Klima und Blatt bei der Gattung Quercus.

Von

Wilh. Brenner.

Hierzu 31 Textfiguren.

Immer mehr hat sich in den letzten Jahrzehnten in der Botanik die Ueberzeugung festgesetzt, dass nicht nur den Linné'schen Arten keine feste und unwandelbare Beständigkeit zukomme, dass nicht nur die Arten in beständigem Fluss sich befinden, sondern auch neben den die Artmerkmale bedingenden Gruppen von Abänderungen gewisse Organe in ganz besonderer Weise der Variation fähig sind oder, besser gesagt, auf gewisse äussere Einflüsse zu reagiren vermögen. Ich möchte hier den so viel gebrauchten Ausdruck „Variation" lieber nicht angewandt wissen. Wenn de Vries in seiner neuesten Untersuchung [1]) einen so scharfen Unterschied zwischen Variabilität (individueller und partieller) einerseits und Mutabilität (progressiver und retrogressiver) anderseits constatiert, so möchte ich noch einen Schritt weitergehen und unter Variabilität im eigentlichen Sinne nur diejenigen Abänderungen verstanden wissen, deren Grund und Ursache uns unbekannt ist. Begreiflicherweise war früher das Gebiet dieser Erscheinungen viel grösser als heutzutage, wo wir angefangen haben, die kleinen Verschiedenheiten der vegetativen Organe der Pflanzen auf natürliche Ursachen zurückzuführen; ja es wird stets, je weiter die Forschung dringt, um so weiter eingeschränkt werden müssen. Es wäre dann das Wort „Variation" nichts weiter als ein Hilfsbegriff — deren wir übrigens, beiläufig gesagt, in der Naturwissenschaft schon eine stattliche Zahl haben —, der eine noch vorhandene Lücke vorläufig ausfüllen müsste, wobei es jedem freistünde, mit Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung die Gesetze auch dieser Erscheinungen abzuleiten, so lange ihre wirklichen Ursachen noch nicht gefunden sind. Ist dies aber einmal geschehen, so muss man sich bewusst werden, dass dann der Boden für diese Art der Berechnung verloren ist. Es ist mir daher unbegreiflich, wie de Vries, nach den Untersuchungen Stahl's über die Abhängigkeit des Blattes von Standortsbedingungen, noch ein mathematisches Gesetz, das Quetelet'sche, auf die Blätter eines Baumes anwenden will, wo wir es doch in der

1) Hugo de Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901.

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0118-9

Hand haben, durch einfache Mittel die Anzahl der kleinen, der grossen oder der mittleren Blätter zu erhöhen oder überhaupt die Blattgrössencurve in jeder beliebigen Weise umzugestalten. Allerdings sind wir ja auch hier noch nicht so weit, werden auch nie dazu kommen, Recepte aufzustellen, nach denen man im Stande wäre, von einer gewissen Pflanze nach Grösse, Form und Structur ganz genau bestimmte Blätter zu ziehen. Es werden auch hier immer noch Einflüsse mitwirken, die wir noch nicht kennen, und die eine neue in noch engeren Grenzen vor sich gehende Variabilität bedingen. Es ist Variabilität, wohin genau alle Kugeln einer Shrapnel fliegen, weil es unmöglich ist, die Wirkung des Sprengstoffes bis in alle Einzelheiten hinein vorauszubestimmen oder nachträglich abzuleiten; aber es ist nicht Variabilität, ob das Geschoss überhaupt über dem Ziel crepirt oder nicht, denn das soll in der Macht des Kanoniers liegen.

Es ist wichtig, dass vorerst wenigstens in Beziehung auf den Blattbau die tieferen Ursachen der formellen und anatomischen Mannigfaltigkeit besser erkannt werden; und es ist auch leicht begreiflich, warum hier zuerst die Arbeit begonnen wurde. Dasjenige Organ, das in erster Linie die Nahrungssorgen übernommen hat, wird auch am allermeisten die gegebenen Verhältnisse auszunützen oder ihnen zu widerstehen suchen müssen.

Auf Veranlassung des inzwischen leider so früh verstorbenen Herrn Prof. Dr. A. F. W. Schimper in Basel habe ich mir die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, ob auch innerhalb einer grössern Pflanzengruppe der Blattbau der verschiedenen Arten den Anforderungen des Klimas entspricht. Ich habe hiebei mein Augenmerk nicht nur auf die anatomische Structur, sondern vor Allem auch auf die Blattgestalt gerichtet und die Gattung Quercus als eine der am weitesten auf der Erde verbreiteten als Untersuchungsfeld gewählt. Allerdings traten im Laufe der Untersuchung allerlei Hindernisse auf, die einer klaren und präcisen Lösung der Frage im Wege waren. Vor Allem ist hier zu erwähnen die Unvollkommenheit der systematischen Gruppirung der Eichen. Im Grossen und Ganzen ist seit Endlicher (mit Ausnahme der Systeme Oersted's und Boissier's) die Eintheilung nach den Fruchtbecherschuppen als Hauptprincip wohl mit Recht festgehalten worden, aber im Einzelnen differiren die Systeme A. de Candolle's, Kotschy's und Wenzig's wesentlich von einander. Wo es sich darum handelte, Beziehungen der Blattform zur systematischen Verwandtschaft zu untersuchen, habe ich mich daher stets nur an das System de Candolle's unter Berücksichtigung neuerer Angaben Wenzig's gehalten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0119-7

Eine zweite Schwierigkeit bei dieser Untersuchung lag darin, dass die Standortsangaben der Herbarien zum Theil äusserst ungenau und daher für meine Zwecke fast unbrauchbar waren. Zahlreiche Eichenarten haben nämlich je nach ihrem Standort sehr verschiedene Blattformen, die oft einen grofsen Theil der Skala des Eichenblattes überhaupt durchlaufen. Sogar von Quercus pedunculata hat sich einer schon das Vergnügen bereitet, aus einem einzigen Walde bei Driesen in Mähren 71 Varietäten mit Namen zu belegen.[1]) Absolut klare Resultate wären nur dann zu erzielen, wenn alles Material eigens zu diesem Zwecke gesammelt worden wäre. Mit dem Standort „Amerika" lässt sich oft auch bei anderen Gelegenheiten nicht viel anfangen, geschweige denn hier.

Aber freilich auch da, wo es möglich war, selbst die verschiedenen Standortsformen kennen zu lernen, besonders bei unseren drei einheimischen Eichen, ist die richtige Deutung der abweichenden Formen oft keine leichte. Sonnen- und Schattenblätter, Blätter am Zweigende oder deren Basis, an Adventivtrieben oder Stockausschlägen differiren bekanntlich oft ausserordentlich, und es dürfte gewiss verfehlt sein, wenn man Alles aus einer einzigen Ursache ableiten wollte. Allerdings kann ich mich auch nicht der Ansicht v. Ettingshausen's und Krasan's anschliessen, die in zahlreichen grösseren und kleineren Abhandlungen[2]) für den Gedanken eingetreten sind, alle diese Formen seien nur Atavismen, Wiederholungen früherer Formen, wie sie denn auch für jede derselben eine fossile Eiche zur Hand haben. Das letztere will natürlich gar nicht viel sagen, da man erstens ebenso gut oder noch leichter unter den lebenden Eichen identische Formen finden würde, und anderseits die Bestimmung der fossilen Blattreste, die nur in den allerseltensten Fällen durch Frucht- oder Blüthenfunde erleichtert wird, viel zu unsicher ist, um auf sie so weittragende Schlüsse bauen zu dürfen. Hat sich bei den reinen Systematikern schon lange die Ansicht festgesetzt, dass aus Blattunterschieden oder -ähnlichkeiten allein noch keine Verwandtschaftsbeziehungen abzuleiten seien, wie soll nun hier, wo es sich um ganz

1) W. Lasch, Die Eichenformen der märkischen Wälder, haupts. der um Driesen. Bot. Ztg. 1857 pag. 489 ff.

2) Franz Krasan, Ueber continuirliche und sprungweise Variation. Engl. Jahrb. IX, 88, pag. 380 ff. — Ders., Ergebnisse der neuesten Untersuchungen über die Formenelemente der Pflanzen. Engl. Jahrb. XIII, 92, Beibl. pag. 25 ff. — C. Freih. v. Ettingshausen, Zur Entwickelungsgeschichte der Vegetation der Erde. Sitzber. d. k. Ak. d. W. LXIX B. 74. — Ders., Die Florenelemente in der Kreideflora. Sitzber. d. k. Ak. d. W. LXIX B. 74.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0120-9

unbekannte Factoren, die vor undenklichen Zeiten wirksam waren, handelt, die Blattform so missbraucht werden dürfen! Zudem sträubt sich mein Verstand, alle diese Erscheinungen nur kurzweg als Atavismus zu erklären, da damit eben rein gar nichts wirklich erklärt, sondern nur das grosse Räthsel der Erblichkeit, sogar in einer äusserst aufdringlichen Form, an Stelle des zu Erklärenden gesetzt wird. Krasan zäumt geradezu das Pferd am Schwanze auf und verlegt schliesslich alle Formenmannigfaltigkeit in graue Vorzeit, von der nur hie und da noch das oder jenes „Formenelement", durch gewisse Factoren ausgelöst, zu Tage treten, ja sogar durch Combination mit anderen — auch schon längst dagewesenen — zur neuen Art führen kann, leugnet aber rundweg und a priori die Möglichkeit, dass je etwas Neues entstehen könnte. Er glaubt so der Schwierigkeit, das Neue zu erklären, zu entrinnen, wie so viele aus Angst vor der Zweckmässigkeit sich in die Erblichkeit verrennen, ohne zu merken, dass sie vom Regen in die Traufe kommen, indem nicht nur der allereinfachste Vererbungsvorgang für uns weit unbegreiflicher ist, als eine zweckmässige Neubildung, sondern auch, was vererbt wird, einmal eben auch entstanden sein muss. Darum kümmern sich aber allerdings dann die wenigsten und hoffen, dass auch für den geneigten Leser sich das Sprichwort erwahre: Aus den Augen, aus dem Sinn. Es gibt ja bekanntlich zwei Wege, um etwas aus den Augen zu bringen, entweder man macht es thatsächlich so klein, dass man es nicht mehr sieht, wie z. B. die ganz minimen Abänderungen, die dann durch Häufung durch die Selection zu neuen Arten führen sollen, oder man bringt es in möglichst grosse räumliche oder zeitliche Distanz in die graue Vorzeit, die Urschleimära. Auf beide Weise soll mit dem Sichtbarsein auch das Bedürfniss nach Erklärung entfernt werden! Und thatsächlich fallen auch genug scheinbar wissenschaftlich denkende Leute darauf herein.

Kurz, ich glaube, dass mit dieser atavistischen Theorie nichts erreicht wird, und dass wir viel besser auf anderm Wege dazu kommen werden, die Formenmannigfaltigkeit der Eichenblätter zu erklären. Freilich absolut verwerfen möchte ich den soeben besprochenen Factor nicht. In modificirter Form, wie ihn z. B. Potonié[1]) bringt, dürfte ihm gewiss nicht einfach die Berechtigung abgesprochen werden: „Durch Störung veranlasste pathologische Deformitäten, oder mit andern Worten teratologische Erscheinungen, haben die Neigung, Formver-

1) H. Potonié, Paläophytologische Notizen. V. Patholog. Erscheinungen mit atavistischen Momenten. Natw. Wochenschr. XIII, Nr. 35, 98.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0121-4

hältnisse der Vorfahrenreihe des betreffenden Lebewesens zu recapituliren". Aber gewiss ist dies nicht die einzige Ursache der Mannigfaltigkeit; diese beruht nicht nur auf Hemmungs-, sondern auch auf Neubildungen.

Vor Allem sollte hier das Experiment zu Hilfe kommen. Man sage dann nur nicht wieder, das sei nur ein auslösender Factor, denn damit kommt man eben einmal nicht weiter. Ich habe mich daher bemüht, von verschiedenen Eichenarten durch Cultur in trockenem und feuchtem Raum wenigstens Anhaltspunkte für die weitere Erklärung der Blattform zu erhalten. Aus den Resultaten dieser Versuche glaube ich nicht nur die Stahl'sche Deutung der Standortsunterschiede neu stützen zu können, sondern, noch weiter gehend, auch die Unterschiede der Blattformen in verschiedenen Klimaten als im Wesentlichen auf gleichen Ursachen beruhend darlegen zu können.

Zu den Culturen benutzte ich theils selbst gesammelte Samen unserer Eichen, theils solche, die mir von Herrn Prof. Ch. Flahault in Montpellier waren zugesandt worden. In Beziehung auf Standortsunterschiede war ich grösstentheils auf eigene Beobachtungen oder gütige directe Mittheilungen angewiesen. Wichtig waren mir hiebei namentlich auch acclimatisirte Eichen, wie ich solche aus dem Berliner bot. Garten und von Fratelli Rovelli in Pallanza erhielt, und auch selbst in Kew beobachten konnte. Für die Vergleichung der Arten war ich auf die Herbarien und einige private Sendungen von auswärts angewiesen; alles wurde so viel wie möglich auch anatomisch untersucht. Die genauere Kenntniss der javanischen Eichen wurde mir durch eine Sendung aus dem Garten in Buitenzorg, diejenige der japanischen durch eine solche von Y. Yabe an der Imp. University in Tokyo und diejenige der californischen durch eine sehr werthvolle Sammlung von Typen von Quercus agrifolia und dumosa von Prof. W. R. Shaw in Claremont erleichtert. Von Herbarien bekam ich diejenigen der Universitäten Basel und Zürich, das eidgenössische, das der kgl. Universität München und der k. k. Univ. Wien zu Gesichte. Den Vorstehern und Conservatoren der betreffenden Sammlungen, sowie den oben erwähnten Sammlern sei auch an dieser Stelle für die freundlichen Zusendungen der beste Dank ausgesprochen. Ein kürzerer Aufenthalt in Kew ermöglichte mir schliesslich noch eine Ergänzung des Stoffes in dem dortigen bekannten reichhaltigen Herbarium.

Allgemeines über die Gattung Quercus.

Verbreitung. Von Quercusarten sind über 200 beschrieben worden, deren Wohngebiet fast alle nördlichen gemässigten und sub-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0122-0

tropischen und einige tropische Gegenden umfasst. Nach der Aufzählung Wenzig's[1]) sind aus Amerika 18 scharf unterschiedene östliche, 79 tropische, subtropische und californische Arten, 47 europäisch-orientalische und 59 asiatische Arten bekannt. Hiezu gesellen sich eine grosse Zahl zweifelhafter Arten und Varietäten, die namentlich bei gewissen Formen in besonders grosser Menge gehäuft sind, so z. B. bei Quercus lusitanica Webb. Nicht alle systematischen Gruppen der Eichen sind übrigens in gleicher Weise verbreitet; die Sectionen Cyclobalanus, Chlamydobalanus, Pasania und Lithocarpus sind auf das tropische und subtropische Asien beschränkt, während die Section Lepidobalanus mit Ausnahme des eigentlich tropischen Asiens das gesammte Gebiet bewohnt. Die Südgrenze des Verbreitungsbezirkes der Eichen liegt auf der westlichen Halbkugel in Venezuela und Columbien, die Nordgrenze geht durch den Nootkasund und den Winipegsee nach Neu-Schottland; auf der östlichen Halbkugel schneidet die Nordgrenze den Süden Norwegens, Schweden, Finnland, den südlichen Ural und verläuft am Oberlauf der sibirischen Flüsse bis an den Amur und die Insel Sachalin. Nach Süden erreicht das Gebiet der Gattung hier nur den Nordrand Afrikas, Syrien und Palästina, die Hochländer Persiens und Afghanistans, um dann im ostindischen Archipel über den Aequator hinausgehend hauptsächlich die grossen Sundainseln, theilweise Neu-Guinea und die Philippinen zu umfassen. Besonders reich an eigenthümlichen Arten ist Mexico, Costarica und Guatemala, das östliche Mittelmeergebiet, besonders Cilicien, das Gebiet von Ost-Bengalen, Burma und Malakka, sowie Japan.

Als Grundlage für die folgenden Untersuchungen dürfte es angezeigt sein, zuerst einen kurzen Ueberblick über die Haupttypen des Eichenblattes in Beziehung auf äussere Form und innere Structur zu geben.

Blattformen. Bei zahlreichen Arten der Gattung finden wir ein ganzrandiges Blatt, das sich ausnahmsweise der kreisrunden Gestalt nähert, meist aber elliptisch oder lanzett in der Richtung des Hauptnerven verlängert ist. Als abgeleitete Form treffen wir zunächst das einfach gezähnte Blatt an, das jedoch selten rein angetroffen wird, sondern meist gleichsam als Uebergangsstadium zu den drei folgenden Typen, dem stachelspitzigen, dem eigenartigen fadenlappigen und dem

1) Th. Wenzig, Die Eichen Europas, N.-Afrikas und des Orients. Jahrb. des kgl. bot. Gartens und des bot. Museums zu Berlin, Bd. IV, 86. — Ders., Die Eichenarten Amerikas, ebendas., Bd. III, 84. — Ders., Die Eichen O.- und S.-Asiens ebendas. Bd. IV, 86.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0123-6

gelappten aufgefasst werden muss. Der erstere ist durch hervorragende Secundärnerven, die sich mit den stark sklerenchymatischen Randgefässbündeln zu Stacheln vereinigen, charakterisirt; der zweite hat spitze, meist mehrfach geschlitzte Lappen, an deren Ende eine nur wenig starre, auch aus Secundär- und Randnerven gebildete Verlängerung hervortritt; der letzte ist durch mehr oder weniger tief gebuchtete, einfache oder zusammengesetzte Lappen gekennzeichnet.

In Beziehung auf die Consistenz des Gewebes finden wir alle Uebergänge von der dünnsten Blattspreite bis zum derbsten lederigen, fast pappeartigen Gebilde.

Anatomisches. Die Anatomie zeigt verhältnissmässig wenig auffallende Verschiedenheiten. Eine ziemlich eingehende Bearbeitung derselben für die Gruppe Lepidobalanus hat P. C. Schott[1]) geschrieben; eine Untersuchung, die jedoch z. Th. nur zu sehr in Details, Mikrometermessungen u. dgl. eingeht, ohne die Abänderungsgrösse zu berücksichtigen. Die im Titel angekündigten Beziehungen zur systematischen Stellung und geographischen Verbreitung beschränken sich überdies auf einige sehr dürftige Sätze. Wir unterscheiden bei den Eichen drei Haupttypen des anatomischen Baues:

1. Blätter mit deutlichem Wassergewebe oder wenigstens zerstreuten Gruppen von Wasserzellen im Schwammparenchym;
2. Blätter ohne Wassergewebe, aber mit vorherrschender Ausbildung des Schwammparenchyms;
3. Blätter mit vorherrschender Ausbildung der Palissadenzellen.

Es ist hiebei jedoch nicht zu vergessen, dass diese Eintheilung lediglich der Bequemlichkeit wegen eingeführt wird, dass sie nicht feststehenden Typen entspricht, sondern in Wirklichkeit vielmehr überall Uebergänge zu constatiren sind.

Da ich die Haarbildungen später noch genauer besprechen möchte, sei hier nur erwähnt, dass neben einigen weniger verbreiteten andern Epidermisbildungen sehr häufig mehrtheilige stern- oder büschelartige Gebilde, namentlich auf der Blattunterseite, sich finden.

Die Spaltöffnungen sind äusserst gleichartig gebaut, fast nur in der Grösse varriirend, selten etwas eingesenkt oder emporgehoben, meist ohne jegliche Nebenapparate.

Der Gefässbündelverlauf — ein seit langer Zeit für die Systematik als äusserst werthvoll anerkanntes Merkmal — findet sich

1) P. C. Schott, Der anatomische Bau der Blätter der Gattung Quercus in Bez. zu ihrer system. Gruppirung und ihrer geogr. Verbreitung. Diss. Heidelberg, Breslau 1900.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0124-2

bei den Eichen in allen drei Haupttypen vertreten: der camptodromen, der craspedodromen und brochidodromen. Bei der erstern Nervationsart verläuft der allmählich an Dicke abnehmende Secundärnerv gegen den Rand zu bogenförmig nach dem nächst obern Nerven, sich an diesen anlegend, bei der craspedodromen endigt der mehr gerade verlaufende secundäre Ast in einem Zahn oder Lappen des Randes, bei der brochidodromen spaltet er sich meist bäumchenartig vor Erreichung der Blattperipherie in mehrere Aeste.[1]) Auch hier finden sich zahlreiche Uebergänge.

Die Gefässbündel tragen oben und unten ein stärkeres oder schwächeres parenchymatisches und collenchymatisches Leitgewebe, das den meist geschlossenen Sklerenchymring auf zwei Seiten umgibt und oben und unten mit der Epidermis wenigstens theilweise in Verbindung steht. Die Gefässbündelstämme selbst sind im Mittelnerv entweder nur in zwei oder in drei Gruppen geordnet. Im letztern Fall kehrt der mittelständige den Leptomtheil meist wie der untere nach oben.

Im Folgenden sollen nun zunächst die angestellen Culturversuche besprochen werden, da sie die sichersten Anhaltspunkte dazu geben werden, die Standortsunterschiede und endlich auch die Wirkung der verschiedenen Klimate richtig zu beurtheilen.

I. Culturversuche.

Am 5. Dec. 1900 sammelte ich von einem Exemplar von Quercus pedunculata Ehrh. Eicheln, um sie im Laboratorium des bot. Instituts in Basel unter verschiedenen Bedingungen keimen zu lassen. Da ich bei Gelegenheit einer früheren Untersuchung[2]) zu der Ansicht gekommen war, dass Lichtentzug im Wesentlichen ganz dieselben Veränderungen hervorruft wie feuchte Luft und überdies infolge der mangelhaften Ernährung leicht krankhafte Organbildungen bedingt, beschränkte ich mich auf die Untersuchung der Feuchtigkeitswirkung durch Cultur unter Glasglocken. Am 5. Dec. wurden die Samen gesät, und Ende Januar bis anfangs März erschienen die Keimlinge, die bald alle kräftige Blätter erzeugten. Am 3. Jan. 1901 säte ich überdies noch Samen von Quercus sessiliflora Sm. und Quercus Suber L., die Herr Professor Flahault bei Hyères gesammelt und mir gesandt hatte. In allen Fällen zeigten sich nun zwischen den unter Glas-

1) Vergl. z. B. die Abbildungen von Qu. Blancoi, Qu. serrata und pedunculata und Qu. costaricensis.

2) W. Brenner, Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Diss. Basel. Flora 1900.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0125-7

glocken gewachsenen, täglich begossenen, und den frei gezogenen und trocken gehaltenen Exemplaren bedeutende Unterschiede, sowohl was die äussere Gestalt als was den inneren Bau anbelangt.

a) Quercus pedunculata Ehrh. (Fig. 1).

Das im feuchten Raum gewachsene Blatt ist dunkelgrün gefärbt, von etwas derber Consistenz, oberseits schwach glänzend, unten heller und matt. Die Nervatur tritt unterseits nur schwach hervor und zeigt einfach craspedodromen Verlauf. Die 5—7 Secundärnerven setzen in ziemlich stumpfen Winkeln (50—60°) an den Mittelnerv an und senden nur in grösseren Abständen deutliche tertiäre Zweige aus, die gewöhnlich bogenförmig die gegenüber liegenden Aeste höherer Ordnung verbinden, während nur die äussersten unter sich kräftige Verbindungen eingehen. Der Blattrand bildet vier sanft wellige rundliche Lappen, auch die Spitze des Blattes ist stumpf und die Basis kurz keilig ausgezogen, nur am Grunde schwach abgerundet. Der Blattstiel ist 1 mm lang (Fig. 1 b).

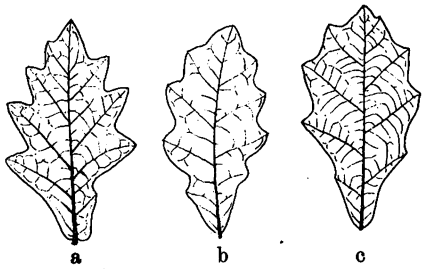


Fig. 1. Quercus pedunculata Ehrh. von Basel. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus). $^1/_2$ nat. Gr.

Das trocken gezogene Blatt ist deutlich hellgrüner, jedoch kaum derber als das feucht gewachsene, oberseits kaum glänzend, unten heller und matt. Die derbe Nervatur tritt auf der Unterseite sehr deutlich hervor und zeigt die 6—8 Secundärnerven in fast spitzen Winkeln (45—50°) aus dem Mittelnerv hervortreten. Das gesammte Adernetz ist schon makroskopisch, besonders aber mikroskopisch, viel dichter und gröber als dasjenige des feucht gewachsenen Blattes. Von den zahlreichen Tertiärnerven schliesst sich eine grosse Zahl unter einander zu Bögen zusammen. Dies kommt daher, weil der Blattrand viel tiefer gebuchtet ist und daher die einfachen Anastomosen zwischen den Secundärnerven überall bis weit ins Blatt hinein unterbrochen werden müssen. Meist sind jederseits auch nur vier, selten fünf Blattlappen vorhanden, die jedoch alle spitzer enden als beim feucht gezogenen Blatte. Auch die Blattspitze ist spitz und die Basis etwas keilig und meist herzförmig gebuchtet. Der Blattstiel ist 1 mm lang (Fig. 1 a).

Obschon das feucht gewachsene Blatt eher etwas kleiner ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0126-3

blieben ist als das trocken gezogene, ergibt sich aus einem einfachen Transpirationsversuch durch Wägen sorgfältig abgenommener und einige Zeit denselben Bedingungen ausgesetzter Blätter, dass durch entsprechende anatomische Veränderungen bei ersteren dafür gesorgt worden ist, dass es trotz der hemmenden Feuchtigkeit noch genügend transpiriren und assimiliren kann.

Tabelle der Transpirationsgrösse eines feucht und eines trocken gewachsenen Blattes von Quercus pedunculata Ehrh., während 1 Std. unter gleiche Bedingungen gebracht.

	Trocken gewachsen	Feucht gewachsen
9 Uhr 30	0,154 g	0,096 g
10 Uhr 30	0,146	0,041
Verlust	0,008 g	0,055 g

Schon nach einer Stunde hat das feucht gewachsene Blatt mehr als die Hälfte seines Frischgewichtes verloren, auch äusserlich ist es welk geworden, während man dem trocken gewachsenen noch nichts ansieht.

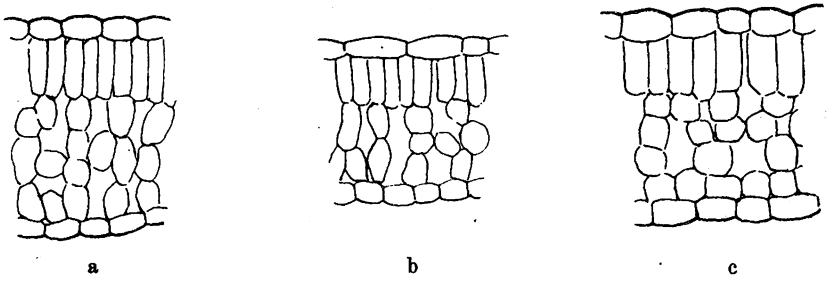


Fig. 2. Quercus pedunculata Ehrh. von Basel. Querschnitt. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus).

Anatomisch unterscheiden sich die Blätter hauptsächlich in folgenden Punkten, entsprechend allen bisherigen derartigen Untersuchungen. Beim feucht gewachsenen finden wir tangential gestreckte Epidermiszellen mit schwach verdickter Aussenwand und wenigstens auf der Blattunterseite stark gefältelten Radialwänden. Die Stomata sind zwar eher weniger zahlreich, aber viel grösser und mit stets weit geöffneter Spalte. Die Palissadenzellen schliessen nur lose an einander an und zeigen auf Flächenschnitten ebenfalls eine deutliche tangentiale Erweiterung. Das Schwammparenchym ist sehr locker gebaut. Bei einem Schnitt durch den Mittelnerv fällt gegenüber dem trocken ge-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0127-9

wachsenen Blatt hauptsächlich eine Verminderung des parenchymatischen und collenchymatischen unteren Geleitgewebes auf, während die Mächtigkeit des Sklerenchymringes und des Holzgewebes nicht stark differirt (Fig. 2 b, a).

Parallelversuche zeigten in Beziehung auf die Anatomie stets dasselbe Verhalten, nur die äussere Form war in den einzelnen Fällen etwas variabel, jedoch nur in engeren Grenzen. Recht hinderlich ist bei diesen Versuchen die bei unseren Eichen häufig auftretende Tendenz zu Deformitäten, namentlich durch sog. Blattschwund, wobei einzelne Partien am Rand oder mitten in der Spreite absterben, so dass das Blatt oft ganz verunstaltet wird. Beim Transpirationsversuch verhalten sich jedoch alle Blätter vollständig wie beim angegebenen Fall.

Besondere Veränderungen sind nun nur noch bei zwei im Victoriahaus des Gartens cultivirten Exemplaren zu erwähnen. Bei wechselnder Feuchtigkeit und steter Wärme entwickelten sich hier Blätter, die an geringer Ausmodellirung die unter Glocke gewachsenen z. Th. erreichten, ja sogar übertrafen (Fig. 1 c). Die anatomischen Verhältnisse dieser Organe liessen sich in Beziehung auf die Grösse der Elemente ebenfalls neben diejenigen der feucht gewachsenen stellen, während ihre dichte Anordnung mit Vermeidung grosser Intercellularen mehr derjenigen der trocken gehaltenen entsprach. Namentlich auffallend sind die beinahe cubischen Schwammparenchymzellen und die grossen, nicht nur tangential, sondern auch radial etwas erweiterten Epidermiszellen, die hier ein eigentliches Wassergewebe bilden (Fig. 2 c). Auch das hier vorwiegend parenchymatische Geleitgewebe des Mittelnerven ist oben und unten besonders stark entwickelt. Die Stomata sind unterseits sehr zahlreich, aber sehr klein und meist kaum geöffnet. All dem entspricht das Verhalten dieser Blätter beim Transpirationsversuch, indem sie noch langsamer Wasser verlieren als die trocken gewachsenen, eine Erscheinung, die mich zuerst, da ich den anatomischen Bau noch nicht untersucht hatte, sehr überraschte. Noch ist zu beachten, dass die Nervation sich sowohl vom feuchten als vom trockenen Typus dadurch unterscheidet, dass zwar nicht direct die Anzahl der Secundärnerven erhöht ist, aber dass kleinere Aeste zwischen den Secundärnerven die Mittelrippe oder diese selbst verlassen, die theilweise nicht direct in einem Bogen an den nächst unteren secundären Ast anschliessen, sondern die Tendenz zeigen, sich im Gegentheil nach oben zu wenden.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen kann man wohl auch hier nach dem Vorgange Kohl's die Turgorverschiedenheiten zu Hilfe

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0128-5

nehmen, wobei aber, wie ich in meiner oben citirten Arbeit näher aus einander setzte, zu beachten ist, dass man dabei nur an einen anstossgebenden Factor zu denken hat, und überdies unerklärt bleibt, warum im feuchten Raum vorzugsweise der Tangentialdurchmesser der Zellen und z. Th. sogar die Intercellularen vergrössert werden und nicht der Radialdurchmesser, der die Richtung des kleinsten Widerstandes darstellt. Ebenso bleibt nun hier unerklärt, warum im Victoriahaus der wenigstens zeitweise stark gesteigerte Turgor sich in einer allseitigen Erweiterung der Zellen ohne Bildung von grösseren Intercellularen kundgibt. Verständlich ist ein Transpirationsschutz in diesem Falle insofern, als jeder Wechsel des Feuchtigkeitsgrades der Luft bei der herrschenden Wärme viel rascher die Pflanze gefährden könnte. Das ausgebildete Wassergewebe wäre dann wohl einfach als eine Einrichtung aufzufassen, das bei der gesteigerten Wachsthumsenergie andringende Wasser, das der Gefährlichkeit wegen eben nicht alles durch Transpiration abgegeben werden darf, in bestimmte Gewebe bei Seite zu schaffen, wo es überdies bei sehr starker Verdunstung der Pflanze wieder nützlich werden könnte. Es setzt also die Entstehung eines solchen Wassergewebes einen Wechsel der Feuchtigkeit voraus. In der That überzeugten mich Messungen mit einem Hygrometer von den beträchtlichen Schwankungen des Wasserdampfgehaltes der Atmosphäre im Victoriahaus. An warmen Tagen sank das Instrument oft bis auf 53 %, um nach erneutem Bespritzen der Pflanzen und des Bodens sofort auf 100 % zu steigen.

Was nun die äussere Gestalt des Blattes anbetrifft, so glaube ich die Entstehung der tieferen und spitzeren Lappen in trockener Umgebung rein mechanisch ableiten zu können. Die Blattspreite kann sich nämlich gewiss nur da entwickeln, wo die Wasserzufuhr noch genügend gross ist, um einen Ueberschuss über den Transpirationsverlust zu liefern. Dies wird aber bei unseren Eichen bei starker Transpiration nur am Secundärnerv selbst bis zu einer gewissen Distanz vom Mittelnerv der Fall sein können, während die Tertiaräste um so weniger dazu befähigt sind, je weiter entfernt vom letztern sie liegen. Ist nur sehr schwache Transpiration vorhanden, so werden alle oder fast alle Tertiärnerven bis an den Rand hinaus eine directe Verbindung zwischen den secundären Zweigen bilden können, im idealen Falle also ein ganzrandiges Blatt erzeugen, während sie um so tiefer ins Blatt hinein unterbrochen resp. zu einem bogenförmigen Anschluss unter sich gezwungen werden, je stärker der Transpirationsverlust sich geltend macht. Indem sich dasselbe zwischen dem ein-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0129-3

zelnen Tertiärnerven wiederholt, kann schliesslich sogar eine doppelte Buchtung der Spreite entstehen.

Hiebei ist zu beachten, dass diese secundären Lappen am oberen Rand der Bucht darum zahlreicher sein werden, weil die in allen Eichenblättern meist schräg von oben nach unten aussen verlaufenden Tertiärnerven die primäre Ausbuchtung an ihrem oberen Rande in grösserer Zahl senkrecht treffen müssen, als am unteren Rand. Das trocken gewachsene Blatt ist also durch tief- und spitz-, das feucht gewachsene durch seicht- und stumpf gebuchteten Rand gekennzeichnet. Allerdings setzt dieser Erklärungsversuch voraus, dass die Anzahl der ausgebildeten Secundärnerven wesentlich unter den verschiedenen Bedingungen constant bleibt; ist dies nicht der Fall, so wird auch bei stärkerer Transpiration unter Umständen ein weniger tief gebuchtetes Blatt entstehen können. In der That sehen wir dies in gewissem Sinne bei unserem Versuch im Victoriahaus, wo offenbar infolge des genügenden Wasserzuflusses und der wachsthumsfördernden hohen Temperatur die Nervatur auch in ihrem Verlauf etwas verändert wurde. Allerdings ist hier zugleich nicht von stets gesteigerter Transpiration zu sprechen und daher der anders gestaltete Blattrand theilweise auch auf die umgebende Feuchtigkeit zurückzuführen.

Nach diesen Auseinandersetzungen komme ich zu dem Ergebniss, dass die Anzahl und der Verlauf der Secundärnerven durch die Wachsthumsintensität, besonders die dieselbe fördernde Wärme bedingt ist, die Gestalt des Blattrandes abhängig ist einerseits von der Anzahl der Seeundärnerven und anderseits von der Stärke der Transpiration, der Verlauf der Nervenendigungen, besonders der Tertiär- und Quartärnerven endlich von dem Verlauf des Blattrandes.

b) Quercus sessiliflora Smith.

Die von Herrn Prof. Ch. Flahault bei Hyéres gesammelten und mir freundlichst zugestellten Samen keimten unter ähnlichen Bedingungen wie diejenigen von Qu. pedunculata.

Das feucht gewachsene Blatt ist dunkelgrün, schwach derb und etwas glänzend, unten heller und schwach behaart. Die Nervatur ist craspedodrom und nur schwach hervortretend; der Blattrand bildet jederseits 4—5 ziemlich kurze, aber spitze Lappen und ist gegen den Stiel zu keilig (Fig. 3 b).

Das trocken gewachsene Blatt ist kleiner, etwas heller oder mehr blaugrün, derb und schwach behaart. Das stark vortretende Adernetz zeigt auch craspedodromen Verlauf, aber viel stärkere Tertiärnerven

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0130-4

als beim feucht gewachsenen Blatt. Der Blattrand ist 4—5fach schwach gebuchtet, die ebenfalls spitzen Lappen bleiben aber an Grösse hinter denen des feucht gezogenen Organs deutlich zurück. Die Blattbasis ist gestutzt bis fast herzförmig gebuchtet (Fig. 3a).

Transpirationsversuche ergaben auch hier für das feucht gewachsene Blatt eine viel raschere Wasserabgabe; auch die anatomischen Unterschiede sind ganz die gleichen wie bei Qu. pedunculata.

Es wurde hier noch ein Versuch mit wechselnder Feuchtigkeit angestellt, indem eine junge Pflanze jeden Tag für einige Stunden aus der Glocke herausgenommen und der freien Luft ausgesetzt wurde, wobei natürlich die vorher ausgebildeten Blätter alle abstarben. Das neu gebildete Blatt unterscheidet sich in der Form vom feucht gewachsenen durch kürzere aber noch spitzere, fast zahnartige Lappen;

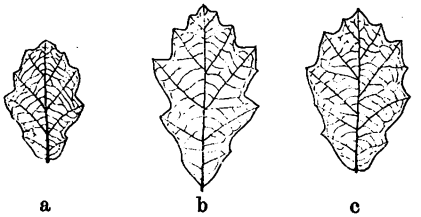


Fig. 3. Quercus sessiliflora Sm. von Hyères. a trocken, b feucht (unter Glocke), c abwechselnd unter Glocke und frei. $^1/_2$ nat. Gr.

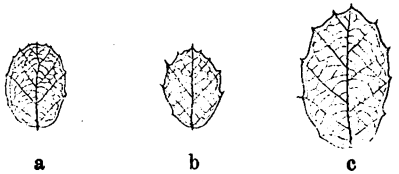


Fig. 4. Quercus Suber L. von Hyères a trocken, b feucht (unter Glocke) c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus). $^1/_2$ nat. Gr.

seine Nervatur ist kräftiger, die Blattbasis gestuzt, die Consistenz schwach derb und die Oberseite glänzend hellgrün (Fig. 3c). Die anatomischen Verhältnisse gleichen ebenfalls mehr derjenigen des feucht gewachsenen Blattes mit dem einzigen Unterschied, dass das Schwammparenchym cubisch kleinzelliger und eher dichter ist. Trotzdem ist die Wasserabgabe beim Versuche eine beinahe ebenso rasche wie bei dem ganz unter Glocke gewachsenen Blatte. In dem Versuch mit Qu. pedunculata im Victoriahaus waren die die Transpiration begünstigenden, hier die sie hemmenden Factoren vorherrschend.

c) Quercus Suber L.

Die von Hyères stammenden Eicheln dieser Art lieferten unter den verschiedenen Bedingungen äusserlich nur wenig differirende Pflanzen.

Das in feuchter Luft gewachsene Blatt ist dunkelgrün, dünn, oberseits glänzend, unterseits heller; die Gestalt ist rundlich oval, der

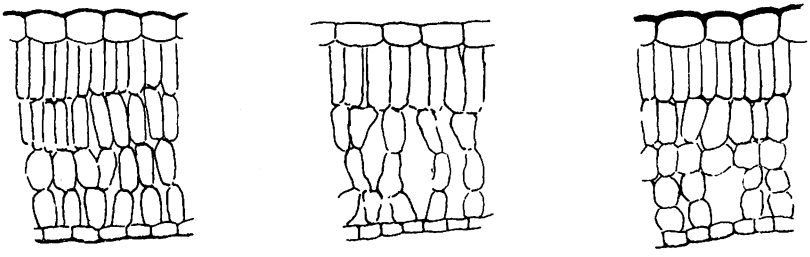
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0131-0

Blattrand mit durchschnittlich 4 bis 1,2 mm langen, wenig derben Stacheln versehen, die meist an kurzen Zähnen sitzen. Aus der Mittelrippe entspringen 3—4 schwache Secundärnerven unter ca. 45°, die durch nur wenige tertiäre Zweige miteinander verbunden sind. Der Blattstiel ist 1,3 mm lang (Fig. 4 b).

Das in trockener Luft gewachsene Blatt ist etwas heller, oben mattglänzend, etwas bläulich bereift, derber als das oben beschriebene, unterseits matt. Der Blattrand ist gleichmässig elliptisch ohne eigentliche Zähne, nur mit kurzen, aber festen, bis 0,8 mm langen Stacheln. Die 5—6 deutlichen Seitennerven entspringen unter 45° und sind durch zahlreiche kräftige Tertiärnerven verbunden. Der Blattstiel ist 1,5 mm lang (Fig. 4 a).

Das im Victoriahaus gewachsene Blatt ist bedeutend grösser und erinnert mehr an das trocken gezogene, mit dem einzigen Unterschied, dass die Secundärnerven aussen in kurze Zähne und 1,2 mm lange Stacheln enden. Der Blattstiel ist hier bis 1,7 mm lang (Fig. 4 c).

Transpirationsversuche ergaben wieder für das feucht gewachsene Blatt einen sehr raschen, für das trocken gehaltene einen sehr langsamen und für das Blatt aus dem Victoriahaus einen ebenfalls langsamen Wasserverlust.



a b c

Fig. 5. Quercus Suber L. von Hyères. Querschnitt. a trocken, b feucht (unter Glocke), c bei wechselnder Feuchtigkeit warm (Victoriahaus).

In Beziehung auf die Anatomie gilt dasselbe wie für Qu. pedunculata. Im normalen Zustand ist Qu. Suber ausgezeichnet durch stark verdickte Epidermiszellen und mehrschichtiges, langzelliges Palissadenparenchym, das allmählich nach unten in wenig differenziertes Schwammparenchym übergeht. Annähernd die normalen Verhältnisse treffen wir beim trocken gehaltenen Blatt an (Fig. 5 a), während das feucht gewachsene nur eine eigentliche Palissadenschicht und sehr lockeres Schwammparenchym zeigt neben tangential etwas gestreckten Epidermiszellen (Fig. 5 b). Das Blatt aus dem Victoriahaus zeigt auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0132-6

hier den dichteren Bau mit cubischem Schwammparenchym und grossen, oberseits verdickten Epidermiszellen. Auch hier sind die Palissadenzellen gegenüber dem trocken gewachsenen Blatt tangential und radial etwas gedehnt, während die Stomata eher verkleinert erscheinen (Fig. 5 c).

In Beziehung auf die Blattform hätten wir also hier und bei Qu. sessiliflora von Hyères ein Qu. pedunculata entgegengesetztes Verhalten. Während dort in feuchter Umgebung die Lappen verkürzt werden, nehmen die entsprechenden Gebilde hier unter gleichen Verhältnissen grössere Dimensionen an. Wir müssen uns aber hierbei daran erinnern, dass wir hier von einem an trockenes Klima gewöhnten Blatte ausgegangen sind, das durch lange Anpassung Zeit gewonnen hat, durch geeignete Einrichtung seiner Nervation sich gegen zu starkes Zerschlitztwerden des Blattrandes zu schützen. Nur wenn wir die Nervatur des Korkeichenblattes näher ins Auge fassen, können wir begreifen, wieso im trockenen Mediterranklima ein sozusagen ganzrandiges Blatt sich erhalten konnte. Das verhältnissmässig kleine Blatt von Qu. Suber wird nämlich in so ausgiebiger Weise von den nahe bei einander liegenden 5—6 Secundärnerven und den diese verbindenden starken Tertiärnerven mit Wasser versorgt, dass auch die Peripherie noch genügend Feuchtigkeit erhält, um sich entwickeln zu können. Neben dem Gedrängtstehen der secundären Aeste ist es namentlich einem in der Nähe des Randes entspringenden, nach unten verlaufenden, besonders stark entwickelten Tertiärnerven zuzuschreiben, dass hier die Ausbuchtung unterbleibt und sogar im Gegentheil der Rand, der sich unmittelbar neben dem schroffen Ende des Secundärnerven schon nach einwärts gewendet hatte, hier wieder nach aussen gebogen wird, wodurch eben jene hübsch geschweifte Peripherie des Korkeichenblattes bedingt wird (vgl. Fig. 6). Die Nervatur nähert sich also hier der brochidodromen. Während nun bei grosser Feuchtigkeit die Wachsthumsenergie am Ende des starken secundären und äusseren tertiären Nerven hier besonders gesteigert und daher die Hervorragungen vergrössert werden müssen, verursacht dieselbe Erscheinung bei der Pedunculataform eine Nivellirung des Blattrandes, weil dort, als an einem an geringere Transpiration angepassten Blatte, die Enden des secundären und der äusseren tertiären Nerven nur noch schwach und kaum von den feinsten Abzweigungen verschieden gestaltet sind. Ganz ähnlich muss das Verhalten von Qu. sessiliflora aufgefasst werden, wo



Fig. 6. Quercus Suber. Blattrand mit Nervatur.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0133-2

ebenfalls die durch Anpassung an das Mediterranklima erworbene starke secundäre und tertiäre Nervatur zu starke Lappung in trockener Umgebung verhindert, in ungewohnter Feuchtigkeit aber durch Hypertrophie dieser Theile gerade vergrössert.

Ein ganz anderer Erklärungsversuch für die Ausbildung der Lappen bei gewissen Eichen gibt Lubbock.[1]) Er bringt sie in Zusammenhang mit der verschiedenen Knospenlage der Blätter von pedunculata u. a. gegenüber Suber und Verwandten. Bei ersterer sei das Blatt in der Knospe mehr zusammengedrückt und könne sich daher an den Stellen, wo es durch die Rippen gehindert werde, nicht recht entwickeln. Ich denke, meine Versuche sprechen zur Genüge gegen diese sonst schon auf recht schwachen Füssen stehende Hypothese.

Teleologisch so kleine Formverschiedenheiten deuten zu wollen, ist allerdings ein sehr gewagtes Unterfangen; aber trotzdem darf die Vermuthung ausgesprochen werden, dass die Ausbildung des kleinen Suberblattes mit der nahezu brochidodromen Nervatur wohl nicht allein auf die mechanischen Wirkungen der Verdunstung einerseits, und der durch die Wärme geförderten Wachsthumsintensität anderseits zurückgeführt, sondern auch als Präservativmittel gegen die Ausbuchtung kann aufgefasst werden. Grosse Spreite und starke Ausbuchtung würde leichtere Beweglichkeit der Blätter resp. deren Lappen und infolge davon zu starke Transpiration hervorrufen. Umgekehrt dürfte bei Qu. pedunculata die Lappenbildung darum nicht verdrängt worden sein, weil sie, wie dies schon Kerner betonte, ein durchbrocheneres Laubmosaik und damit einen intensiveren Lichtgenuss der inneren Theile der Krone ermöglicht, ein Vortheil, der in einem gemässigten Klima ohne Gefahr der Schädigung durch zu grosse Verdunstung kann geboten werden.

II. Sonnen- und Schattenblätter.

Ein bekannter Standort von Quercus pubescens Willd. findet sich unweit Basel auf einem in die Rheinebene vorstossenden Kalkriff, dem sog. Isteiner Klotz. Dieser von der Sonne intensiv getroffene Felsen ermöglicht nicht nur den Anbau eines bekannten guten Weines, sondern gibt nicht wenigen mediterranen Florenelementen einen ihnen vollkommen zusagenden Zufluchtsort. Ueberall auf der Höhe des Felsens, sowohl auf der Süd- als der Westseite, stehen die strauch- und baumförmigen Exemplare von Qu. pubescens. Wenn man die Blätter dieser

1) J. Lubbock, On the shape of the oak-leaf. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. New-castle-upon-Tyne 1889, London 1890 p. 626, Ref. Just 89, I, p. 444.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0134-7

Bäume näher ansieht, so ist man erstaunt ob der Mannigfaltigkeit der Formen, die uns hier entgegentritt: nicht nur jeder Baum, zum Theil die einzelnen Zweige weichen in nicht unbedeutendem Maasse von einander ab, und es hält schwer, das Regelmässige in diesem scheinbaren Durcheinander herauszufinden. Immerhin fiel mir gleich eine Blattart, die ich an einer besonders sonnigen Stelle an einem südlichen Aste gesammelt hatte, auf durch den mehr breitelliptischen Umriss, die langen Lappen mit je 1—4 spitzen Zipfeln und den langen Blattstiel (Fig. 7 a). Demgegenüber zeichnete sich ein im Schatten anderer, früher belaubter Gewächse entsprossenes Blatt durch langelliptischen Umriss, nicht sehr tiefe Buchtung mit nur 1—2 zipfligen rundlichen Lappen, keilig vorgezogener Blattbasis und kürzeren Blattstiel aus (Fig. 7 b). Ein grundständiger Adventivtrieb hatte äusserst

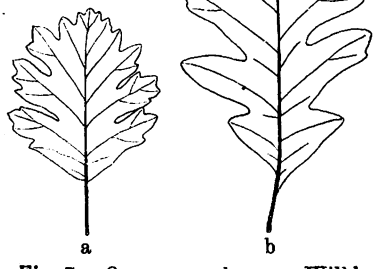


Fig. 7. Quercus pubescens Willd., Istein. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

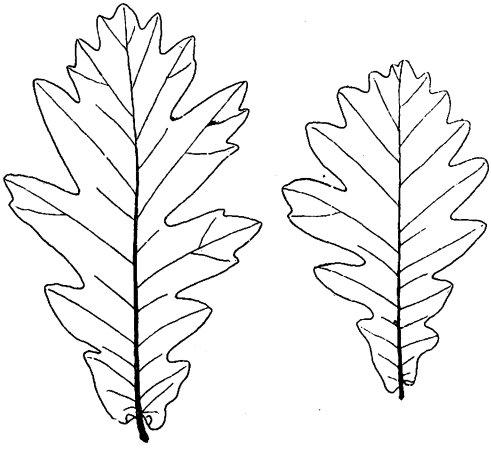


Fig. 8. Quercus pedunculata Ehrh., Hard b. Basel. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

üppige, kurzgestielte Blätter mit spitzen, ziemlich tief eingeschnittenen Lappen erzeugt, während an einem einjährigen Exemplar im Schatten alter Bäume die Lappen zwar spitz, aber nur sehr kurz und einfach waren. Was mir aber beim Vergleiche aller dieser Formen mit meinen nach den Herbarien angefertigten Zeichnungen auffiel, war der Umstand, dass die entsprechenden ähnlichsten Formen alle entschieden südlichen Typen angehörten. Das Sonnenblatt entsprach ganz dem von Qu. pubescens vom St. Loup bei Montpellier, das Schattenblatt einer Qu. pinnatifida vom Olymp, das Blatt des Adventivtriebes stimmte auffallend mit Qu. Farnetto aus Apulien und das Blatt der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0135-3

jungen Pflanze mit einer Form von Qu. lanuginosa Lam. aus Dalmatien. Der sehr sonnige Standort ist also nicht nur durch eine mehr südliche Art, sondern auch durch ganz besonders südliche Formen ausgezeichnet. Das eigentliche Sonnenblatt ist hier entsprechend unseren Beobachtungen bei den Culturversuchen dem Schattenblatt gegenüber durch tiefere Buchtung, spitzere, mehr getheilte Lappen und längeren Blattstiel ausgezeichnet, während jenes durch etwas dunklere Färbung und stärkeren Glanz der Oberseite auffällt.

Von Quercus pedunculata Ehrh. sammelte ich am Westrand der Hard bei Basel von zahlreichen Bäumen Sonnen- und Schatten-

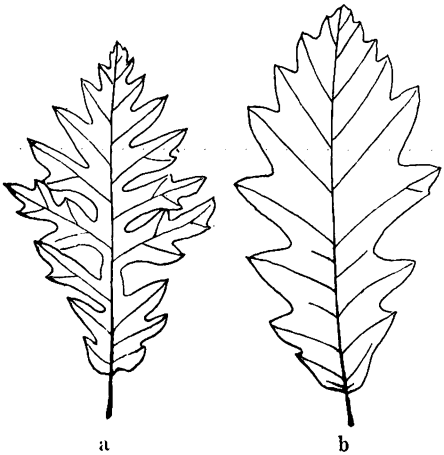


Fig. 9. Quercus Cerris L., bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

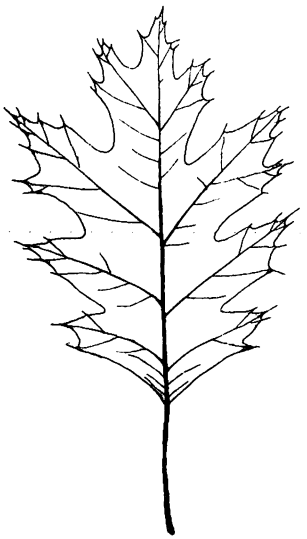


Fig. 10. Quercus rubra L. bot. G. Basel. Sonnenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

blätter, die alle den Culturversuchen entsprechende Verhältnisse zeigten: beim ersteren längerer Blattstiel, tiefere, spitzere Lappen, oft auch derbere Consistenz und tiefer gebuchtete Basis. Im Grossen und Ganzen waren die Verschiedenheiten lange nicht so gross, wie bei Qu. pubescens von Istein; alle zeigten typische Pedunculata-Form mit groben, rundlichen Lappen (vgl. Fig. 8).

Bei meinem Besuch in Kew fand ich Gelegenheit, an den zahlreichen dort cultivirten Eichen nach den Unterschieden zwischen Sonnen- und Schattenblättern zu suchen, und fand hiebei alle meine bisherigen Beobachtungen bestätigt. Deutlich grössere und spitzere Lappen, theilweise längeren Blattstiel, stets derbere Consistenz, mehr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0136-9

gebuchtete Basis und hellere, oft mehr bräunliche Färbung zeigten die Sonnenblätter von Quercus Cerris L. (Fig. 9) und ihre Varietäten, wie Qu. Lucombeana, die in prächtigen Exemplaren die dortigen Gärten zieren. Dasselbe beobachtete ich bei den europäischen Qu. sessiliflora Sm., Toza Bosc., conferta Kit. und den nordamerikanischen Qu. macrocarpa Mchx. und prinoides Willd. (vgl. auch Fig. 18). Instructiv war auch der diesen Verhältnissen ganz entsprechende Unterschied zwischen einem den Seewinden preisgegebenen und einem geschützt gewachsenen Blatt von Qu. pedunculata an der Südküste Englands, eine Beobachtung, die mich in der Erklärung dieser Erscheinungen aus den Transpirationsbedingungen bestärkte.

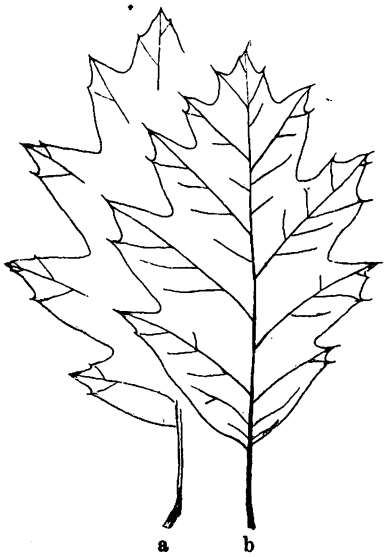


Fig. 11. Quercus rubra L., bot. G. Basel und Kew. a Sonnenblatt Kew, b Schattenblatt Basel. $^1/_2$ nat. Gr.

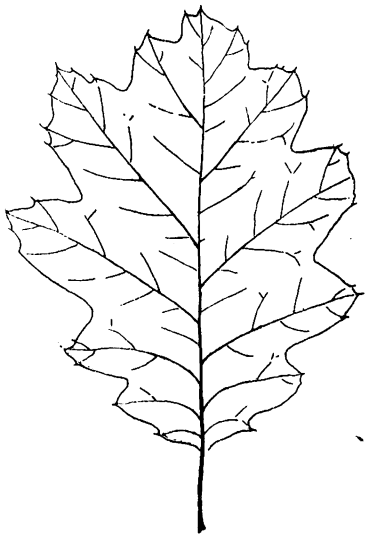


Fig. 12. Quercus rubra L., bot. G. Kew. Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Das Verhalten der fadenlappigen Formen ist ein ganz ähnliches. Qu. rubra L., die ich schon aus dem botanischen Garten in Basel kannte, erzeugt auch in Kew in der Sonne stärkere und namentlich spitzere Lappen und längeren Blattstiel als im Schatten. Schon hier sei darauf hingewiesen, dass die drei Abbildungen von Qu. rubra, die ich beilege, noch die interessante Thatsache zeigen, dass das Schattenblatt von Basel fast genau dem Sonnenblatt aus dem nördlicheren Kew entspricht, während das dortige Schattenblatt noch eine weitere Stufe der Veränderung erkennen lässt (Fig. 10, 11, 12).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0137-5

Auch bei diesen Formen ist das Blatt in der Sonne derber und heller grün. Gleiches Verhalten zeigt die in Kew cultivirte Qu. heterophylla Mchx.

Im Gegensatz zu diesen gemässigte Klimate bewohnenden Arten stehen auch hier zunächst die mediterranen und californischen Formen.

Schon Qu. lusitanica Webb. zeigt in Kew deutlich stärkere spitze Lappung im Schatten als in der Sonne (Fig. 13). Der Unterschied in Beziehung auf Consistenz, Farbe, Blattstiel und Basis bleibt derselbe wie bei den bisher besprochenen Eichen. Qu. Ilex L. hat bei allen von mir untersuchten Exemplaren in verschiedenen Gegenden Süd-Englands ein ganzrandiges, derbes, unterseits graufilziges,

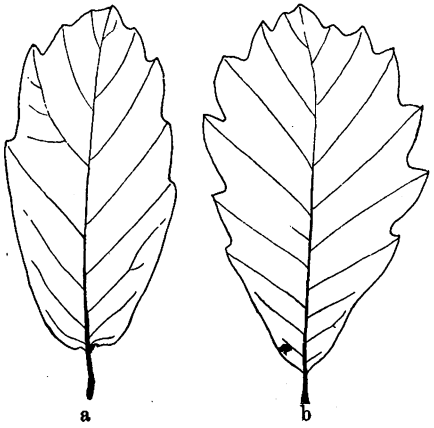


Fig. 13. Quercus lusitanica Webb., bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

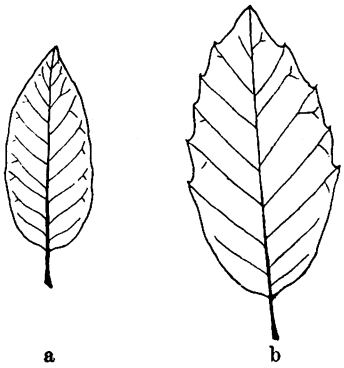


Fig. 14. Quercus Ilex L., bot. G. Kew a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

heller grünes Sonnenblatt und ein mehr oder weniger gezähntes oder gar gebuchtetes, dünnes, unten nur schwach behaartes, dunkelgrünes Schattenblatt. Blattstiel und Basis zeigten hier keine Differenzen (Fig. 14). Qu. Pseudosuber Santi und Qu. Suber L. wiesen nur geringe und undeutliche Unterschiede auf, während Qu. coccifera L. im Schatten ebenfalls grössere, länger bespitzte und stärker geschweifte Blätter trug. Die californische Qu. agrifolia Née., von der ich durch die Güte von Prof. Shaw in Claremont ausgezeichnetes Material erhielt, schliesst sich ziemlich an Qu. Ilex an. Das grosse, dünne Schattenblatt trägt oft an eigentlich lappenartigen Ausbuchtungen des Randes zahlreiche weichere Stacheln und seine Basis ist etwas keilig, während das derbe kleine Sonnenblatt im Umriss fast ganzrandig und nur mit kurzen, aber derben Stacheln versehen, seine Basis abgestutzt und etwas gebuchtet ist (Fig. 15). Wir sehen bei

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0138-0

diesem Beispiel zugleich, wie die bei Qu. Suber besprochenen starken tertiären Nerven, die eine Annäherung an den brochidodromen Verlauf bedingen, durch Wasserüberfluss zur Bildung von neuen Emergenzen am Blattrand führen können, ein Uebergang zum fadenlappigen Blatt Nordamerikas.

Die japanische Qu. serrata Thbg., die ich in je einem Exemplar im bot. Garten in Brüssel und in Kew untersuchte, zeigt ausser kürzerem Blattstiel und schwächerer Consistenz auch im Schatten eher grössere Zähne, ähnlich wie Qu. chinensis Bunge und Qu. castaneaefolia C. A. Meyer in Kew.

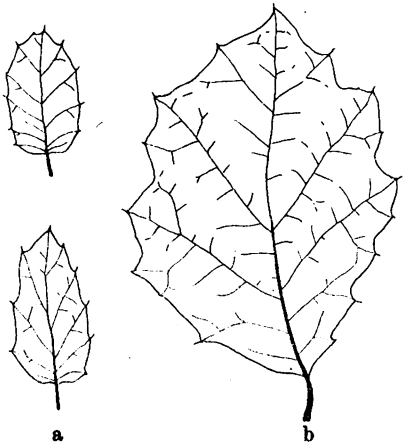


Fig. 15. Quercus agrifolia Née., Claremont (Calif.), gesammelt von W. R. Shaw. a Sonnenblätter, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

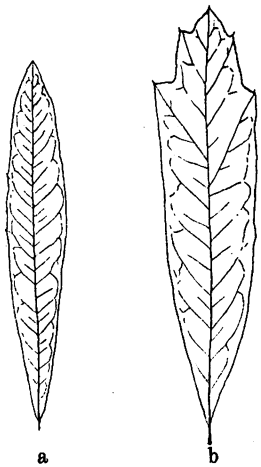


Fig. 16. Quercus Phellos L., bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

Auch die amerikanischen ganzrandigen Arten wie Qu. Phellos L. scheinen im Schatten eher die Tendenz zu spitzer Lappenbildung zu zeigen, wie Fig. 16 lehrt.

Schliesslich bleiben uns zur Besprechung noch die eigentlich tropischen Arten übrig. So gering auch hier, abgesehen von der stets deutlichen schwächeren Consistenz und dunkleren Färbung im Schatten, die Unterschiede sein mögen, so lässt sich doch, wenigstens bei den die Randgebiete der Tropen bewohnenden Formen, wie Qu. phillyreoides A. Gray (Japan) und Qu. vibrayeana F. S. und bambusaefolia (Japan), auch bei Qu. Junghuhnii Miq. (Java) eine Tendenz zur stärkeren Zahnbildung bei abnehmender Beleuchtung resp. geringerer Transpiration erkennen (Fig. 17). Dem entspricht

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0139-9

auch bei den eigentlich tropischen Formen eine Tendenz zur Vergrösserung der sog. Träufelspitze.

Die anatomischen Verhältnisse stimmen bei allen besprocheren Fällen vollständig mit den Culturversuchen überein. Es sei hier daher nur das Verhalten von Qu. rubra als einer amerikanischen Art noch näher erörtert. Das Sonnenblatt zeigt beinahe cubische, aussen ziemlich verdickte obere Epidermiszellen, zwei Lagen dichten Palissadenparenchyms, vier Lagen rundlichen, ziemlich dichten Schwammparenchyms und kleinzellige untere Epidermis mit ca. 450 kleinen Spaltöffnungen

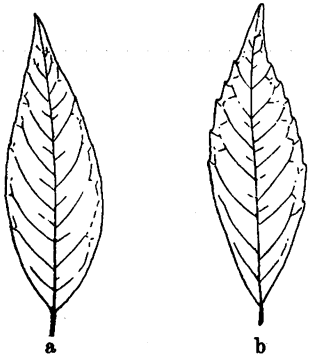


Fig. 17. Quercus bambusaefolia, bot. G. Kew. a Sonnenblatt, b Schattenblatt. $^1/_2$ nat. Gr.

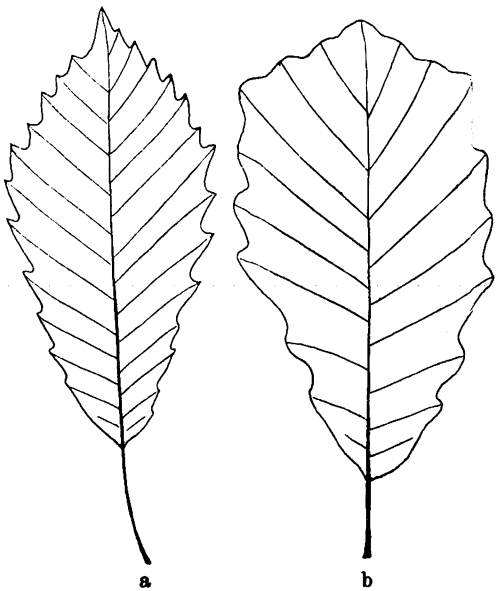


Fig. 18. Quercus Mühlenbergii Engelm. (= Prinus L.), Herb. d. Univ. Zürich. a Dry ridges, Nashville (Tennessee), b Biltmore, N.-Carolina. $^1/_2$ nat. Gr.

(pro ca. 3 mm²). Von Haaren finden sich oben 2—5 ziemlich grosse 4—6theilige, unten 6—10 2—6theilige Gebilde (pro ca. 3 mm²). Das Schattenblatt hat tangential gestreckte schwach verdickte obere Epidermiszellen, nur eine deutliche Palissadenschicht neben den vier lockeren Schwammparenchymlagen, kleinzellige untere Epidermis mit 450 ziemlich grossen Stomata. Haare finden sich hier oben nur 0—2, unten 3—6, 2—6theilige. Die Nerven zeigen schwächere Verzweigung und geringere Ausbildung des Geleitgewebes.

Anschliessend hieran sollen noch kurz die drei einzigen, mir zu Gesicht gekommenen Fälle ähnlicher Art, die schon durch Sammler

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0140-0

Berücksichtigung gefunden haben und demgemäss mit genaueren Standortsangaben versehen sind, erwähnt werden. Zwei davon stammen aus dem Biltmore-Herbarium und fanden sich in der Sammlung der Züricher Universität.

Der eine Fall betrifft Qu. Mühlenbergii Engelm., wovon das eine, mit jederseits 12—14 spitzen Lappen und 18—27 mm langem Stiel versehene Exemplar den Standort: Dry ridges, Nashville, Tennessee trägt, während das andere mit jederseits nur acht seichten stumpfen Ausbuchtungen und 12—24 mm langem Stiel Biltmore in Nord-Carolina als Standort angegeben hat (Fig. 18). Der zweite Fall betrifft Qu. Michanxii Nutt. Ein Blatt von Hallow Rock, Caroll County in Tennessee, trägt 13 spitze, etwas vorgezogene Lappen und 25—30 mm langen Stiel; das andere mit der Bezeichnung „Swamps, Bladen County, Nord-Carolina" ebensoviel, aber nur ganz seichte rundliche Ausbuchtungen und 10—15 mm langen Stiel. Endlich finden sich in Kew bei Qu. alba L. zwei Blätter, „ex herb. Mchx.", von denen das eine, tief gebuchtete, die Bemerkung „prise sur un grand arbre" trägt, während das andere, schwach gebuchtete, als „feuille, prise sur un jeune arbre ou sur les branches inférieures d'un grand arbre" (also im Schatten) bezeichnet wird. Also auch hier dieselbe Veränderlichkeit.

Wo sonst in Herbarien zwei oder mehrere Blattformen einer Art gesammelt sind, wie z. B. in Kew sieben Formen von Qu. aquatica Catesby, da fehlt stets jede Angabe, ob die Blätter auf demselben Individuum, oder unter welchen näheren Bedingungen überhaupt sie gewachsen sind; oft ist nicht einmal die vorherrschende Form als solche bezeichnet. Natürlich müssen alle diese Fälle für unsere Untersuchung ausser Betracht fallen, so interessante Aufschlüsse sie hätten bieten können, wenn irgend welche Angaben vorhanden gewesen wären.

III. Standortsunterschiede.

Ich wende mich nun der Frage zu, inwiefern dieselben Arten unter den verschiedenen Klimaten ihres natürlichen oder künstlich erweiterten Verbreitungsgebietes von einander abweichen. Naturgemäss wird nun allerdings hier, wo wir sozusagen ganz auf Herbar- oder anderweitig gesammeltes Material angewiesen sind, die Lösung der Frage in dem Maasse schwieriger, als wir nicht die Garantie haben, dass nicht Unterschiede des engeren Standortes die des weiteren verkleinern oder ganz verwischen. Nachdem wir den grossen Spiel-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0141-6

raum derartiger Veränderungen an Sonnen- und Schattenblättern kennen gelernt haben, dürfen wir uns daher nicht verwundern, wenn unsere Ableitungen hier manchmal unliebsame Unterbrechungen erfahren.

Zur Illustrirung meiner Untersuchungsmethode setze ich zunächst für einen Fall eine Tabelle hin, wie ich sie mir für die verschiedenen Arten auf Grund der Untersuchung zahlreicher Exemplare aus verschiedenen Gegenden zusammengestellt habe.

Quercus pubescens Willd.

Standort	Blattform	Tiefe d. Buchten in $^1/_2$ der halben Spreite	Consistenz	Blattstiel mm	Blattgrösse mm	Anatomie	Haare oben	Haare unten	Spaltöffnungen pro 3 mm²	Nervatur und Anzahl der Secund. n.
Visperthal (Wallis)	spitz, sehr kurzlappig, 3—5 einf. L.	3	II—III	2—4	36×55	—	—	—	—	crasp. 5
Côte d'or	spitz, sehr kurzlappig, 6 einf. L.	3	II—VI	10—12	30—55 × 50—80	E_2	1—3 s. klein	8—10 4theil.	330	crasp. 6
Basel	spitz, eher kurzlappig, 6—7 einf. bis 2f. L.	3	IV	2—5	35×70	E_2	0	0—5 mittelgr. 1—6theil.	240	crasp. 6
St. doup b. Montpellier	spitz eher kurzlappig, 5 einf. bis 4sp. L.	$3^1/_2$	IV	6—14	50×87	F_2	0	5—8 gross 2—6theil.	290	crasp. 6
Südtyrol	spitz, eher kurzlappig, 6 einf. L.	4	IV	3—7	38×72	E_2	0	2—10 klein einf.	210	crasp. 6
Prag	stumpf, kurzlappig, 5—6 einf. L.	4	IV	15—17	36×64	E_2	0	10 zieml. klein, 1—6theil.	230	crasp. 6
Lägern	stumpf, zieml. kurzl., 5—6 einf. L.	5	IV	12	50×80	—	—	—	—	crasp. 6
Berlin, cult.	stumpf, zieml. kurzl., 7 schw. dopp. L.	4	II	2—3	43×100 20—50	E_2	0	0	180	crasp. 6
Monte Generoso	spitz, zieml. langlapp., 7 L.; 1—3spitzig	$6^1/_2$	IV	3—6	× 35—80 40—70	F_2	0	10 gross 4—8theil.	300	crasp. 7
Catteiro	spitz, langlappig, 8 L.; 1—5spitzig	$9^1/_2$	III	0	× 70—110	F_2	8 mittelgr. 2—4theil.	10 gross 2—4theil.	300	crasp. 8
Bozen	spitz, langlappig, 5—6 L.; 1—3spitzig.	$9^1/_2$	—	12	38×64	—	—	—	—	crasp. 7

Erklärung: Consistenz II—III dünn bis schwach derb, II dünn, IV derb; Anatomie E_2 Palissaden- und Schwammparenchym gleich entwickelt, kleine Epidermiszellen; F_2 ziemlich mächtigeres Palissadenparenchym, kleine Epidermiszellen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0142-1

An Quercus pubescens finden wir also nur bei den Exemplaren von Berlin, Prag und Lägern bei Zürich, also den nördlichsten Standorten, stumpfe Lappen. Die Tiefe der Einbuchtung freilich ist etwas schwankend, die geringste treffen wir bei Basel (nicht von Istein) und der Côte d'or, die höchste bei Catteiro (Spanien) und Bozen; hier und am St. Loup und Monte Generoso auch die mehrtheilige Buchtung (Fig. 19). Die Consistenz ist im Ganzen an den südlichen Standorten derber, freilich mit merkwürdiger Ausnahme von Catteiro; der Blattstiel im Ganzen länger, aber wieder mit der gleichen auffallenden Ausnahme; in der Anatomie wird das Palissadengewebe stärker entwickelt, Behaarung und Spaltöffnungen sind sehr wechselnd. Die Nervatur ist stets craspedodrom, zeigt aber an warmen Standorten zahlreichere Secundärnerven. Ich kann mir die auffallenden Abweichungen beim Blatte von Catteiro nur so erklären, dass wir es hier mit einem zufällig gerade an besonders feuchter Stelle gewachsenen Exemplar zu thun haben.

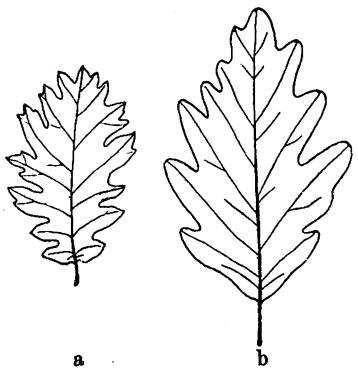


Fig. 19. Quercus pubescens Willd., Herb. d. Univ. Zürich. a Mte. Generoso, b Lägern b. Baden (Schweiz). $^1/_2$ nat. Gr.

Von Quercus sessiflora Sm. verglich ich Exemplare aus Zürich, Basel, Wadt, Montpellier und Hyères; von Quercus Farnetto Ten. solche aus Kew, Berlin (cult.), Apulien und Bannat; von Quercus Toza Bosc. solche aus Kew, Berlin (cult.), Bordeaux, Sarthe, Pyren. orient., und Teruel (Span.); Quercus Cerris L. untersuchte ich in Blättern von Berlin (cult.), Tübingen (cult.), Besançon, Kutjavin (Ungarn), Monte Generoso, Rogatica, Fiume und vom Olymp., und Quercus Mirbecki Dur. in solchen von Algier und Pallanza (cult.).

Quercus alba L. verglich ich in Exemplaren von Peoria (Ill.) N.-Carolina und St. Louis; Quercus Prinus L. von Berlin (cult.) New-York und N.-Carolina.

Was sich bei diesen gelappten Eichen sowohl der alten als der neuen Welt am regelmässigsten constatiren lässt, ist, dass in trockeneren Gegenden die Form der Lappen mehr zugespitzt erscheint, an feuchten dagegen abgerundet. Auch die Zunahme der Tiefe der Einbuchtungen lässt sich bei den meisten Formen schon am Herbarmaterial nachweisen. Ein typisches Beispiel aus dem Kew. herb. ist in Abbildung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0143-7

beigefügt: zwei Exemplare von Qu. pedunculata aus den Grenzgebieten der Verbreitung dieser Art (Fig. 20, 21). Die breitere Form der Blätter und der längere Blattstiel kehrt hier ebenfalls meist wieder, während die Consistenz der Blattsubstanz scheinbar stark variirt. Es kommt dies jedoch wohl nicht zum wenigsten daher, dass wir eben kein geeignetes sicheres Maass für diese Erscheinung haben und sie auch von der Art der Conservirung abhängig ist. Mit grosser Regelmässigkeit wieder ist die stärkere Ausbildung der Palissadenzellen in den die Transpiration begünstigenden Gegenden, bei einigen Arten auch eine Erweiterung der oberen Epidermiszellen, zu erkennen. Die Dichtigkeit der Behaarung scheint noch unbekannten Bedingungen mit unterworfen zu sein, wenigstens lässt sich nur bei Qu. pubescens eine etwelche Steigerung derselben nach Süden beobachten. Häufiger tritt die Erscheinung auf, dass die einzelnen Haarsterne aus zahlreicheren Gliedern

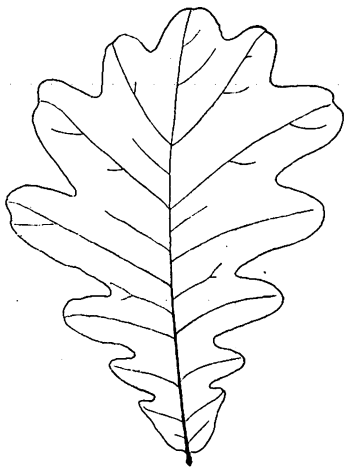


Fig. 20. Quercus pedunculata Ehrh., Lithauen (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

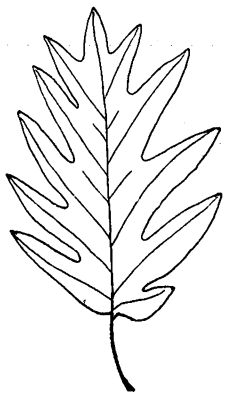


Fig. 21. Quercus pedunculata Ehrh. v. petiolaris A. DC., Nimrod Dagh, Wansee (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

bestehen. Auch hier ist allerdings zu bedenken, dass der verschiedene Erhaltungszustand des Herbarmaterials eine genaue Vergleichung in dieser Hinsicht eigentlich nicht erlaubt, da die Haare leicht abgestreift werden. Dazu kommt noch, dass auch im lebenden Zustand verschieden alte Blätter in der Behaarung von einander bedeutend abweichen. Die Anzahl der Stomata wechselt scheinbar ohne Regel und wird offenbar nur zum Theil durch geringere Grösse dieser Organe bei Blättern wärmerer Gegenden zu Gunsten des Transpirationsschutzes compensirt. Die Nervatur bleibt stets craspedodrom, zeigt jedoch mit

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0144-3

grosser Regelmässigkeit in Gegenden stärkerer Verdunstung ein dichteres Netz der feinsten Verzweigungen und meist auch eine erhöhte Zahl der Secundäräste.

Quercus rubra L. verglich ich in Exemplaren von Kew (cult.), Berlin (cult.), Basel (cult.) und N.-Carolina, Qu. coccinea Wangenh. von Berlin (cult.), Peoria (Ill.), N.-Carolina und St. Louis, Qu. palustris Dur. von Berlin (cult.) und Tennessee und Qu. nigra L. von Berlin (cult.) und St. Louis.

Diese fadenlappigen amerikanischen Arten verhalten sich den eigentlich gelappten Formen analog. Mit gesteigerter Transpirationsmöglichkeit tritt ein breiteres, derberes Blatt auf mit zwar nicht stets längeren, aber immer spitzeren Lappen, der Blattstiel wird auffallend grösser. Ueber Haare und Spaltöffnungen lässt sich auch hier nichts Bestimmtes angeben (Fig. 10, 11, 12).

Quercus lusitanica Webb. wurde in zahlreichen Exemplaren von Coimbra, Valacloche (Span.), Montpellier, Dardanellen, Cypern, Libanon, Damaskus, Bulgar Dagh, Tolos Dagh, Prov. Musch, und Kurdistan verglichen. Hiebei zeigen die Blätter aus Syrien und Cypern die geringste, diejenigen aus Montpellier, den Dardanellen und der Prov. Musch die grösste Lappung des Randes, was den bisherigen, von den eigentlich gelappten Formen abweichenden, Beobachtungen entspricht. Ebenso deutlich ist in Syrien eine Vermehrung der Secundärnerven (12—15 gegenüber 6—8 in feuchteren Gebieten), verbunden mit einer Annäherung an brochidodrome Verzweigung. Eigenthümlich ist, dass die drei Formen des westlichen Mittelmeergebietes sich von allen östlichen durch eine unterseits ziemlich starke Behaarung auszeichnen, obschon ja das Klima der östlichen Gebiete ein excessiveres ist. Es zeigt dies wieder, dass Haarbildung offenbar noch ganz anderen Factoren unterworfen sein muss.

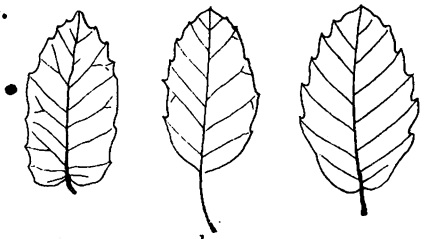


Fig. 22. Quercus Suber L. a Porquerollos (Herb. Basel), b) Sobreiro (Herb. Basel), c Pallanza (Frat. Rovelli). $^1/_2$ nat. Gr.

Quercus Ilex L. wurde in Blättern von Orbe und Ouchy (Schweiz) (cult.), Bastia, Karpathos, Olymp, Montpellier und Madeira, Quercus Suber L. von Pallanza (cult.), S.-Istrien, St. Martin b. Montpellier, Montagnes des Maures, Porquerolles, Sobreiro und Bastia und Quercus coccifera L. und calliprinos Webb. aus Les Angles (Gard.), Montpellier, Nizza, Naxos, Libanon und Cilicien untersucht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0145-9

Diese stachelspitzigen Formen zeigen im feuchtgemässigten Klima die Tendenz, entweder ihre Stacheln ganz zu unterdrücken und zu kurzer Lappenbildung überzugehen (Ilex) oder aber den Blattrand wenigstens stärker zu schweifen (Suber) (Fig. 22) und an Stelle der starren Spitzen weichere längere Gebilde zu setzen (coccifera). Die beigefügten Abbildungen zeigen auch deutlich die stärkere Entwickelung der tertiären Nerven im eigentlichen Mediterranklima.

Auch die schwach gezähnten Formen Japans und Chinas, wie Quercus serrata Thbg. und chinensis Bunge, zeigen in Nordeuropa (bot. Garten von Berlin, Kew und Brüssel) grössere Zähne und kürzeren Blattstiel (Fig. 23), während ein Exemplar von Qu. sclerophylla Lindl. in Pallanza dem Herbarmaterial aus China gegenüber nur schwache Abänderungen zeigt.

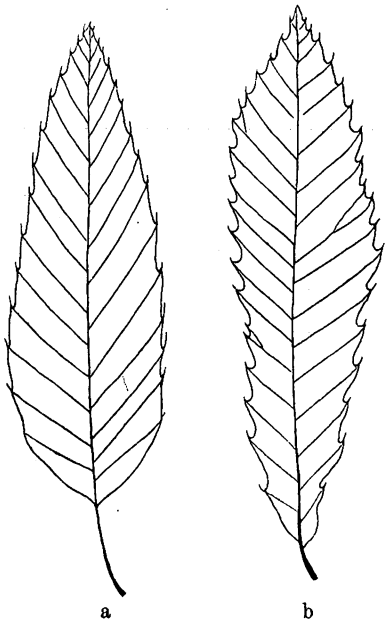


Fig. 23. Quercus serrata Thbg. a Kiushiu, Japan (Herb. d. Univ. Zürich), b Berlin, bot. G. $^1/_2$ nat. Gr.

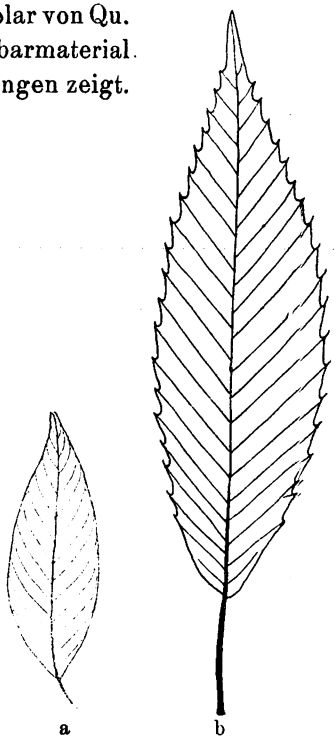


Fig. 24. Quercus lineata Bl. a Java, n. Ettingshausen (Kew herb.), b v. Lobbii, China, Prov. Szechwan (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

Ganzrandige oder vorwiegend ganzrandige amerikanische Eichen wie Qu. Phellos L. und Qu. heterophylla Mchx. zeigen in den Gärten von Berlin und Kew grössere Tendenz zur Lappenbildung als an ihren natürlichen wärmeren Standorten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0146-5

Um Veränderungen an tropischen Formen zu constatiren, lag mir zu wenig sicher bestimmtes und mit Angaben versehenes Material vor. In den Abbildungen setze ich nur von Qu. lineata Bl. eine normale ganzrandige javanische und eine nördliche, durch Zähne ausgezeichnete Varietät aus China zur Vergleichung hin (Fig. 24).

IV. Vergleichung der Arten.

Ich will nunmehr versuchen, an Hand statistischer Tabellen, die ich aus meinem, mit Ausschluss der Standortsvarietäten, 369 Nummern (Arten und Varietäten) zählenden Katalog angefertigt habe, die Beziehungen zwischen Klima und Blatt für die verschiedenen Arten klarzulegen. Von jeder mir zu Handen kommenden Species verfertigte ich Zeichnungen der typischen Blattform, notirte Angaben über Consistenz, Blattstiel, Grösse, Behaarung und Nervatur und stellte mir von den meisten auch anatomische Schnitte und Zeichnungen her, um möglichst objectiv vergleichen zu können.

Ich werde zunächst die verschiedenen Angaben einzeln betrachten, um nachher ein möglichst fassbares Bild von den typischen Merkmalen für die Eichen der verschiedenen Gebiete entwerfen zu können.

Ich habe hauptsächlich nach den von Grisebach[1]) unterschiedenen Florenreichen das ganze Gebiet in 12 Bezirke folgendermaassen eingetheilt:

Ia. Das sibirisch-mongolische Waldgebiet im kalt-gemässigten Gürtel.
Ib. Das europäische Waldgebiet mit gemässigtem Klima.
Iaα. Das nördliche ostamerikanische Gebiet bis N.-Corolina mit gemässigtem Klima.
Iaβ. Das südliche ostamerikanische Gebiet mit warmgemässigtem Klima.
IIb. Das westliche, hauptsächlich californische Gebiet mit trockenem Sommer.
III. Das chinesisch-japanische Gebiet mit mild gemässigtem, ziemlich feuchtem Klima.
IV. Das Gebiet des westlichen Himalaya mit warmem trockenem Klima.
V. Das anatolische Gebiet (Cilicien, Syrien, Persien, Afghanistan und Abchasien) mit trockenem Sommer.
VI. Das mediterrane Gebiet mit heissem Sommer.
VII. Das centralamerikanische Gebiet mit heissem, theilweise feuchtem Klima.

1) A. Grisebach, Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0147-0

VIII. Das indische Monsungebiet des Festlandes mit feuchtem heissem Klima.

IX. Das ostindische Inselgebiet mit sehr feuchtem heissem Klima.

1. Blattform.

Wohngebiet	Ganzrandig rundlich	Elipt. ohne Träufelspitze	Elliptisch mit Träufelspitze	Lanzettlich	Tendenz zu Zähnen	Zähne	Tendenz zu Stachelspitz.	Stachelspitz.	Tendenz zu Fadenlappen	Fadenlappen	Tendenz zu Lappen	Lappen kurz, spitz	Lappen kurz, rund	Lappen lang, spitz	Lappen lang, rund
Ia . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Ib . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	5	1
IIaα .	—	—	—	1	—	—	—	—	3	10	—	1	—	1	2
IIaβ .	—	1	—	4	—	—	—	—	5	5	6	1	5	—	2
IIb . .	—	1	—	—	—	2	3	2	—	6	1	—	4	1	—
III . .	—	—	6	4	7	14	—	—	1	1	1	—	—	—	—
IV . .	—	—	1	—	1	4	—	2	—	—	—	—	—	—	—
V . . .	1	—	—	—	—	4	3	7	—	—	4	14	1	6	—
VI . .	—	—	—	—	1	4	3	12	—	—	2	12	2	4	1
VII . .	1	10	1	14	1	5	3	1	3	7	5	6	3	—	—
VIII .	1	2	29	1	2	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IX . .	1	1	38	—	2	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Summa 350

Die Sectio Lepidobalanus Endl., bei uns in kühleren gemässigten Gegenden allein durch die gelappte Form vertreten, zeigt sich in allen Theilen ihres Wohngebietes mit Ausnahme des ostasiatischen und centralamerikanischen auch in dieser Gestalt. Während jedoch bei uns und im gemässigten Amerika die tiefer gelappte Gestalt häufiger ist, herrschen im Mittelmeergebiet und dem ähnlichen, noch excessiveren westasiatischen Klima kurz gelappte neben äusserst lang gelappten Formen vor. In Amerika kommen, von S. nach N. in Ausbildung und Anzahl zunehmend, die sog. fadenlappigen Blätter dazu. Andeutungen dieser Formen treffen wir in Centralamerika, Californien und den übrigen südlichen Staaten häufig, so namentlich bei Qu. Phellos L., imbricaria Mchx., virens Ait. und Wislizeni A. DC. (Fig. 25), auch bei Qu. crassifolia H. et B. u. a. häufig. Wie wir zum Theil gesehen, zeigen diese Formen auch bei Cultur in feuchteren Gegenden Tendenz zu solchen Bildungen. Endlich treffen wir im Mittelmeergebiet und Californien, vereinzelt auch in klimatisch ähnlichen Gegenden Asiens (Qu. dilatata Lindl. und semecarpifolia Sm.) stachelspitzige, in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0148-6

China und Japan und vereinzelten anderen Gebieten Mittelasiens gezähnte und in Centralamerika ganzrandige Blätter an.

Zur Erklärung aller dieser Formen müssten wir offenbar, auch wenn wir nichts von fossilen Eichenblättern wüssten, vom ganzrandigen Typus ausgehen und nach der aus unseren Beobachtungen gewonnenen Erfahrung, dass mit Zunahme der Wärme die Nervatur eine kräftigere wird, annehmen, dass zu Ende einer früheren, offenbar gleichmässig feuchteren Epoche überall, jedoch nicht unter allen Breiten auf gleiche Weise, durch Anpassung an die Transpirationsbedingungen die Idealform erreicht war. Unter höheren Breiten genügte es, um den Blattrand ganz zu erhalten, wenn 6—8 Secundärnerven mit schwachen tertiären Verbindungen die Spreite jederseits mit Wasser versorgten (Vorstufe der craspedodromen Nervation). Im wärmeren Klima der heutigen Mittelmeerländer und ähnlicher Gebiete war eine etwas stärkere Randnervatur, wie ich sie bei Quercus Suber beschrieb, erforderlich (Annäherung an den brochidodromen Typus). In heissen trockenen

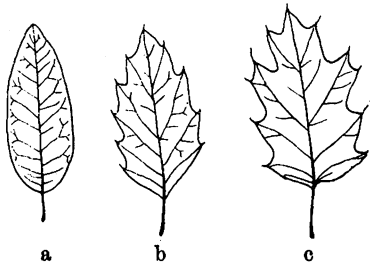


Fig. 25. Quercus Wislizeni A. DC. a und b nach v. Ettinghausen, Calif., ohne nähere Bez., c Californien, Mendocino Co. (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

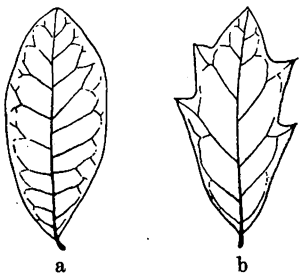


Fig. 26. Quercus virens Ait. a Sandy soil near the coast, Weightsville, N.-Carol., b Dry pine barrens near Jacksonville, Florida (Herb. d. Univ. Zürich). $^1/_2$ nat. Gr.

Gegenden konnte einzig die vollkommen brochidodrome Nervation diesen Zweck erreichen, während in heiss-feuchten Gebieten der camptodrome Verlauf genügte. Infolge später abnehmender Temperatur oder zunehmender Feuchtigkeit erzeugten in den Mittelmeerländern die starken Secundärnerven, ihrer grossen Zahl entsprechend, zahlreiche, aber kurze Lappen (die daher heute noch an feuchteren oder kühleren Stellen besonders stark auftreten): Lusitanica-Form (Fig. 13). Nach erneuter Zunahme der Wärme oder Rückgang der Niederschläge erhielten sich diese Formen nur an gewissen Stellen, während sie an anderen, excessiveren durch Hemmung in ihrer vollen Ausbildung zur stachelspitzigen Ilex-Form wurden (Fig. 14). (An

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0149-4

trocken-kühlen Orten sehen wir daher Qu. Ilex wieder ganzrandig, an feucht-kühlen durch Auswachsen der Spitzen lusitanica-artig werden.) Im Norden vermochte der ganze Rand bei einem Spärlicherwerden der Niederschläge resp. einer Zunahme der Wärme der Steigerung der Trockenheit nicht Stand zu halten; durch Hemmungsbildung entstand daher die Robur-Form (Fig. 7, 8), die, je weiter sich das schwachnervirte Stammblatt nach Süden gewagt hatte, nun um so tiefer gelappt wurde (Fig. 21). (Nur in feuchten Gegenden vermag sie sich heute wieder der Normalform zu nähern.) Während nun in Europa damit die Erklärung der Eichenformen erreicht wäre, kommt in Amerika als Eigenthümlichkeit noch das fadenlappige und das ganzrandige Blatt hinzu. Letzteres, offenbar seit langer Zeit an das trocken-heisse Klima angepasst, vermag auch heute noch vermöge seiner brochidodromen Nervation die ganzrandige Form aufrecht zu erhalten: Linguaefolia-Form (Fig. 16, 25—27). Zur Erklärung der Fadenlappen müssen wir dagegen auf die centralamerikanischen Eichen zurückgreifen, auf die wir schon durch die Art der Verbreitung dieser Form und durch das Verhalten mancher ganzrandiger Eichen bei gehemmter Transpiration gewiesen werden (vgl. Fig. 25 u. 26). Gleichsam durch Hypertrophie der im trocken-heissen Klima stark entwickelten secundären und tertiären Nervenäste entstanden hier bei einer Wanderung nach Norden jene eigenthümlichen spitzen Lappen und fadenartigen Nervenendigungen, wie wir sie typisch in der Rubra-Form vor uns sehen (Fig. 10—12). Hier darf gewiss angenommen werden, dass diese Wanderung irgendwie zusammenhängt mit dem Zurückweichen des Eises nach der Glacialzeit, wie umgekehrt bei der Ausbreitung der Robur- resp. deren Stammform in südlichere Gegenden an ein Vorsichhertreiben vor den wachsenden Gletschern gedacht werden kann. Da im Süden Europas das Centralamerika entsprechende Florengebiet fehlt, ist es begreiflich, dass hier die fadenlappige Form nicht vorhanden ist. Ebenso ist es verständlich, dass in Amerika allein in Californien, unter dem Schutze der hohen Gebirgskette, sich die craspedodrom-brochidodrome Form erhalten und zur Ilex-Form entwickeln konnte, ähnlich wie in Europa und vereinzelt in Asien jenseits des Gebirgswalles, während sie in dem flacheren Ostgebiete durch das Eis vernichtet oder verdrängt wurde.

Mehr unabhängig von Klimaschwankungen dürfte sich die in China und vereinzelt durch Asien bis zum Kaukasus verbreitete Serrata-Form (Fig. 23) mit zahlreichen craspedodrom-verlaufenden Nerven, die in ganzrandiger Gestalt einem feuchtwarmen Klima ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0150-6

spricht, entwickelt haben, indem einfach durch eine Ausbreitung nach Norden infolge Auswachsens der Secundärnerven Zähne entstanden (die daher in feuchterer Umgebung stärker hervortreten). Ob die Aegilops-Form hier anzuschliessen ist, oder aber nicht besser von der Ilex-Form durch Uebergang in feuchtere Gebiete mit Auswachsen der Nervenspitzen abzuleiten ist, mag vorläufig dahingestellt bleiben.

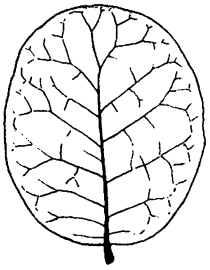


Fig. 27. Quercus costaricensis Liebm. Irazu 9000', Costarica (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.



Fig. 28. Quercus spinosa A. David. China, Prov. Hupeh (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

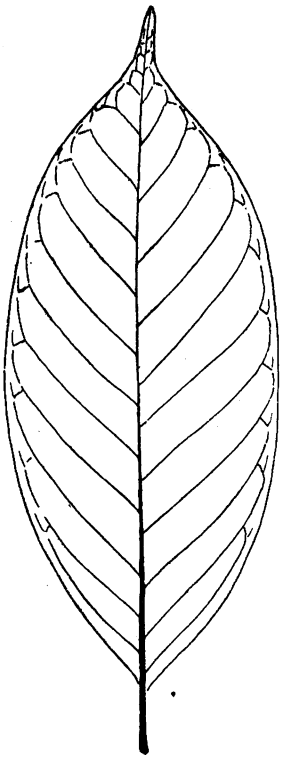


Fig. 29. Quercus Blancoi A. DC. Luzon (Herb. Kew). $^1/_2$ nat. Gr.

Ich habe mich bisher allein auf die so formenreiche Sectio Lepidobalanus beschränkt, da die nunmehr noch zu besprechenden übrigen Gruppen der Eichen (Pasania, Cyclobalanus, Chlamydobalanus und Lithocarpus) von den complicirten Veränderungen und Wanderungen dieser Abtheilung unberührt blieben und dementsprechend viel einfachere Verhältnisse aufwiesen. Ihre camptodrome Nervatur genügt unter fast allen Bedingungen der feucht-heissen Tropen vollkommen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0151-1

um die Idealform des Eichenblattes auch heute noch zu verwirklichen: Sundaica-Form (Fig. 29). Nur beim Uebergang in kühlere Gegenden zeigt der Blattrand die Tendenz, zu Zähnen auszuwachsen: Glauca-Form (Fig. 17) (die darum in besonders feuchter oder schattiger Umgebung noch deutlicher hervortreten), wie auch die sog. Träufelspitze eine Verlängerung zu erfahren scheint.

Wir sehen also, nur da, wo keine Wanderungen stattgefunden, wo die Arten an Ort und Stelle und allmählich sich an das entweder gleich bleibende oder gleichen Veränderungen unterworfene Klima angepasst haben, finden wir heute unter gleichen klimatischen Bedingungen gleiche Formen, also vor Allem in den klimatisch veränderten nördlichen Gebieten die Robur-Form, in den mittleren Gegenden die Ilex-Form und in den unverändert gebliebenen Gebieten der Tropen und Centralamerikas die ganzrandige Sundaica- und Linguaefolia-Form. Erst durch nachträgliche Wanderung ursprünglich an andere Klimate angepasster Eichen konnte jenes Nebeneinander von Rubra- und Robur-Formen in Amerika, von Ilex- und Robur-Formen im Mittelmeergebiet und von Serrata- und Ilex- oder Serrata- und Glauca-Formen in Asien entstehen. Wo geeignete Standorte vorhanden waren, konnte sich, wie im Mediterrangebiet die Lusitanica-Form, auch eine Zwischenstufe der Entwickelung erhalten.

Wo es sich nun bei diesen Veränderungen der ursprünglichen Idealform um Hemmungsbildungen handelt, wo um Auswachsungen, können wir recht deutlich schon an der Form der Lappen und Zähne sehen. Der Blattrand beschreibt in ersterem Fall stets an Buchten und Lappen convergirende Curven, während er in lezterem an den Lappen resp. Spitzen von beiden Seiten parabolisch, parallel laufend, in einer Spitze endet. Einzig die Lusitanica-Form scheint sich diesem Gesetz entziehen zu wollen; doch haben wir es hier jedenfalls mit einer schon wieder infolge langer Anpassung in Rückbildung begriffenen Modellirung zu thun.

Und nun, was soll aus dieser Formenmannigfaltigkeit werden? Wohl haben wir da und dort Andeutungen, die vermuthen lassen, dass durch geeignete Innervation die Normalform wieder erstrebt wird; aber wird sie thatsächlich wieder erreicht werden? Ich glaube, dass dies nur unter dem Einfluss eines äusserst lange constant bleibenden Klimas der Fall sein würde. Aber es ist auch nicht unmöglich, dass diese oder jene, durch mechanische Bedingungen erzeugte Form aus Nützlichkeitsgründen beibehalten werden könnte, wie ich dies schon oben ausführte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0152-7

2. Consistenz.

Wohngebiet	I	II	III	IV	V	VI
Ia	1	—	—	—	—	—
Ib	—	5	5	3	1	—
IIaα . . .	—	4	9	—	1	—
IIaβ . . .	—	4	9	16	7	2
IIb . . .	—	2	7	—	2	7
III	—	3	5	4	12	9
IV	—	—	—	—	1	6
V	1	1	11	9	3	4
VI	—	3	9	11	7	5
VII . . .	1	—	5	14	12	16
VIII . . .	—	—	3	4	10	29
IX	—	—	—	3	15	20

Summa 321

Erklärung:
I: sehr dünn;
II: dünn;
III: etwas derb;
IV: derb;
V: etwas lederig;
VI: lederig.

Wir sehen schon daraus, dass der anatomische Bau des Blattes sich viel rascher und gleichmässiger mit dem Klima in Uebereinstimmung zu setzen vermag als die Blattform: Ueberall in feuchteren Gegenden herrschen dünnblätterige Eichen vor, während zugleich mit dem Eintritt in wärmere oder trockenere Gebiete die Derbheit zunimmt, um in den Tropenländern ihr Maximum zu erreichen. Dementsprechend ist auch die Anzahl der immergrünen Blätter, wenigstens in der alten Welt, nach Süden hin stets grösser, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass wir die Lebensdauer der mexicanischen Eichenblätter zum grossen Theil noch nicht kennen, und daher kein endgiltiges Urtheil abgeben können. Es ist, wie schon oft betont wurde, und wie auch wieder hieraus zu entnehmen ist, vollkommen verkehrt, anzunehmen, dass die Tropenpflanzen des Transpirationsschutzes entbehren könnten. Insbesondere gilt dies nicht von den Bäumen, die, gleich nach den Gewittergüssen wieder den sengenden Strahlen der Sonne ausgesetzt, erst recht Gefahr laufen, durch Welkwerden ihrer Blätter Schaden zu nehmen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0153-3

3. Blattstiel.

Wohngebiet	1—5 mm	6—10 mm	11—15 mm	16—20 mm	21—25 mm	26—30 mm	31 u. mehr mm
Ia . .	1	—	—	—	—	—	—
Ib . .	5	4	4	1	—	—	—
IIaα . .	1	1	4	3	3	1	3
IIaβ . .	14	7	5	2	1	2	2
IIb . .	8	5	4	1	—	—	—
III . .	9	8	9	4	3	2	—
IV . .	3	2	2	—	—	—	1
V . . .	8	9	15	5	—	—	—
VI . .	11	23	8	1	—	—	—
VII . .	31	13	8	4	2	—	1
VIII . .	7	15	17	6	2	1	—
IX . .	11	19	13	1	2	1	1

Summa 360

Obschon wir bei unseren Versuchen und beim Vergleichen der Standortsvarietäten meistens zu dem Schlusse kamen, dass trockenere resp. wärmere Gebiete durch Blätter mit längeren Stielen ausgezeichnet seien, sehen wir hier dieses Gesetz nicht mehr gelten. Es dürfte dies wohl daher kommen, dass gewisse Nachtheile eines zu langen Blattstieles die Erhaltung eines solchen in wärmeren Gegenden (bes. VII und IIβ) unmöglich machen, weshalb fast überall nur ausnahmsweise das Maass von 1—15 mm überschritten wird.

4. Blattgrösse (Länge im Mittel).

Wohngebiet	1—25 mm	26—50 mm	51—100 mm	101—150 mm	151—200 mm	201 u. mehr mm
Ia	—	—	1	—	—	—
Ib	—	—	8	5	1	—
IIaα . . .	—	—	6	8	2	1
IIaβ . . .	—	7	15	9	2	—
IIb . . .	2	10	7	1	—	—
III	1	3	17	13	3	—
IV	—	1	4	2	1	1
V	4	6	22	5	1	—
VI	2	17	20	4	—	—
VII . . .	1	16	33	16	3	1
VIII . . .	—	—	16	22	6	4
IX	—	1	19	19	7	2

Summa 378

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0154-9

Demnach wäre die Reihenfolge der Gebiete nach der Blattgrösse: IIb, VI, V, (Ia), VII, IIaβ, III, Ib, (IV), IX, IIaα, VIII, also deutlich (mit Ausnahme der nur durch sehr wenige Arten respräsentirten Gegenden) eine Zunahme der Grösse mit der Feuchtigkeit zu constatiren. Dass hier die tropischen Arten an der Spitze stehen, ist aus der in jenen Gebieten herrschenden Wachsthumsintensität zu erklären, die genügende Bildungsstoffe verarbeiten kann, um auch einem grossen Blatt durch lederige Consistenz die genügende Widerstandsfähigkeit zu geben. Aus demselben Grunde steht das heissere und wenigstens theilweise feuchtere Centralamerika über den Mittelmeerländern und Californien.

5. Haare (auf der Blattunterseite).

Wohngebiet	0	Nur Drüsenhaare	Kleine 2—4thl.	Wenige 4—16thl.	Zahlr. 4—16thl.	Wenige grosse	Zahlr. grosse	Zerschlitzte
Ia . .	—	1	—	—	—	—	—	—
Ib . .	4	1	—	8	—	—	—	—
IIaα .	4	1	—	6	4	—	—	—
IIaβ .	11	2	—	7	6	—	—	—
IIb . .	5	1	—	4	3	—	—	—
III . .	14	2	4	—	3	—	1	2
IV . .	2	—	2	1	—	1	2	—
V . .	8	1	—	9	9	—	1	—
VI . .	5	4	—	13	13	—	—	—
VII . .	10	3	1	3	7	—	4	—
VIII .	10	—	9	2	4	—	—	1
IX . .	3	1	10	1	1	—	—	1

Summa 236

Wir können bei den Eichenblättern vier Arten von Haaren unterscheiden, von denen jedoch nur eine zahlreich in allen Gruppen und in allen Gebieten zu finden ist. Es sind dies mehrtheilig zusammengesetzte sternförmige Gebilde, die in grösserer oder geringerer Zahl hauptsächlich die allein mit Spaltöffnung versehene Unterseite der Blätter bedecken (Fig. 30*a* e, 30*b* g). Nur selten sind sie auch auf der Oberseite in grösserer Zahl vorhanden. Ein mit den klimatischen Unterschieden zusammenhängendes Gesetz ist hiebei nicht zu erkennen, da z. B. im Mittelmeergebiet an gleichen Standorten die unten mit dichtem Haarfilz versehenen Blätter der Korkeiche (Suber) und die vollständig haarlosen der Kermeseiche (coccifera) vorkommen. Einzig ist bei derselben Art, wie ich schon erwähnte, mit zunehmender

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0155-4

Transpirationsmöglichkeit oft eine Vermehrung der Gliederzahl zu constatiren. Die in der Tabelle als „grosse Haare" aufgeführten Gebilde sind im Grunde genommen dieselben wie die eben besprochenen, mit dem einzigen Unterschied der Grösse; sie finden sich nur in den klimatisch einander nahe stehenden Gebieten VII, VI und IV. Ihre

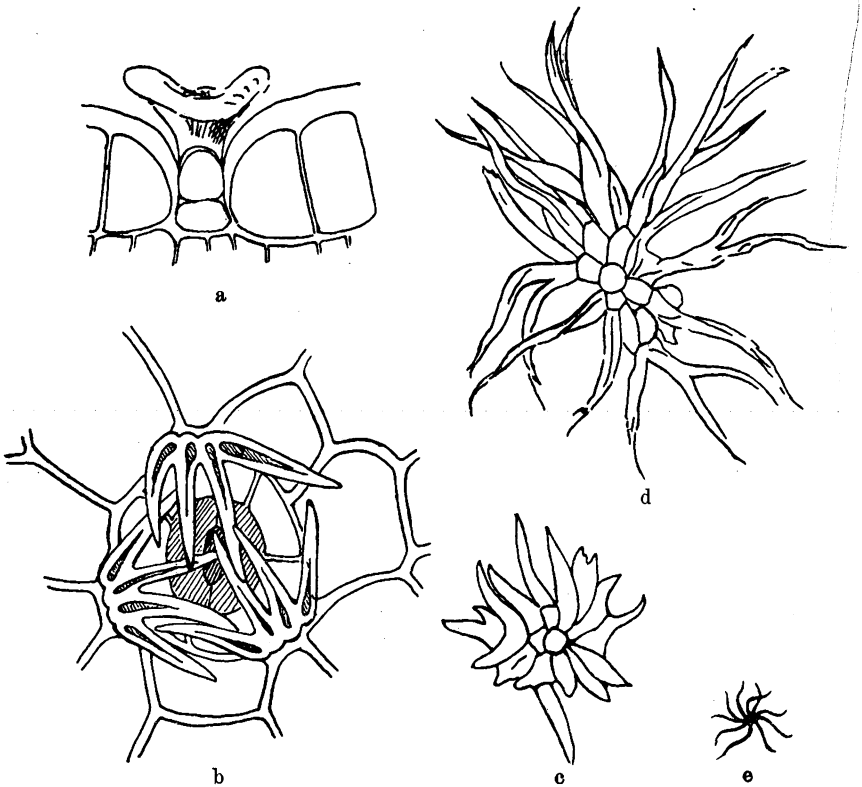


Fig. 30 *a*. a Quercus grandifrons King. Penang. Wassersecernirende Drüse der oberen Epidermis. Vergr. ca. 600. — b Spaltöffnung mit Schutzhaaren (kleine 2—4theilige bei Qu. sp. von Buitenzorg. Vergr. 600. — c Qu. Sieboldii, Java. Zerschlitztes Haar in unausgewachsenem — d in ausgewachsenem Zustand. Vergr. 300. — e Qu. Suber L., Gewächshaus Basel. Gewöhnliches Sternhaar von oben. Vergr. 50.

Glieder sind meist knäuelig zusammengebogen und bilden so einen dicht wolligen, oft eigenthümlich gelblich bis röthlich gefärbten Filz auf der Blattunterseite. (Z. B. Qu. hypoleuca Engelm., lanuginosa Don u. a.) Eine andere Art Haare, die ebenfalls überall, meist jedoch nur eine untergeordnete Rolle spielt, sind köpfchentragende Drüsenhaare. Allein auf die Bewohner des tropischen und subtropischen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0156-0

Asiens beschränkt sind mikroskopisch kleine zwei- bis viertheilige Haare, die entweder ebenfalls in dichter Stellung die Blattunterseite bekleiden (Fig. 30 *b* h) oder aber allein auf die Nähe der Spaltöffnungen beschränkt sind und hier, meist in der Zahl von 3—5 über jedem Stoma zusammenneigend, einen äusserst interessanten und eigenartigen Schutzapparat bilden. Indem die kurzen Theilhaare dieser Gebilde gegenseitig in einander greifen, gleichen sie ganz kleinen gefalteten Händchen (Fig. 30*a* b u. 30*b* f). Besonders schön ist dies bei Quercus Henryi Seemen und leucocarpa H. f. et Th. zu beobachten. Eine weitere eigenthümliche Art der Haarbildung zeigen einige japanische und auch

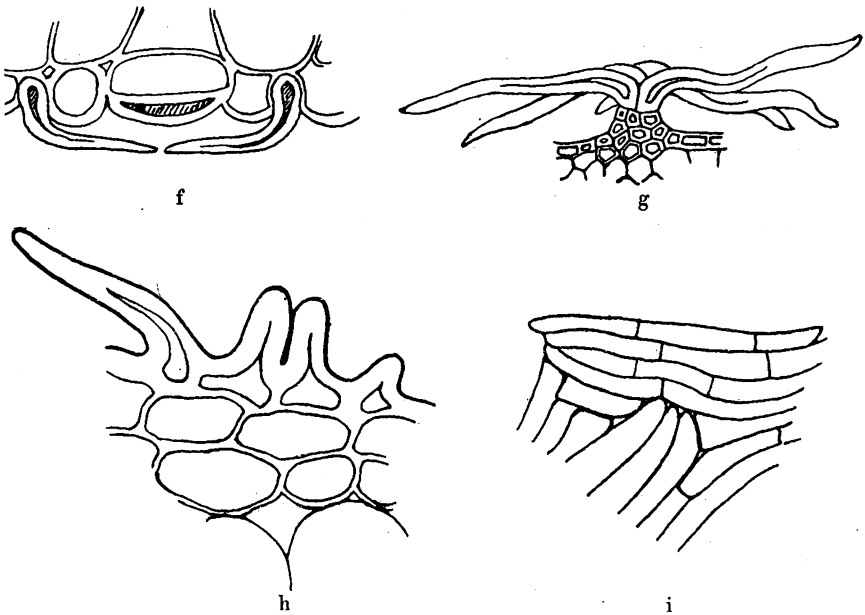


Fig. 30*b*. f Spaltöffnung mit Schutzhaaren (kleine 2—4theilige) im Querschnitt bei Qu. spec. von Buitenzorg. Vergr. 600. — g Qu. Suber L., Gewächshaus Basel. Gewöhnliches Sternhaar im Querschnitt. Vergr. 300. — h Qu. glabra Thbg., Buitenzorg. Untere Epidermis mit Haarbildungen (kl. 2—4theil. H.). Vergr. 600. — i Dasselbe. Verlauf der Zellen der zweiten Epidermis auf der Blattoberseite. Vergr. 300.

sundaische Arten. Es sind dies grosse aber äusserst zarte mehrzellige stern- oder netzförmige Gebilde, die wegen ihrer dichten Verflechtung auf der spaltöffnungbedeckten Blattunterseite sehr schwer zu isoliren sind (Fig. 30*a* c u. d). Oft sind sie makroskopisch an einem feinen schillernden Glanz der Blattunterseite zu erkennen. Ich beobachtete sie bei Quercus sclerophylla Lindl., cuspidata Thlg., lanceaefolia Roxb.,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0157-6

und Junghuhnii Miq., ferners bei zwei unbestimmten Blättern aus Buitenzorg. Sehr kurze, stiellose Drüsengebilde, die oft einen harz- oder wachsartigen Ueberzug der Blattunterseite ausgeschieden hatten, fanden sich bei einigen tropisch-asiatischen und centralamerikanischen Arten. Daneben kommen aber in allen Gebieten vollständig oder beinahe vollständig haarlose Blätter vor, so dass eine Abhängigkeit vom Klima in der Haarbildung absolut nicht zu constatiren ist; es dürfte diese vielleicht im Gegentheil ein für die Systematik wichtigeres Prinzip bieten.

Von Haberlandt[1]) sind seinerzeit an tropischen Laubblättern sog. Hydathoden beschrieben worden, die, namentlich auf der Oberseite der Blätter sich findend, dazu dienen sollen, überschüssiges Wasser auszuscheiden, oder auch Thauwasser aufzusaugen (Fig. 30*a* a, Fig. 31 h). An einigen der tropischen Eichen beobachtete ich nun ganz ähnliche Gebilde, die in ihrer Structur vollkommen an die von dem erwähnten Forscher beschriebenen Organe erinnern. Da sie überdies nur an solchen Blättern vorkommen, die auch durch ein starkes Wassergewebe ihren feucht-heissen Standort verrathen, bin ich nicht abgeneigt, mich der Deutung Haberlandt's anzuschliessen, und sie als wassersecernirende Organe aufzufassen. Ich fand sie namentlich bei Quercus reflexa King. (Borneo), Eevyckii Korth. (Sumatra), bancana Scheff. (Ind. Arch.), umbonata Hauce (Penang), grandifrons King. (Penang), cyrtorhyncha Miq. (Perak), conocarpa Oudem. (Perak), encleisocarpa Korth. (Perak), Eichleri Wenzig (Perak), Cantleyana King. (Perak), placentaria Bl. (Nepal) und grosseserrata Bl. (Japan).

6. Anatomie.

Wohngebiet	A_1	A_2	B	C	D_1	D_2	E_1	E_2	E_3	F_1	F_2	F_3	G_1	G_2	G_3
Ia . .	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Ib . .	—	—	—	—	—	2	—	8	1	—	2	—	—	—	—
IIaα .	—	—	—	—	1	5	1	5	—	—	2	—	—	1	—
IIaβ .	—	—	—	—	2	3	6	5	—	6	1	3	—	3	—
IIb. .	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	—	—	1	5
III . .	—	4	4	1	—	—	—	5	—	1	4	2	2	2	—
IV . .	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	2	—	1
V . .	—	—	—	—	—	1	1	3	—	5	5	1	3	6	4
VI . .	—	—	—	—	—	2	—	4	—	—	8	1	5	6	9
VII .	—	—	—	—	—	1	4	1	—	2	6	2	3	4	6
VIII .	6	3	4	6	1	—	1	—	—	—	2	—	—	—	1
IX . .	3	—	11	7	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—

Summa 240

1) G. Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss., Wien CI, Abth. I, Okt. 92.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0158-2

Erklärung zur Tabelle auf Seite 154: A_1 Im Schwammparenchym starkes Wassergewebe; einfache Epidermis. A_2 Dasselbe; doppelte Epidermis. B Im Schwammparenchym einzelne Gruppen von Wasserzellen. C Mächtiges Schwammparenchym aus dichtstehenden cubischen Zellen. D Ziemlich mächtiges Schwammparenchym. (1. Grosse Epidermiszellen, 2. Kleine Epidermiszellen.) E Palissaden- und Schwammparenchym gleich stark entwickelt. F Palissadengewebe überwiegend. G Sehr starkes Palissadengewebe. Bei E, F und G: 1. Grosse Epidermiszellen, 2. kleine Epidermiszellen, 3. kleine Epidermiszellen, oberseits verdickt.

Die die Blattfunctionen in erster Linie bedingenden anatomischen Verhältnisse sehen wir also in deutlicher Abhängigkeit vom Klima stehen. Während bei den Bewohnern nördlich gemässigter Gegenden Palissaden- und Schwammparenchym gleichmässig entwickelt sind (Fig. 2, Fig. 31 a), sehen wir bei trockeneren südlichen Gebieten (schon IIaβ, noch mehr IIb, V, VI und VII) die Palissaden die Oberhand gewinnen, wie dies bei jedem Culturversuch in trockenerem Medium der Fall ist (Fig. 31 d, c, b). Entsprechend unserem Versuch mit abwechselnd trockener und feuchter Umgebung im Victoriahaus, sehen wir auch in den Tropen Asiens die Schwammparenchymzellen cubisch werden (F. 31 e), in dichteren Verband treten, und schliesslich sogar zur Speicherung des zeitweilig zwar überflüssigen, zeitweilig aber wieder sehr nothwendigen Wassers schreiten (Fig. 31 f, g, h). Doppelte oder stark entwickelte einfache Epidermis, wie wir solche namentlich auch in wärmeren oder grossen klimatischen Schwankungen unterworfenen Gebieten (trop. Asien, N.-Amerika und Mittelmeerländer) finden, dürften ebenfalls der Wasserspeicherung dienen (Fig. 31 a, b, c, f, h). Besonders die südlichen nordamerikanischen Arten unterscheiden sich von unseren Eichen durch auffallend grosse Epidermiszellen, was allerdings aus der Tabelle nicht recht ersichtlich ist, da auch unsere Formen der Gruppe E_2 zugezählt werden mussten.

7. Nervation.

Wohngebiet	I	I–II	II	I–III	II–III	III	Wohngebiet	I	I–II	II	I–III	II–III	III
Ia .	1	—	—	—	—	—	IV .	2	2	2	1	—	—
Ib .	14	—	—	—	—	—	V .	34	1	1	1	—	—
IIaα	15	1	—	—	—	1	VI .	41	3	3	—	—	—
IIaβ	13	14	3	—	1	2	VII .	4	6	3	19	6	19
IIb .	14	2	1	1	2	—	VIII	6	9	31	1	2	2
III .	11	10	10	4	2	—	IX .	2	5	29	—	11	—

Summa 368

Erklärung: I craspedodrom, II camptodrom, III brochidodrom.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0159-0

Auch die Nervation zeigt deutliche Abhängigkeit vom Klima: in nördlich gemässigten Gegenden überall ein craspedodromer, nach Süden ein Uebergang zum camptodromen Verlauf, der jedoch nur bei zu-

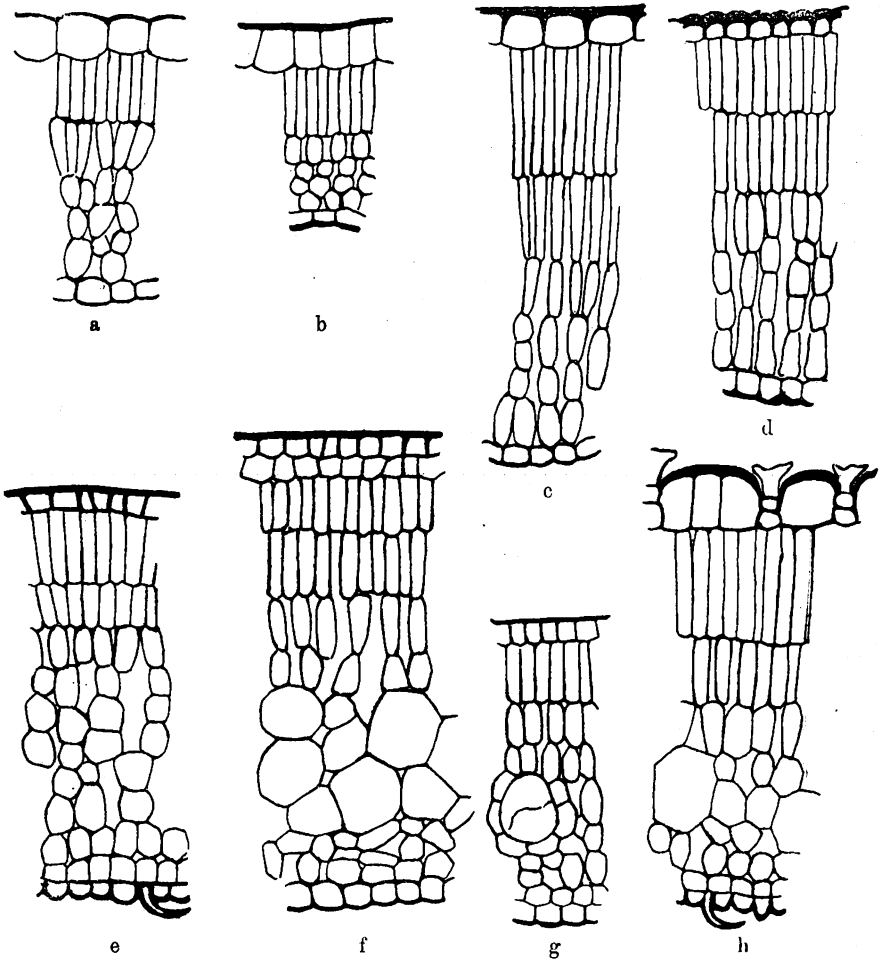


Fig. 31. Anat. Typus. a Quercus nigra L., St. Louis. E_1. — b Qu. Sartorii Liebm. F_1. Rio nigro, Mexico. — c Qu. reticulata H. et B., G_{1-3} Mexico. — d Qu. agrifolia Née., G_3, Californien (Sonnenblatt). — e Qu. costata Bl., Buitenzorg. C. — f Qu. spicata Sm., Assam. A_2. — g Qu. Lamponga Miq., Perak. B. — h Qu. Cantleyana King., Perak. A_1 mit Wassersecretionsorganen. — Typus $D-F_2$ vgl. die anatomischen Skizzen der Culturversuche von Qu. sessiliflora. — Vergr. 300.

nehmender Feuchtigkeit, in den Tropen, rein ausgebildet werden kann (VIII und IX), während er in trockeneren heissen Gegenden in den brochidodromen übergeht. Freilich sollten wir nach unseren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0160-1

obigen Auseinandersetzungen in N.-Amerika theilweise brochidodrome Nervation erwarten, wie auch im Mediterrangebiet wenigstens Anklänge an dieselbe; doch wird dem gewöhnlichen allerdings äusserlichen Sprachgebrauch gemäss die Bezeichnung brochidodrom nur bei ganzrandigen Blättern angewandt, während die fadenlappigen und stachelspitzigen den craspedodromen zugezählt werden müssen, obschon sie wie gesagt, eine Erinnerung resp. Annäherung an den brochidodromen Typus zeigen. Dies ist auch bei Betrachtung obiger Tabelle zu berücksichtigen.

8. Anzahl der Secundärnerven.

Wohngebiet	1—4	5—8	9—12	13—16	17—20	21 u. mehr
Ia	—	—	1	—	—	—
Ib	—	14	—	—	—	—
IIaα . . .	—	11	5	1	1	—
IIaβ . . .	—	24	7	1	1	—
IIb . . .	—	12	7	—	—	—
III	1	7	18	10	1	2
IV	—	1	2	4	1	—
V	1	24	8	2	—	—
VI	3	32	8	—	—	—
VII . . .	1	15	13	10	2	—
VIII . . .	—	5	31	9	2	1
IX	—	3	31	9	2	1

Summa 346

Mit den Versuchen und bisherigen Schlüssen übereinstimmend, zeigt endlich im Gebiet der ganzen Gattung auch die Anzahl der Secundärnerven mit Zunahme der Wärme eine Vermehrung. Dass die nordamerikanischen Arten etwas den mediterranen in dieser Beziehung voraus sind, ist lediglich auf Rechnung der wohl aus dem Süden eingewanderten, hier nun aber sehr grossblättrig gewordenen fadenlappigen Arten zu schreiben. Dass ausnahmsweise einzelne Arten der Mittelmeerländer nur sehr wenige Secundärnerven besitzen, dürfte aus der ausserordentlichen Kleinheit ihrer Blätter zu erklären sein.

Nachdem ich nun so die einzelnen Data der Blattform und -structur unter Vergleichung der einzelnen Gebiete durchgenommen habe, dürfte es angezeigt sein, noch eine knappe Uebersicht über das Charakteristische jeder einzelnen klimatischen Gruppe zu geben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0161-7

1. Nördliche gemässigte Zone.

a) N.- und Mittel-Europa und N.-Asien.

Nur gelappte, selten grob gezähnte Eichenblätter, von schwach derber bis derber Consistenz, mit kurzem bis ziemlich kurzem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, unterseits meist mit mehrtheiligen Sternhaaren und einfachen Drüsenhaaren, mit gleich stark entwickeltem Palissaden- und Schwammparenchym, craspedodromer Nervatur und 5—8 Secundärnerven.

b) nördliche Vereinigte Staaten.

Gelappte und fadenlappige Blätter schwach derber bis etwas lederiger Consistenz, mit meist längerem Blattstiel, grosser Spreite, mit oder ohne mehrtheilige Sternhaare, Palissadengewebe gleich oder weniger entwickelt als das Schwammparenchym, theilweise grosse Epidersmiszellen, meist craspedodrome Nervatur, theilweise mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf; 5—12 Secundärnerven.

2. Südliche gemässigte Zone.

a) China und Japan.

Gezähnte und wenige ganzrandige Blätter, besonders derber bis lederiger Consistenz, mit kurzem oder langem Blattstiel, mittlerer bis grösserer Spreite, meist unbehaart, oder dann mit sehr verschiedenartigen Haaren versehen, Palissaden theilweise stärker als das Schwammparenchym entwickelt, theilweise diesem gleich oder durch ein Wassergewebe im Mesophyll verdrängt (südlichere Formen), craspedodrome bis camptodrome Nervatur, 5—16 Secundärnerven.

b) Südöstliche vereinigte Staaten.

Fadenlappige, sehr schwach gelappte und lanzettliche ganzrandige Blätter, derber bis etwas lederiger Consistenz, und kurzem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, ohne oder mit mehrtheiligen Sternhaaren, oder einfachen Drüsenhaaren, Palissaden meist stärker entwickelt als das Schwammparenchym, Epidermis oft grosszellig, Nervatur craspedodrom camptodrom, theilweise mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf, 5—8 Secundärnerven.

c) Mittelmeerländer und anatolisches Gebiet.

Stachelspitzige und entweder sehr kurz oder sehr lang gelappte Blätter derber bis lederiger Consistenz, kurzem Blattstiel, kleiner bis mittelgrosser Spreite, mit oder ohne mehrtheilige Sternhaare, überwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, in der Hauptsache craspedodromer Nervatur mit Anklängen an den brochidodromen Verlauf, 5—8 Secundärnerven.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0162-3

d) Californien.

Besonders fadenlappige und stachelspitzige Blätter derber bis lederiger Consistenz, kurzem bis ziemlich langem Blattstiel, mittelgrosser Spreite, ohne oder mit mehrtheiligen Sternhaaren, überwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, craspedodromer bis brochidodromer Nervatur und 5—16 Secundärnerven.

e) Westhimalaya.

Gezähnte und stachelspitzige Blätter ziemlich lederiger Consistenz, mit kurzem Blattstiel, mittelgrosser bis grosser Spreite, ohne oder mit verschiedenartigen Haaren, vorwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms oder Wassergewebe; craspedodrome bis camptodrome, theilweise schwach brochidodrome Nervatur, 5—16 Secundärnerven.

3. Subtropische und tropische Zone.

a) Centralamerika.

Ganzrandige lanzettliche Blätter, theilweise mit Tendenz zur Fadenlappen-, Lappen- oder Zähnebildung, derber bis lederiger Consistenz, kurzem bis langem Blattstiel, kleiner bis grosser Spreite, ohne oder mit zahlreichen vieltheiligen Sternhaaren, vorwiegender Entwickelung des Palissadenparenchyms, craspedodromer bis vollkommen brochidodromer Nervatur und 5—16 Secundärnerven.

b) Indien und Südchina.

Elliptische Blätter mit Träufelspitze oder Zähnen, derber bis sehr lederiger Consistenz, kurzem bis langem Blattstiel, meist grosser Spreite, ohne oder mit meist kleinen 2—4theiligen Haaren, meist mit Wassergewebe, camptodromer oder theilweise craspedodromer Nervatur und 9—16 Secundärnerven.

c) Indischer Archipel.

Elliptische Blätter mit Träufelspitze, seltener auch mit Zähnen, sehr lederiger Consistenz, kurzem Blattstiel, grosser Spreite, ohne oder mit meist kleinen 2—4theiligen Haaren, Wassergewebe, camptodromer oder theilweise schwach brochidodromer Nervatur und 9—16 Secundärnerven.

Vorstehende Arbeit musste aus den Gründen, die ich schon zu Anfang aussprach, von vornherein darauf verzichten, nach allen Seiten hin befriedigende und klare Resultate zu ergeben; doch hoffe ich, aus dem seit mehr als Jahresfrist gesammelten Material, das ich theils

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0163-9

selbst zusammentragen konnte, theils mir aber durch die Freundlichkeit der erwähnten Sammler und Herbariumverwalter zukam, einige nicht uninterressante Schlüsse gezogen zu haben, die einer weiteren Prüfung werth erachtet werden. Ich glaube, dass die von mir angewandte Untersuchungsmethode, das Ausgehen von experimentellen Versuchen, das Vergleichen mit den in der Natur gebotenen, nach ihren Ursachen uns bekannten Veränderungen in der That dazu führen wird, uns immer mehr in das Verständniss der Blattform, nicht nur nach ihren momentanen Beziehungen zum umgebenden Medium, sondern auch nach ihrer geschichtlichen Entwickelung führen wird.

Was als wichtigstes Ergebnis aus derartigen Untersuchungen hervorgehen dürfte, ist die so oft noch bezweifelte Thatsache, dass die durch äussere Medien hervorgerufenen Veränderungen an den Pflanzen thatsächlich erblich werden und im Lauf der Entwickelung zu eigentlichen Artmerkmalen sich entwickeln können. Durch den Nachweis, dass bei den Eichenblättern die Veränderungen beim Versuch und bei natürlichen Standortsunterschieden den mit dem Klima wechselnden Speziesverschiedenheiten entsprechen, hoffe ich einen Theil zur Kräftigung dieser Anschauung beigetragen zu haben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05173-0164-4

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 90

Autor(en)/Author(s): Brenner Wilhelm

Artikel/Article: Klima und Blatt bei der Gattung Querous. 114-160