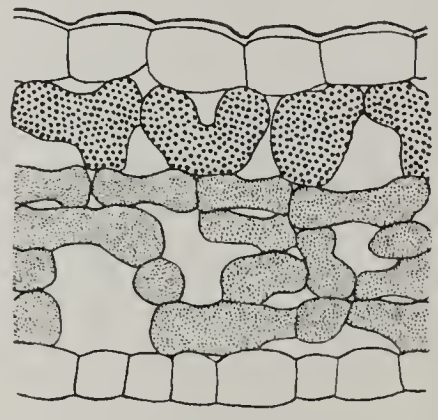

Fig. 77 ($^{250}/_{1}$).

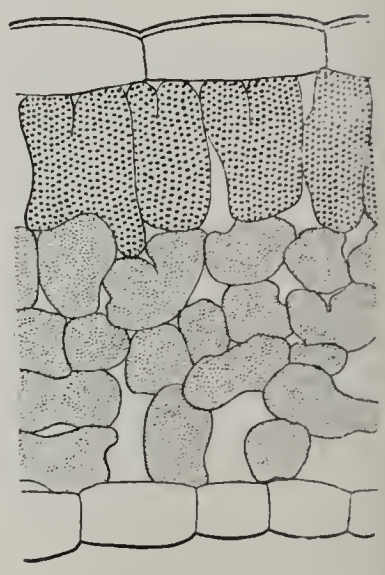

Fig. 78 ($^{250}/_{1}$).

Fig.

Fig.

(170/1).

(170/1).

(170/1).

(170/1).

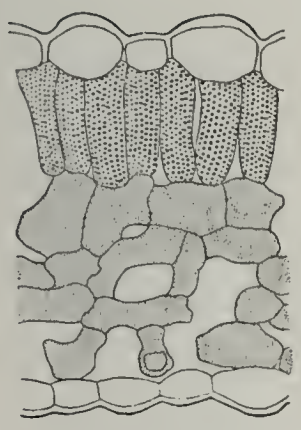

Fig. 85 (170/1).

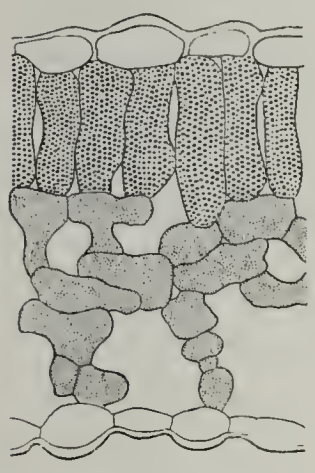

Fig. 86 (170/1).

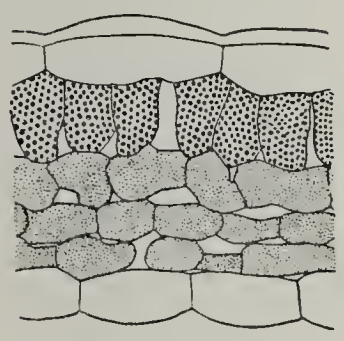

Fig. 87 (250/1).

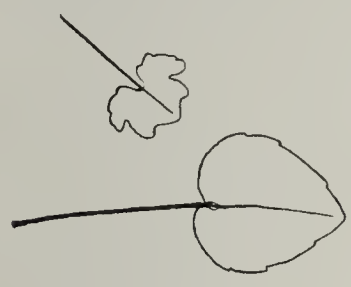

Fig. 88 (1/2).

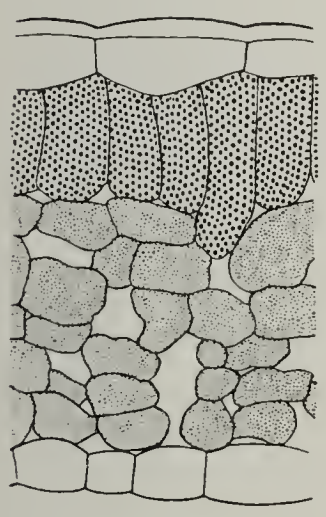

Fig. 89 (250/1).

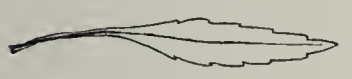

Fig. 90 (1/2).

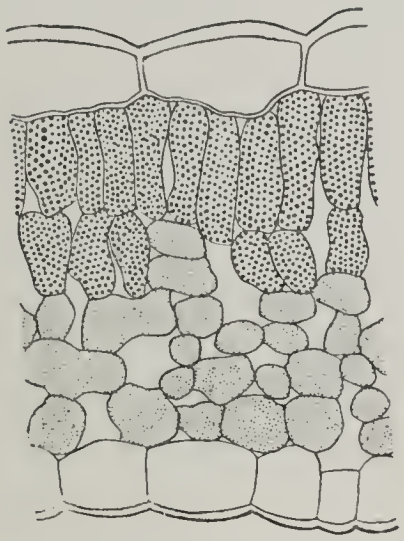

Fig. 91 (250/1).

Fig. 92 (1/2).

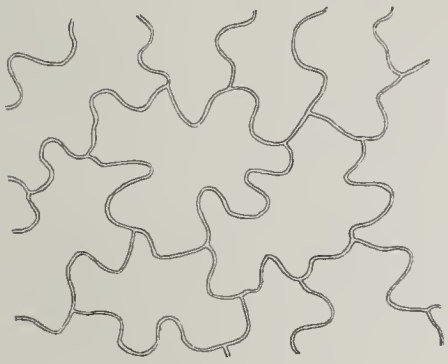

Fig. 93 (180/1).

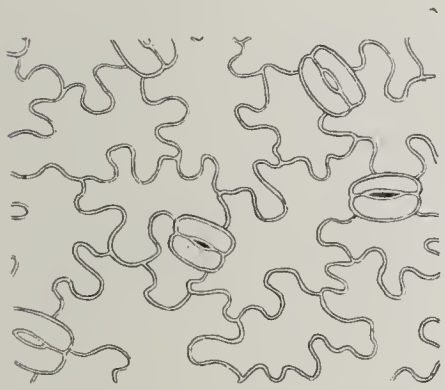

Fig. 94 (180/1).

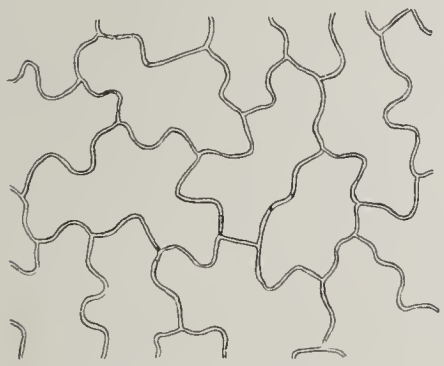

Fig. 95 (180/1).

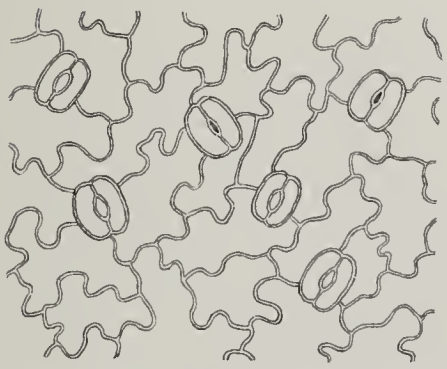

Fig. 96 (180/1).

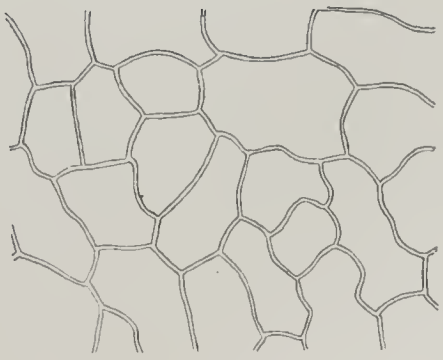

Fig. 97 (180/1).

Fig. 98 (180/1).

Fig. 99 (2/1).

Fig. 100 (2/1).

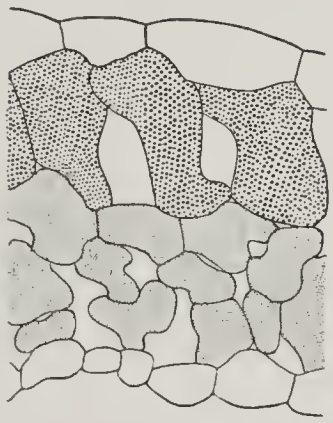

Fig. 101 (170/1).

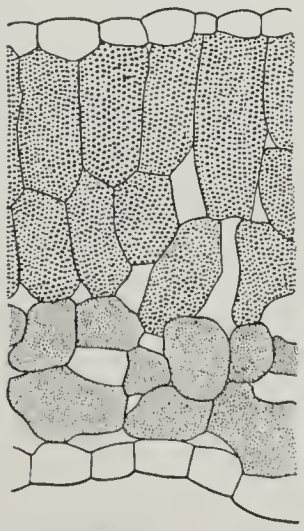

Fig. 102 (170/1).

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Fig. 87. | Campanula rotund., | Blatt | Jf.[1]), | | Querschnitt. |
| „ 88. | „ | „ | „ | „ | Umriß. |
| „ 89. | „ | „ | „ | Üf., | Querschnitt. |
| „ 90. | „ | „ | „ | „ | Umriß. |
| „ 91. | „ | „ | „ | Bf., | Querschnitt. |
| „ 92. | „ | „ | „ | „ | Umriß. |
| „ 93. | „ | „ | „ | Jf., | obere Epidermis. |
| „ 94. | „ | „ | „ | „ | untere „ |
| „ 95. | „ | „ | „ | Üf., | obere „ |
| „ 96. | „ | „ | „ | „ | untere „ |
| „ 97. | „ | „ | „ | Bf., | obere „ |
| „ 98. | „ | „ | „ | „ | untere „ |
| „ 99. | Euphrasia pratensis | „ | | Bf., | Umriß. |
| „ 100. | „ | „ | „ | Jf., | „ |
| „ 101. | „ | „ | „ | „ | Querschnitt. |
| „ 102. | „ | „ | „ | Bf., | „ |

1) Es bedeutet: Jf. = Jugendform, Üf. = Übergangsform, Bf. = Blüteform.