© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

7. Walther Schuster: Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äusseren Einflüssen.

Mit Tafel VIII—XI und 6 Figuren im Text.

Eingegangen am 3. Dezember 1907.

Durch eine grosse Reihe eingehender Untersuchungen[1]) ist gezeigt worden, in wie weiten Grenzen die anatomische Ausbildung des Laubblattes veränderlich ist. Durch intensive Beleuchtung, andererseits durch diffuses Licht, durch grosse Trockenheit der Luft oder des Bodens gegenüber grosser Feuchtigkeit, werden mannigfache Veränderungen in der Ausbildung der Epidermis mit ihrer Cuticula, den Spaltöffnungen und Haargebilden, des Assimilationsgewebes, der Intercellularen hervorgerufen. Fast stets konnte diese Veränderung als durchaus zweckmässige Reaktion des lebenden Organismus erkannt werden. Auch für die Ausbildung der Leitungsbahnen wurde für die Wasserpflanzen, wie z. B. für *Ranunculus aquatilis* von ASKENASY,[2]) für *Polygonum* von VOLKENS und MASSART und, wenn auch mehr beiläufig, für Sonnen- und Schattenblätter von STAHL[3]) gezeigt, dass die Anzahl der trachealen Elemente in den Bündeln, entsprechend dem erhöhten oder verminderten Wasserbedürfnis zu- oder abnimmt.

1) BONNIER, Bull. d. la soc. bot. d. Fr. t. XXXV, 1888.
HABERLANDT, Sitzungsber. d. Ak. d. Wissensch., Wien CI, 1892.
COSTANTIN, An. d. sc. nat. Bot., série 7, III, 1894.
SCHWENDENER, Naturw. Wochenschr., 18, NF II, 1902.
BRENNER, Flora 90, 1902.
FABRICIUS, Bot. Zentralbl., Beiheft XII, 1902.
Siehe Litteratur auf S. 211 u. 212.
2) ASKENASY, Bot. Ztg. 1870.
VOLKENS, Jahrb. d. kgl. bot. Gartens Berlin, III, 1884.
MASSART, Bull. d. jard. bot. Bruxelles I, 2, 1902.
3) STAHL, Jen. Zeitschr. f. Naturw. 16, NF 9, 1883.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Demgegenüber scheint aus dem Fehlen gegenteiliger Angaben zu folgen, dass die Verteilung dieser Bündel, die mit ihren feinsten Auszweigungen wie mit einem Bewässerungssystem das Blatt gleichsam berieseln, eine völlig konstante sei. Von dieser Meinung müssen besonders VON BUCH und ETTINGHAUSEN[1]) ausgegangen sein, die in ihren zahlreichen Abhandlungen über die Blätter der verschiedenen Familien, ausgestattet mit Tafeln, die in Naturselbstdruck die feinsten Auszweigungen der Blattnervatur zur Darstellung bringen sollten, die Art der Nervenanordnung und Ausbildung zur Identifizierung zumal paläontologischer Pflanzenreste herbeizogen. Sie und in gleicher Weise die übrigen Autoren, die sich mit der Ausbildung der Blattnervatur beschäftigt haben, haben es unterlassen, wirklich den feinsten Verästelungen der Nerven ihre Aufmerksamkeit zuzuwenden, wohl darum, weil es ihnen unmöglich schien, irgend welche Gesetze für diese anscheinend ganz regellosen Bilder aufzustellen.

Ein Anlauf hierzu ist nur in einer kurzen Arbeit von ZALENSKI[2]) gemacht worden, indem er die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise zur Auffindung einer Gesetzmässigkeit anwandte. Er ging von der Anschauung aus, dass ein Blatt trockenen Standortes mit besserer Berieselung versehen sein müsse als solches eines feuchten Standortes. So verglich er die Länge der Blattnerven auf einer gleichgrossen Blattfläche und fand, dass die Pflanzen trockenen Standortes, wie z. B. *Trifolium Lupinaster* mit einer Länge der Nerven von 1065 *mm* auf 1 *qcm* eine erheblich grössere Länge der Nerven hatten als die, welche einen feuchten Standort lieben, wie z. B. *Trifolium medium*, mit einer Länge von 460 *mm* auf 1 *qcm*.

Wenn aber demnach augenscheinlich bei verschiedenen Pflanzen die Verästelungen der Nerven in Übereinstimmung mit ihren Lebensbedürfnissen stehen, muss die Frage gestellt werden, ob denn wirklich gerade dieser anatomische Charakter in den Blättern allein unveränderlich sein sollte, während die übrigen Charaktere in weiten Grenzen variabel sind. Muss also die Lösung dieser Frage von Bedeutung sein für die physiologisch-teleologische Betrachtungsweise der Formbildung des Blattes, so scheint sie auch wichtig zu sein zur Aufdeckung entwicklungsmechanischer Faktoren, die bei der Ausbildung der Blattnerven in Wirksamkeit treten. So ungleichmässig im einzelnen auf den ersten Blick die feinsten Auszweigungen des Nervennetzes zu sein scheinen, irgendwelche

1) VON BUCH, Ber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. z. Berlin, 1852.
ETTINGHAUSEN, Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. 52, 1865 und Bd. 12, 1854, S. 138 u. 600.

2) ZALENSKI, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, 1902.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allgemein gültigen Gesetze müssen ihre Anordnung beherrschen. Lassen sich auch, wie gezeigt werden soll, schon durch genaue vergleichende Studien der Nervatur eines normalen Blattes mannigfache Schlüsse auf die Gesetze ihrer Ausbildung ziehen, so wird doch ein tieferes Eindringen erst ermöglicht durch die Beobachtung der Modifizierbarkeit der formbildenden Kräfte infolge äusserer Einflüsse.

Bevor aber die Veränderungen studiert werden konnten, die durch sie hervorgebracht werden möchten, machte es der Mangel jeder Untersuchung, die die Entwicklung und Ausbildung der feinsten Nervenverästelungen im Blatt zum Gegenstand gehabt hätte, notwendig, diese in ihren Einzelheiten zu verfolgen. Dann erst konnte an die Veränderungen herangegangen werden, die durch äussere Einflüsse hervorgerufen werden. Hier wurden zumal die Licht- und Schattenblätter miteinander verglichen und die Veränderung untersucht, die gesteckte Blätter in ihrer Nervenverteilung erfahren. Zur Ermittlung der die Nervenverzweigung beherrschenden rein mechanischen Faktoren wurden ausser Blättern mit Verletzungen solche untersucht, die während ihres Wachstums einem Zuge ausgesetzt waren. Aus der Analyse der Befunde wird dann versucht, die wirksamen funktionellen und entwicklungsmechanischen Faktoren herauszulösen.

Die Untersuchung wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin während des Wintersemesters 1906/07 unter Leitung des Herrn Geheimrat Professor Dr. KNY ausgeführt, dem ich für sein Interesse meinen wärmsten Dank ausspreche. Ebenso danke ich Herrn Privatdozenten Dr. WERNER MAGNUS für vielfache Anregungen und Förderung meiner Untersuchung.

Die Nervatur des normalen Blattes.

Die Arbeiten über die Anordnung und Entwicklung der Nervatur beschränken sich im wesentlichen auf das Studium der Hauptnerven, während über die Auszweigungen der feinen Nervenendigungen wenig gesagt wird. Der erste, der nicht nur systematisch die Nervatur des fertigen Blattes beschrieb, sondern ihre Entwicklung verfolgte, war PAYER.[1]) Er geht davon aus, dass die Teilung der Nerven immer in der Dreizahl erfolge, sowohl im Stiel als im Blatt und unterscheidet dann für die Verteilung der Nerven im Blatt zwei Typen. Um sie zu charakterisieren, soll mit PAYER

1) PAYER, Sur la nervation des feuilles dans les plantes dicotyles, Paris 1840.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der eine Fall hervorgehoben werden, dass ein Bündel von drei Tracheidenketten in das Blatt eingetreten ist. Beim ersten Typus (disposition digitée) verfolgt dann die mittlere Kette ihre Richtung, während die beiden ihr zur Seite verlaufenden Ketten früher oder später zu gleicher Zeit unter gleichem Winkel nach den Seiten abgelenkt werden. Beim zweiten Typus (disposition pennée) biegen die drei Ketten nacheinander nach der gleichen Seite ab, in gleichen Abständen annähernd parallel auslaufend. In den meisten Fällen nun treten drei Bündel von je drei Tracheidenketten in das Blatt ein, von denen das mittlere sich nach dem ersten Typus, die beiden seitlichen nach dem zweiten Typus verzweigen (s. Fig. I). Die Form des Blattes hängt von der Reihenfolge ab, in der die drei Bündel sich vom „Centralcylinder" (l'étui fibro-vasculaire) trennen; sondert sich

Fig. I. Verlauf der Hauptgefässbündel nach PAYER.

das mittlere Bündel zuerst ab, so haben wir gewöhnlich ein ungeteiltes Blatt, trennen sich die seitlichen Bündel zuerst, so entsteht ein gefingertes oder zusammengesetztes Blatt, sondert sich zuerst nur eines der seitlichen Bündel ab, so entwickelt sich die entsprechende Seite des Blattes stärker als die andere Seite. Diese Arbeit PAYERs, die sich auf zahlreiche Beobachtungen stützt, ist von den späteren Autoren unberücksichtigt geblieben, obwohl sie die Anfänge zu einer aussichtsreichen Kenntnis der Formbildung des Blattes bildet. Ein Rückschritt in der Erkenntnis bedeutet die Arbeit von VON BUCH.[1]) Für ihn sind die Primär- und alle Folgenerven schon in der Knospenlage des Blattes vorhanden. Er sagt: „Mag das Blatt auch bis zu ungeheurer Grösse anwachsen, neue Nerven erscheinen doch auf dieser grossen Fläche nicht wieder. Ihre Zahl war schon in der verschlossenen Blattknospe vorhanden."

1) Über Blattnerven und die Gesetze ihrer Verteilung. Ber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. z. Berlin 1852.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Durch die aus der Knospenlage resultierende Faltung des Parenchyms und durch dessen nachträgliche Ausbreitung erklärt er die Nervatur und die Gestalt des Blattes. Da nach späteren Untersuchungen die Sekundär- und Tertiärnerven aber erst nach Ausbreitung des Blattes entstehen, fällt die Voraussetzung, auf die VON BUCH seine Theorie aufbaut.[1]) PRANTL[2]) studiert eingehend die Entwicklung der Nervatur und folgert aus seinen Untersuchungen, dass die Gefässbündel „sich in der Richtung der intensivsten Streckung ausbilden". An derselben Stelle, an der das Blatt weiterwächst, werden auch die Sekundärnerven angelegt. Unter diesen Gesichtspunkten stellt PRANTL die Typen von basiplaster, pleuroplaster und eoclader Nervatur auf. Über die Art der Auszweigung der feineren Nerven sagt PRANTL nichts näheres. DEINEGA[3]) ist der erste, der über die Entstehung der Primär- und Sekundärnerven ausgiebigen Aufschluss gibt: Beim sogenannten monocotylen Typus wird erst der Mittelnerv in der Richtung des stärksten Wachstums angelegt, dann der Reihe nach die Seitennerven, die aber in der Mitte infolge des Breitenwachstums des dazwischen liegenden Parenchyms etwas auseinander rücken. Beim sogenannten dicotylen Typus werden die in die Blattspreite eintretenden Sekundärnerven zur Seite abgelenkt, wenn sie in die Zone des Breitenwachstums der Spreite gelangen. Sie folgen dann der Richtung des weiteren Wachstums. So entsteht bei basipetalem Wachstum des Blattes der Mittelnerv, von dem die Sekundärnerven der Reihe nach dem Rande zu abzweigen. Über den weiteren Verlauf der Verzweigung finden wir bei DEINEGA nur etwa Andeutungen wie folgende: „. . . die Entwicklung der zahlreichen mannigfaltigen Abzweigungen und Anastomosen, welche im Zusammenhange stehen mit dem Flächenwachstum der Blattspreite in verschiedenen Richtungen. . . ." GOEBEL folgt in seiner Organographie der Pflanzen[4]) in seiner Besprechung der Nervatur im Zusammenhange mit dem Wachstum hauptsächlich den Ausführungen DEINEGAs, sie manchmal ergänzend. —

Aus diesen Arbeiten kann als wesentlichstes gefolgert werden, dass die Primär- und Sekundärnerven succedan in der Richtung des stärksten Wachstums entstehen. Es galt also jetzt weiter zu

1) Dass die Anlage der Nerven successive erfolgt und nicht genau vorherbestimmt ist, ergibt sich schon aus den Untersuchungen NÄGELIs, die zeigen, dass selbst bei den Anlagen der Hauptnerven im Blatte von *Aralia spinosa* mannigfache Verschiebungen auftreten. NÄGELI. Pflanzenphysiolog. Untersuchungen, Heft 1, S. 116, 1855.

2) Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur des Laubblattes, insbesondere der Dicotylen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1, 1863.

3) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. Flora 1898.

4) Organographie der Pflanzen. 1898–1901. S. 490—616.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

untersuchen, wie die folgenden Verzweigungen bis in ihre feinsten Verästelungen im einzelnen entstehen.

Zur Untersuchung diente *Vicia Faba*. Diese Pflanze bietet den Vorteil, dass sich zu jeder Zeit aus dem Samen Material in jedem gewünschten Entwicklungsstadium erzielen lässt. Dann aber zeichnete sich die Nervatur durch eine gewisse Regelmässigkeit aus, die es ermöglichte, leichter aus den einzelnen Entwicklungsstadien auf den Gang der Entwicklung zu schliessen. Die Blätter der verschiedenen Altersstufen wurden durch Alkohol entfärbt und durch Chloralhydrat durchsichtig gemacht. Die Nervatur war dann meist leicht mit dem Zeichenapparat wiederzugeben, oft unter Zuhilfenahme der Dunkelfeldbeleuchtung. Bei den jungen Blättern, bei denen es darauf ankam, die Anlagen der Gefässbündel sichtbar zu machen, wurden die Blattstücke auch unter dem Deckglas in Glycerin gekocht, bis eine leichte bräunliche Färbung eintrat. Auf diese Weise gelang es oft, recht deutliche Bilder zu bekommen. Die Zeichnungen wurden auf Millimeterpapier angefertigt, um ein späteres Vergleichen der Nerven auf gleichen Flächen zu erleichtern. Die ausgebildeten Tracheidenketten wurden durchgehends mit schwarzen Linien, die Procambialstränge mit roten Linien wiedergegeben. Zur Terminologie sei bemerkt, dass ich die Procambialstränge im Folgenden als „Anlagen" bezeichne; unter „ausgebildeten Nerven" verstehe ich solche, die eine oder mehrere Tracheidenketten ausgebildet hatten. Als wesentlich für die folgende wie für die späteren Untersuchungen mag gleich hier bemerkt werden, dass die Dichte der Nervatur eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche im wesentlichen konstant ist. Nur in unmittelbarer Umgebung des Mittelnerven findet eine Erweiterung der Nervatur statt, die sich bei spitz zulaufender Basis auf dieselbe erstrecken kann, und im äussersten Rande tritt meist eine unbedeutende Verengerung auf, an der auch die Spitze teilnimmt. Zur grösseren Vorsicht wurden, wenn wie im Folgenden eine Entwicklung beobachtet werden sollte, oder überhaupt Vergleiche angestellt werden sollten, Stellen zwischen sich entsprechenden Sekundärnerven untersucht. Die Blätter wurden nach der Grösse geordnet, unter der Annahme, dass bei normalen Bedingungen die Grössenzunahme proportional mit dem Alter verläuft.

Das jüngste untersuchte Blatt (Taf. VIII, Fig. 1) hat eine Grösse von 2,5 *mm* Länge und 2 *mm* Breite, gemessen an der breitesten Stelle. Es zeigt den Mittelnerv ausgebildet, von den fünf Sekundärnerven Teile ausgebildet und den weiteren Verlauf derselben als Anlage. Einige Haupttertiärnerven sind auch schon angelegt. Ein Blatt des nächsten Entwicklungsstadiums (Taf. VIII, Fig. 2) zeigt vier ausgebildete Sekundärnerven, einen noch als Anlage. Die Haupttertiärnerven und einige Verbindungen zwischen ihnen sind angelegt. Die bogige Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bindung der Sekundärnerven am Rande ist immer noch als Anlage vorhanden. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 3) ist die Vereinigung der Sekundärnerven am Rande fast ganz ausgebildet. Die Felder, die die Tertiärnerven umschliessen, sind weiter geworden und zeigen ein einfaches Netz von Quartärnerven. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 4) ist die Vereinigung der Sekundärnerven ausgebildet, ebenso sind die wesentlichsten Tertiärnerven als Tracheiden vorhanden. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 5) sind die Tertiärnerven noch weiter ausgebildet, einige Quartärnerven fangen an ausgebildet zu werden. Im folgenden Blatt (Taf. VIII, Fig. 6) sind die Tertiär- und Quartärnerven fast völlig ausgebildet. Nunmehr werden die von ihnen begrenzten Felder von weiteren Anlagen durchzogen. Ein solches Feld ist in Fig. 7 (Taf. VIII) in stärkerer Vergrösserung dargestellt. Die Grösse des Blattes ist jetzt etwa 1 *cm* lang und 7 *mm* breit. Im nächsten, etwas grösseren Blatte (Taf. VIII, Fig. 8 und 9) sind die Tertiärnerven völlig ausgebildet, die Quartärnerven zum grössten Teile. Fig. 8 (Taf. VIII) zeigt bei schwächerer Vergrösserung ein Übersichtsbild eines Viertelblattes, bei dem nur die fertig ausgebildeten Nervenstränge eingezeichnet sind, während in Fig 9 (Taf. VIII) eine den Figuren 1 - 6 entsprechende Vergrösserung angewendet wurde. Ebenso wurden auch im folgenden öfters zwei Vergrösserungen zur bildlichen Darstellung gebracht. Das folgende Blatt (Taf. VIII, Fig. 10 und 11) zeigt eine starke Grössenzunahme. Es ist 15 *mm* lang und 9 *mm* breit. hat also etwa den doppelten Flächeninhalt wie das vorige Blatt. Die Tracheidenausbildung der Nerven ist nicht weiter fortgeschritten, doch sind der Dehnung entsprechend neue Anlagen erfolgt, sodass zwischen Fig. 9—11 (Taf. VIII) in der Entfernung der Anlagen kaum ein Unterschied zu sehen ist. Im folgenden 2 *cm* langen Blatt (Taf. VIII, Fig. 12) hat im Vergleich zum vorigen eine bedeutende Weiterentwicklung stattgefunden. Alle bisherigen Anlagen sind ausgebildet, sodass jetzt ein dichtes Netz Tracheiden vorhanden ist. Auf diese Weise sind die Felder, die die Tertiär- und Quartärnerven bildeten, durch Nerven, die man als Quintärnerven bezeichnen kann, wieder in weitere Felder eingeteilt, die auch von Nerven dicht durchzogen werden (Sextär- und Septärnerven), entsprechend der bislang geschilderten Entstehung der Anlagen. Die in diesen und den folgenden Blättern entstehenden Anlagen bilden kein selbständiges Netz mehr, sondern nur Seitenäste oder Fortsetzungen ausgebildeter Nerven, und sind in den Zeichnungen nicht wiedergegeben. Das folgende Blatt (Taf. VIII, Fig. 13) zeigt entsprechend seiner erheblichen Grössenzunahme weitere Maschen. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 14) haben sich die Septärnerven weiter fortgesetzt und immer mehr geschlossene Maschen gebildet, in die die auch ausgebildeten Oktärnerven abzweigen. Die Länge des Blattes ist 3,5 *cm*. Das folgende Blatt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Taf. VIII, Fig. 15) zeigt bei einer Länge von 4 *cm* ein beträchtlich weiteres Nervennetz. Es sind keine neuen Nerven ausgebildet. Das nächste Blatt (Taf. VIII, Fig. 16) ist das letzte dieser Reihe. Es ist das grösste, das ich in der Kultur erzielen konnte. Es ist 5 *cm* lang und 4 *cm* breit. Die Nervatur ist um ein bedeutendes enger, als in den vorigen Blättern und zeigt die erste Ausbildung der Nonärnerven. In diesen letzten drei Blättern sind nur wenig neue Anlagen zu sehen, doch fehlen sie nie ganz.

Wie bei allen Versuchen, bei denen man nicht ein Objekt im Laufe seiner Entwicklung beobachten kann, sondern darauf beschränkt ist, von verschiedenen Objekten einige Momente der Entwicklung herauszunehmen, griff auch hier die Individualität des jeweiligen Blattes und die Willkür des gewählten Momentes oft störend in die logische Folge der Entwicklung ein. Deshalb ward ausser der obigen noch eine andere Entwicklungsreihe von *Vicia Faba* beobachtet. Es gelangte z. B. eine Folge von 44 Blättern zur Untersuchung, die die kürzere vorige Reihe in mancher Hinsicht ergänzten und die dadurch, dass die neuen Anlagen immer mitgezeichnet wurden, es ermöglichten, der Frage näher zu treten, ob etwa das Einhalten einer gewissen Weite der von den Nerven umgrenzten nervenlosen Maschen die Anlage neuer Nerven bedinge. Wäre dies der Fall, so könnte die gesetzmässige Entstehung der Anlagen immer noch in verschiedener Weise erfolgen. Entweder eine Gruppe von Anlagen entsteht gleichzeitig und periodisch, jedesmal, wenn infolge des Blattwachstums die Weite der nervenlosen Felder eine bestimmte Maximalgrösse erreicht hat, oder die Anlagen entstehen successive proportional dem Blattwachstum, und die Weite des Anlagennetzes schwankt während der ganzen Dauer der Entwicklung nur in engen Grenzen. Letzteres schien schon dadurch angezeigt, dass z. B. in den Stadien des engsten Tracheidennetzes immer noch Anlagen auftraten. Statt den Inhalt der einzelnen Maschen zu vergleichen, war es übersichtlicher, die Länge der Nerven auf gleichen Flächen zu messen. Bei der gleichmässigen Verteilung der Nerven musste dies zu einem eindeutigen Resultate führen. Von dem jüngsten untersuchten Blatt an bis zu dem Entwicklungsstadium, in dem die ersten Tertiärnerven auftreten (Taf. VIII, Fig. 1—5), also bei einer Blattlänge von 2,5 bis 10 *mm* betrug die Länge der ausgebildeten und angelegten Nerven auf gleichem Raume mit dem Kurvenmesser in den Zeichnungen gleicher Vergrösserung gemessen, im Durchschnitt 49 und schwankt zwischen 54 und 44. In den darauffolgenden Blättern (Taf. VIII, Fig. 6—11), zu deren Ergänzung noch 11 andere ihnen in der Entwicklung entsprechende Blätter herangezogen wurden, deren Länge zwischen 10 und 20 *mm* schwankte, war bei derselben Vergrösserung auf demselben Raume der Durchschnitt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Nervenlänge 46, die Grenzwerte 48 und 44. Das nächste Blatt (Taf. VIII, Fig. 12) und 19 Blätter aus der zweiten Folge von der Länge 20—30 *mm* zeigten eine Durchschnittsdichte der Nervatur von 44,5, die Grenzen der Weite waren 50 und 39. Die Nervatur einer Freilandkultur von *Vicia Faba* hat, unter gleichen Bedingungen gemessen, den Wert 31. — Unter demselben Gesichtspunkte wurde eine Folge von sich entwickelnden Blättern von *Pisum sativum* untersucht. In der folgenden Tabelle wird die Dichte des ausgebildeten und angelegten Nervennetzes auf gleichem Gesichtsfeld in den verschiedenen Altersstufen der Blätter angegeben.

Länge der Blätter	Länge der Nerven
2 *mm*	64 *mm*
3 „	60 „
5 „	64 „
7 „	54 „
8 „	54 „
9 „	53 „
11 „	48 „

Die Untersuchung zeigt also, dass mit der Grössenzunahme des Blattes eine kontinuierliche Ergänzung der Nerven erfolgt, so dass die Weite der von Nerven resp. Anlagen eingeschlossenen Maschen in jeder Entwicklungsepoche annähernd konstant ist. Die geringen Schwankungen können öfters, besonders in den beiden ersten beschriebenen Entwicklungsstufen von *Vicia Faba* dadurch verursacht sein, dass die Anlagen manchmal nur unter grossen Schwierigkeiten zu erkennen sind und so vielleicht ihrer zu wenige eingezeichnet wurden. Ziehen wir diesen Faktor ab, so bleiben nur noch enge Grenzen, zwischen denen die Dichte der Nervatur in jeder Entwicklungsstufe schwankt. Vergleichen wir dagegen die ganze Entwicklungsreihe, so macht sich ein stetiges, wenn auch äusserst langsames Weiterwerden der Maschen geltend. Bei *Pisum sativum* betrug dieses Weiterwerden der Maschen während der ganzen Entwicklung 25 pCt., bei *Vicia Faba*, wenn wir das normale Blatt mit einrechnen, 37 pCt Doch sowohl die einzelnen Schwankungen, wie das langsame Weiterwerden des Nervennetzes verschwinden gegenüber der Konstanz der Weite der Maschen. Sie scheint in der Tat ein kontinuierliches Entstehen der Anlagen zu bedingen, und es ergibt sich weiter, dass die verschiedenen Pflanzen wie *Pisum sativum* und *Vicia Faba* eine verschiedene Konstante der Nervendichte besitzen. Es erinnert dies an die von W. MAGNUS[1]) bei den Hutpilzen experimentell festgestellte Tatsache, dass die Grösse des Entwicklungsfeldes der

1) W. MAGNUS, Über die Formbildung der Hutpilze, Berlin 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hymenialerhebungen eine konstante ist, jedoch mit dem Alter des Hutpilzes wächst; ebenso, dass diese Grösse für die einzelnen Arten eine verschiedene ist.

Anders wie mit den Nervenanlagen verhält es sich mit der Ausbildung der Tracheiden. Bei ihnen können wir einen regelmässigen Wechsel von Enger- und Weiterwerden des Netzes beobachten. Die Differenz kann in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen 60 pCt. ausmachen, ist also unverhältnismässig grösser als diejenige der Anlagen von einem Entwicklungsstadium zum nächsten, die höchstens wenige Prozente ausmacht. In Fig. 8, 12, 14 und 16 (Taf. VIII) sind die Perioden des engen Tracheidennetzes, in Fig. 10, 13 und 15 (Taf. VIII) die des weiten zur Darstellung gebracht. Während der Erweiterung kann kaum eine Ausbildung von Tracheiden stattfinden. Vergleichen wir Fig. 8 mit 10, Fig. 12 mit 13, Fig. 14 mit 15, so ist die Nervenordnung des Tracheidennetzes in beiden Fällen gleich ausgebildet und nur die Weite der Maschen ist erheblich verschieden.

Diese Periodicität in der Ausbildung der Nerven lässt sich auch noch im fertigen Blatte an der Art ihrer Anordnung erkennen. Es gelingt ohne viele Mühe, aus dem Bilde der fertigen Nervatur sich die Stufen des Entstehens zu rekonstruieren. Massgebend ist dabei die grössere Dichte der älteren Nerven und die Art der Teilung der Flächen, von der später eingehender die Rede sein wird. Hat das Blatt, wie z. B. *Vicia Faba*, eine regelmässige Nervatur, so erkennt man dann deutlich, wie in periodischer Folge das erste Tracheidenfeld entsteht, und nach seiner Dehnung in weitere Felder geteilt wird, die sich ihrerseits wieder nach stattgefundener Dehnung teilen und so fort. Eine Ausnahme bilden nur die vorletzten und letzten Nerven. Die vorletzten gehen gewöhnlich aus, wie um das Feld in normaler Weise regelmässig zu teilen, erreichen aber den begrenzenden Nerven nicht und enden frei. Die letzten Nerven verlaufen zum Teil ebenso, zum Teil unregelmässiger.

Es erübrigen sich noch einige Worte über die Art der Ausbildung der Tracheiden. NÄGELI[1]) hat schon darauf hingewiesen, dass die Tracheiden sowohl von der Basis aus, wie nach der Basis hin sich entwickeln könnten. Nach meinen Untersuchungen nehmen zwar die Nervenanlagen im Blatt stets vom ausgebildeten Nerven aus ihren weiteren Verlauf, doch muss ich NÄGELI darin recht geben, dass die Tracheiden sowohl von dem ausgebildeten Nerv aus sich weiter entwickeln können, als auch an irgend einem freien Punkte in den Anlagen den Anfang ihrer Ausbildung erfahren können, um dann von da aus nach einem fertigen Nerven zu verlaufen. Sogar die Sekundärnerven zeigten manchmal ihre tracheale Ausbildung in

1) Beiträge zur wissenschaftl Bot. Heft 1, 1888, S. 37.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Richtung vom Blattrand nach dem Mittelnerven hin (Taf. VIII, Fig. 1). Für die Nerven höherer Ordnung fand ich folgende sich oft wiederholende Bilder. Einerseits gehen von einem Tracheidenknotenpunkt eine Reihe Procambialstränge nach den umliegenden ausgebildeten Nerven (Taf. VIII, Fig. 2) oder eine zwei Nerven verbindende Anlage ist in der Mitte zu Tracheiden ausgebildet. Andrerseits wird aber auch oft eine vom Nerven ausgehende Tracheide durch die Anlage fortgesetzt oder zwei gegeneinandergerichtete Tracheidenketten werden durch Anlagen verbunden. Die Art, wie die eine Tracheidenkette mit einer andern in Verbindung steht, ist auch verschieden. Bei den Verzweigungen biegt aus dem aus zwei oder mehreren Tracheidenketten bestehenden Nerven eine Kette ab und nimmt ihren eigenen Verlauf. Bei den Anastomosen und bei den von einem Zwickel ausgehenden Nerven legt sich die Tracheide des Nerven höherer Ordnung, öfters sich etwas ausbreitend, an den andern Nerven an. Diese Unterschiede sind schon in den Nervenanlagen kenntlich.

Die Einteilung des ganzen Nervennetzes nach Ordnungen ist bei meinen bisherigen Ausführungen bis auf die letzten Verzweigungen durchgeführt worden, da dies die einzige Möglichkeit schien, eine Übersicht über die sonst nicht bestimmbaren Netze zu gewinnen. Die Bestimmung richtete sich wie schon bei der Rekonstruktion der Nervenentwicklungsstufen, wo die Zugehörigkeit nicht ohne weiteres aus dem Verlauf gegeben war, hauptsächlich nach der Dicke der Nerven,[1]) und wo diese nicht ausschlaggebend war, nach dem Prinzip der Teilung der Flächen durch die Nerven in gleiche Räume. Doch war für jede solche Bestimmung individuelle Behandlung nötig, da durch eine Reihe von Umständen die Zugehörigkeit eines Nerven zu einer oder der andern Ordnung verdeckt schien. Zumal folgender Umstand erschwerte öfters das Erkennen:

Es kommt häufig vor, dass durch ungleiches Wachstum des Blattes die zur Zeit bestehenden Nervenfelder ungleichmässig gedehnt werden. An den Stellen des stärkeren Wachstums werden die Felder weiter als im übrigen Blatte. Es wurde nun oben nachgewiesen, dass dennoch überall die Maschenweite die gleiche bleibt. Es müssen also die Nerven an den Stellen des stärkeren Wachstums den Rang einer höher stehenden Ordnung einnehmen, und umgekehrt, wenn das Blattwachstum an irgend einer Stelle zurückgeblieben ist, an den Stellen des geringeren Wachstums einer tiefer stehenden Ordnung anzugehören scheinen. Betrachten

1) Vgl. DE BARY: vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne 1877 S. 311: „Die in die Laubausbreitung tretenden Bündel geben Aeste oft bis in hohe Ordnungen hinauf ab, deren Stärke mit jeder höheren Ordnung in der Regel abnimmt, jedoch in nach den Einzelfällen sehr verschiedenem Grade“.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wir daraufhin einige Blätter von *Vicia Faba* (Taf. X, Fig. 17 ,18 und 19). Durch das ungleiche Wachstum des Blattes ist die verschiedene Art der Nervatur bei ihnen verursacht. Das Blatt, Fig. 17, hat die Nervatur, wie sie bei gleichmässigem Wachstum entsteht. Wir sehen die normale Folge der Sekundärnerven mit ihren bogigen Verbindungen, an die die Tertiärnerven ansetzen, um in kleinen Bogen den schmalen Rand des Blattes zu durchziehen. Fig. 18 zeigt dagegen ein überaus starkes Wachstum im unteren Teil des Randes. Die Tertiärnerven, die vom ersten Sekundärnerven ausgehen, sind daher zu grossen Bogen ausgewachsen, die ihrerseits nun wieder kleinere Bogen nach dem Rande schicken. Bestimmen wir nun die Ordnung der sich scheinbar entsprechenden kleinen bogigen Tertiärnerven zunächst dem Rande, so erhalten wir für sie bei Blatt Fig. 18 eine höhere Ordnungszahl wie bei Blatt Fig. 17. Die Dehnung der Felder zur Zeit der Entstehung der betreffenden Tertiärnerven erfolgte hauptsächlich in einer zum Mittelnerv spitzwinkligen Richtung; so erscheint denn der oberste Tertiärnerv nach Stärke und Richtung als ein Sekundärnerv. In Blatt Fig. 19 ist die Partie zwischen dem ersten und zweiten Sekundärnerven übermässig gewachsen. Sie wird daher von vier Tertiärnerven durchzogen, die ganz die Sekundärnerven vertreten und die man als Pseudosekundärnerven bezeichnen könnte. Denken wir uns die Zentren übermässigen Wachstums noch ausgesprochener als in diesen Blättern oder andererseits die Blattentwicklung durch Zusammenwachsen gehemmt, so entstehen in den anormalen Blattformen, wie sie KLEIN[1]) beschrieben hat, eine grosse Anzahl von Nerven, die den Charakter der Ordnung, der sie angehören, verloren haben. Zur Erhaltung der konstanten Dichte der Nervatur müssen in jedem Stadium der Entwicklung bei abnormen lokalisierten Wachstumsvergrösserungen oder Hemmungen die zur Zeit der Dehnung normal entstehenden Nerven verlängert und verstärkt resp. weniger ausgebildet werden und ausserdem im ersten Falle Nerven höherer Ordnung angelegt werden, als sie in den übrigen Teilen des Blattes auftreten. — Es sei noch bemerkt, dass der Typus, wie ihn die Figuren 17 und 18 repräsentieren, in etwas abgeschwächter Form die beiden Hälften des normalen *Vicia Faba*-Blattes ausmachen. Es zeigt auch die eine, Fig. 18 entsprechende Hälfte im Vergleich zur andern immer ein verstärktes Wachstum am unteren Rande.

Betrachten wir jetzt nach Feststellung der zeitlichen Entwicklungsfolge, der quantitativen Verteilung und der Art der Entstehung die gegenseitige räumliche Anordnung der Nerven, an einem Blatte mit so regelmässiger Nervatur, wie *Vicia Faba*. Der Mittel-

---

1) KLEIN. Untersuchung über Bildungsabweichungen an Blättern. Pringsh. Jahrb. XXIV (Tafel XIII und XV).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nerv und die Sekundärnerven teilen die ganze mittlere Blattfläche in längliche Streifen ein. Diese werden von den Tertiärnerven meist in einer Schlangenlinie mehrfach durchschnitten. Ihr Ansatz erfolgt senkrecht zu den Sekundärnerven, während ihr mittlerer Teil in schiefer Richtung die Höhendifferenz der beiden Ansatzpunkte ausgleicht. Durch weitere Nerven werden jetzt die entgegengesetzten Krümmungen zweier Tertiärnerven verbunden und somit ist die ganze Fläche in annähernd gleich grosse und regelmässige Fünfecke zerlegt. In Fig. 1, 2 und 3 (Taf. VIII) lässt sich diese Art der Entstehung der ersten Nerven bei jungen Blättern leicht erkennen. In Fig. 13, 14, 15 und 16 (Taf VIII) finden wir sie bei den älteren Blättern wieder. Ein ähnliches Bild kann auch entstehen, indem die Tertiärnerven von beiden Sekundärnerven in verschiedenen Höhen bogig oder eckig nach dem Mittelnerv zulaufen, bis sie sich an den Stellen stärkster Krümmung treffen. Ich lasse die schematische Zeichnung zu diesen Bildern folgen (s. Fig. II).

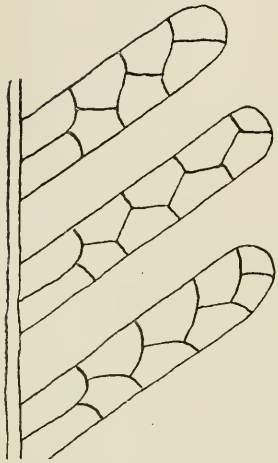


Fig. II.
Schematische Darstellung des Verlaufes der Tertiärnerven.

Oft finden wir beide Entstehungsweisen verbunden. Abweichungen von diesen Fünfecken und nachträgliche Verschiebungen durch das Wachstum lassen sich häufig beobachten, doch können wir sie, besonders, da sie sich bei sehr vielen Pflanzen wiederholen, als normale Typen auffassen. Ist die Fläche zwischen den Sekundärnerven, wie es öfters vorkommt, durch einen den Sekundärnerven parallel verlaufenden Nerven geteilt, so finden wir in diesen Teilflächen die gleiche Anordnung der Nerven, und auch sonst tritt sie bei allen ähnlichen längsgestreckten Flächen meist auf. Diese Fünfecke werden jetzt durch die folgenden Nerven in mehrere annähernd gleich grosse Teile zerschnitten. Für die so entstandenen Felder gilt dasselbe und so fort, bis die letzten Felder mit freiendenden Nerven durchzogen werden. Es lassen sich für die Teilung der so entstehenden mehr oder weniger isodiametrischen Felder vier Typen aufstellen, die selten in strenger Regelmässigkeit, aber fast immer deutlich erkennbar wiederkehren:

1. Das Feld wird durch einen Nerven in zwei gleiche Teile geteilt.
2. Das Feld wird in drei gleiche Teile geteilt, die Nerven schneiden sich unter einem Winkel von etwa 120°.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Das Feld wird in vier gleiche Teile geteilt, indem von einem in der Mitte des Feldes befindlichen mehr oder weniger langen Nervenstück von beiden Enden je zwei Nerven nach dem Rande des Feldes ausgehen.
4. Das Feld wird in vier, fünf oder mehr gleiche Teile geteilt, indem die Nerven in der Mitte des Feldes ein Vieleck bilden, von dessen Ecken Nerven nach dem Rande des Feldes verlaufen.

Durch die Unregelmässigkeit der Felder, durch ihre vielfach auch noch späterhin in einer Richtung stark gedehnte Gestalt und durch die Wachstumsverschiebungen wird die Zugehörigkeit eines Bildes zu einem dieser Typen oft in Frage gestellt. Doch lassen sich die Typen bei den Abbildungen des Blattwachstums sowie auch bei den später zu erörternden Licht- und Schattenblättern verfolgen. Je regelmässiger die Nervatur ist, um so deutlicher werden auch die Typen erkennbar. Scheint so auch auf den ersten Blick die Anordnung der Nerven ganz regellos zu sein, so lässt sich doch nach diesen Typen eine gewisse Unterscheidung für die feinere Nervatur beobachten: Bei *Fagus silvatica* (Taf. IX, Fig. 20, 21) finden wir die ersten drei Typen zum Teil in sehr regelmässiger Ausbildung vertreten. Fig. 20 gibt drei grössere Felder wieder, von denen das mittlere links nach Typus zwei in drei, während das obere rechts nach Typus drei in vier annähernd gleich grosse Teile geteilt ist. In Fig. 21 ist das mittlere grosse Feld nach Typus 3 in vier Teile geteilt. Überhaupt lässt sich in beiden Blättern die ganze Nervatur unschwer auf die drei ersten Typen und deren Kombinationen zurückführen. Ebenso deutlich zeigte sich der Typus 2 in den Blättern von *Vicia Faba, Spiraea* und *Acer Negundo* (Taf. IX, Fig. 22), der Typus 3 bei *Mahonia aquifolium*. Seltener ist die Teilung nach Typus 4. Doch fanden sich auch für ihn häufige Belege. Bei *Ribes rubrum* z. B. (Taf. IX, Fig. 23) wird das Feld in vier Teile geteilt, indem die Nerven in der Mitte des Feldes annähernd ein Dreieck bilden, von dessen Ecken drei Nerven nach dem Rande zu verlaufen. Häufiger ist es ein Viereck in der Mitte, das nach dem Rande vier Nerven aussendet. In dem sich entwickelnden Blatte von *Vicia Faba* (Taf. VIII, Fig. 3), das wir schon zur Erkennung des typischen Verlaufes der Tertiärnerven herangezogen haben, ist die gestrichelte Fläche durch ein mittleres Nervensechseck, von dessen Ecken die Nerven nach dem Rande zu verlaufen, in sieben annähernd gleiche Teile geteilt.

Versuchen wir nun, aus den festgestellten Typen das gemeinsame hervorzuheben, so fällt sofort auf, dass im Idealfalle bei allen spitze Winkel nicht vorkommen, sondern nur rechte und zumeist ausgesprochen stumpfe Winkel. Dies spricht sich am deutlichsten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus bei der Bildung der Fünfecke, und ebenso beim dritten und vierten Typus. Es nähern sich also die entstehenden Flächen Polygonen höherer Ordnung. Das uns hier nun interessierende Charakteristikum solcher Polygone ist es, dass sie Flächen darstellen, die für einen gegebenen Flächeninhalt einen sehr kleinen Umfang haben, wobei dann das Polygon unendlicher Ordnung, der Kreis, überhaupt die Fläche kleinsten Umfanges ist Da sich nun aber höchstens Sechsecke lückenlos aneinanderreihen lassen, können diese Polygone unter den gegebenen Umständen als Flächen kleinsten Umfanges bezeichnet werden. Übertragen wir nun diese Überlegung auf die Blätter, so heisst das nichts anderes, als dass das Streben vorliegt, dass bei gegebener Nervenlänge die Maschen des Netzes einen möglichst grossen Blattinhalt einschliessen, mit anderen Worten, dass den Nerven ein möglichst grosses Wirkungsfeld für ihre zuleitenden und auch ableitenden Funktionen gegeben ist. Es tritt also bei der Anordnung der Nervatur das Prinzip der Stoffzuleitung und Ableitung auf kürzestem Wege in Erscheinung, das schon von HABERLANDT[1]) zur Ausdeutung des Baues des Assimilationssystems mit solchem Erfolge herbeigezogen wurde. Sicherlich muss aber der auf diese Weise erzielten gleichmässigen Verteilung der Nerven auf der Blattfläche auch eine hohe mechanische Bedeutung zugesprochen werden. Für beide Fälle dokumentiert sich deutlich das im organischen Bau überall zutage tretende Prinzip des geringsten Materialaufwandes. — Mit dieser einleuchtenden anatomisch-physiologischen Erklärungsweise des so komplizierten Nervennetzes ist natürlich eine entwicklungsmechanische Erklärung ohne weiteres nicht gegeben. Auch wurde schon darauf hingewiesen, dass für die Bevorzugung dieses oder jenes Typus sich innere Artmerkmale geltend machen. Denn unzweifelhaft ist die Nervatur des ausgewachsenen Blattes durch Vererbung in gewissem Sinne festgelegt. Sie galt daher lange als absolut konstant. So stellt ETTINGHAUSEN[2]) nach der Art und Dichte des Nervennetzes Verwandtschaften zwischen paläontologischen Resten und heute lebenden Pflanzen fest. Dennoch hat er merkwürdigerweise unterlassen, irgendwie einen Versuch zu unternehmen, die verschiedenartigen Nervaturen nach irgendwelchen Prinzipien zu gruppieren, und begnügt sich, Abbildungen in Naturselbstdruck zu geben, die zwar die Hauptnervatur deutlich wiedergeben, die feinsten Nerven aber oft nicht deutlich erkennen lassen.

---

1) HABERLANDT: phys. Pflanzenanat. S. 249, 1896.
„ Ber. d. D. Bot. Ges. IV, 1886.

2) Sitzungsberichte der Kgl. Ak. d. Wissenschaften zu Wien, Mathem. naturw. Klasse Bd. 52, 1865; Bd. 12, 1854, S. 138 und 600.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unter Annahme der Konstanz bei normaler Entwicklung gelingt es nun, verschiedene Typen aufzustellen. Einen sehr regelmässigen Typus zeigt z. B. die Nervatur von *Vicia Faba*, deren Entstehung wir bereits kennen gelernt haben. Ebenso verhalten sich die Nervaturen von

Fagus silvatica s. Fig. 20 (Taf. IX),
Castanea vesca
Acer Negundo s. Fig. 24 (Taf. IX),
Spiraea spec.,
Pirus aucuparia s. Fig. 25 (Taf. IX),

Die ganze Fläche des fertigen Blattes ist in meist viereckige Felder zerlegt. Diese Felder sind durch eine Anastomose in zwei annähernd gleich grosse Teile geteilt, in welche von der Anastomose aus nach beiden Seiten ein sich verzweigender Ast abgeht. Die Ähnlichkeit der Nervatur dieser Blätter ist eine sehr weitgehende und da *Vicia Faba* mit *Acer Negundo* ebenso wie *Spiraea* mit *Pirus aucuparia* ungefähr die gleiche Maschenweite haben, so sind ihre Nervennetze kaum zu unterscheiden. — Den Typus dieser Verzweigung finden wir, wenn auch oft weniger deutlich ausgeprägt z. B. bei:

Juglans regia,
Fraxinus excelsior,
Ampelopsis Veitschii,
Prunus Persica,
Prunus mahaleb,
Quercus robur,
Philadelphus coronarius,
Convolvulus sepium,
Mahonia aquifolium,
Hedera Helix,
Syringa vulgaris,
Aegopodium podagraria,
Pirus communis,
Ribes aureum,
Oxalis corniculata,
Lathyrus latifolius.

Nur sind bei all diesen Blättern die Felder, in denen die letzten Nerven verlaufen, von unregelmässigerer Gestalt Teils sind sie sehr gross und werden anscheinend ziemlich regellos von den letzten Nerven durchschnitten, wie besonders bei

Oxalis corniculata,
Ribes aureum,
Syringa vulgaris,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

teils sind die Felder so verschieden an Gestalt, dass dementsprechend auch die in sie mündenden Nerven wenig gemeinsames erkennen lassen, wie besonders bei

Philadelphus coronarius,
Quercus robur,
Pirus communis,
Lathyrus latifolius.

Eine andere Art der Verzweigung finden wir bei *Geranium pratense* (Taf. IX, Fig. 26). Auch hier sehen wir eine Einteilung in ziemlich unregelmässige Felder, die aber durchschnitten sind von einem blindendigenden Nerven, der nach allen Seiten auch wieder freiendigende Seitenäste aussendet. Die Nervatur bei *Ribes rubrum* (Taf. IX, Fig. 23) und *Viburnum roseum* ist vielleicht als Übergang zwischen beiden Verzweigungsarten anzusehen.

Ein diesem entgegengesetzter Typus zeigt sich bei

Robinia pseudacacia
und *Tilia parvifolia*.

Auch hier wieder unregelmäsige Felder, aber mit sich schliessenden Anastomosen. Freie Endigungen sind bei *Robinia* nur wenige vorhanden, bei *Tilia* fehlen sie fast vollständig[1]).

Schliesslich sehen wir bei

Forsythia suspensa,
Syringa persica,
Salix aurita,
Symphoricarpus racemosus
und *Ligustrum vulgare*

ganz regellose Bilder. Von einer Einteilung in Felder lässt sich bei diesen Blättern kaum sprechen. — Es ist eigentümlich zu sehen, wie Pflanzen der verschiedensten Familien eine so ähnliche Nervatur haben und andererseits wie Pflanzen derselben Familie eine so verschiedene Nervatur zeigen. Was die Dichte der Nervatur anbetrifft, so will ich hier nur die engste und weiteste ziffernmässig angeben, um zu zeigen, in welchem Maasse sie verschieden sein kann[2]). Als Beispiel für extremes Verhalten nehme ich *Ribes rubrum* und *Ribes aureum*. Die Gefässbündel eines gleichen Raumes mit dem Kurvenmesser gemessen ergaben bei *Ribes rubrum* eine Länge von 13,2 *mm*, bei *Ribes aureum* eine Länge von 5,2 *mm* auf den *qmm*.

Die Frage erhob sich nun, wie verhält sich das unter normalen

1) Für *Tilia* macht schon STRASBURGER: Leitungsbahnen pag. 230, auf das Fehlen der Anastomosen aufmerksam.

2) Vgl. ZALENSKI l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bedingungen konstante Nervennetz, wenn man es verschiedenen Einflüssen aussetzt. Die Überlegung ergab, dass, abgesehen von der Möglichkeit der Veränderungen der Nervatur infolge veränderter Lebensbedingungen, auch schon jede Veränderung der Form des Blattes die Nervatur in ihrem Verhältnis zum Blatt oder die Nervatur als solche umändern müsse. Wenn die Nervatur, d. h. die Gesamtlänge der Nerven etwa konstant ist, so muss z. B. bei einem grösseren Flächeninhalt des Blattes das Netz auseinandergerückt erscheinen. Wenn andererseits die Dichte des Nervennetzes konstant ist, so muss bei einem grösseren Flächeninhalt des Blattes, die Gesamtlänge der Nerven eine grössere werden. Am meisten Erfolg zur Klärung dieser Frage versprach eine Untersuchung von Licht- und Schattenblättern.

Licht- und Schattenblätter.[1])

Die Unterschiede in der Grösse und im anatomischen Bau des in Licht oder Schatten erwachsenen Blattes haben die Aufmerksamkeit einer Reihe von Forschern auf sich gezogen. Abgesehen von den Arbeiten, welche sich mit den unter anormalen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen eintretenden anatomischen Veränderungen beschäftigt haben,[2]) behandeln eine grosse Reihe eingehender Untersuchungen die Unterschiede im Bau normal erwachsener Licht- und Schattenblätter. Verglichen werden das Assimilationsgewebe, besonders die Palissadenzellen, das Durchlüftungsgewebe, die Ausbildung der Epidermis und die Verteilung der Spaltöffnungen.[3]) In allen diesen Arbeiten ist von der Ausbildung des Nervennetzes so

1) Der Kürze wegen ist in der folgenden Ausführung der Ausdruck Blatt auch für die Teilblätter der Pflanzen gebraucht worden, deren Blätter zusammengesetzt sind.

2) BATALIN, Bot. Ztg. 1871.
PRANTL, Arb. d. Inst. in Würzb. 1874.
KRAUS, Flora 1878.
RAUWENHOFF, Ann. d. sc. nat. série VI t. V. 1878.
VESQUE, Ann. d. sc. nat. série 6 t. XII. 1881.
DUFOUR, Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. XXXIII. 1886.
WIESNER, Ber. d. D. bot. Ges. IX. 1891.
LOTHELIER, revue gén. d. Bot. V. 1893.

3) HABERLANDT, Pringsh. Jahrb. III. Heft 1. 1881.
PICK, Bot. Centralbl. XI. 1882.
MER, Bull. d. l. soc. b. d. Fr. 1883.
STAHL, Jen. Ztschr. f. Naturw. XVI. 1883.
GROSGLIK, Bot. Centralbl. XX. 1884.
KOHL, Transp. d. Pflanzen. 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gut wie gar nicht die Rede. Für uns ist aber auch das veränderte Flächenwachstum der Blätter in Schatten und Licht von besonderem Interesse, weil es uns die Möglichkeit gibt, uns über die Beziehungen zwischen einer sich ergebenden verschiedenen Ausbildung des Nervennetzes Rechenschaft zu geben. Über die Grössenverhältnisse der Blätter stehen sich in der Literatur zwei Ansichten diametral gegenüber. Während die meisten Forscher (hauptsächlich KOHL, STAHL und RAUWENHOFF) beobachten, dass die Schattenblätter grösser sind als die Lichtblätter, behaupten DUFOUR, SACHS, PICK und BURGERSTEIN auf Grund von zahlreichen Beobachtungen das Gegenteil. Letztere finden bei im Licht erwachsenen Pflanzen sowohl grössere Zellen als auch grössere Blätter. Die Beobachtungen von STAHL bringen uns dem Verständnis näher. Er beoachtete an der Heidelbeere, dass diese in mässig schwachem Lichte dreimal so grosse Blätter aufweist wie in normalem Licht, in dichtestem Schatten gewachsen aber kleinere Blätter zeigt als das normale Blatt[1]). Vergleichen wir damit die Tatsache, dass bei Kulturen im Dunkeln, wie sie besonders PRANTL, DUFOUR (1887) und WIESNER studiert haben, die Blätter verkümmern, während bei feuchter Kultur nach den Beobachtungen von WIESNER und BRENNER (1900) die Blätter grösser werden, so lässt sich vielleicht das wechselnde Verhalten der Schattenblätter in bezug auf ihre Grösse erklären. Der das Wachstum hemmende Einfluss des fehlenden Lichtes und der das Wachstum fördernde Einfluss der Feuchtigkeit bekämpfen sich im Schattenblatt. Je nachdem der eine oder der andere Faktor stärker ist, werden die Blätter kleiner oder grösser als normal werden. Ähnliches gilt für die Epidermiszellen. Was die Spaltöffnungen anbetrifft, so behauptet DUFOUR und MER, dass sie unabhängig von der Grösse der Zellen entstehen, und zwar im Licht immer, auch wenn dort die Epidermiszellen im Vergleich zum

MER, Bull. d. l soc. bot. d. Fr. 1886.
DUFOUR, Ann. d. sc. nat. serie VII. t. V. 1887.
EBERDT, Ber. d. D. bot. Ges. VI. 1888.
GENEAU DE LAMARLIÈRE, revue gen. d. bot. 1892.
BRENNER, Flora 1900 (Fettpflanzen).
NORDHAUSEN, Ber. d. D. bot. Ges. XXI. 1903.
BURGERSTEIN, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.
ARESCHOUG, Flora 1906.

1) Obgleich ich über diese Frage keine spezielleren Messungen angestellt habe, konnte ich doch nach gelegentlichen Beobachtungen das gleiche Verhalten für

Mahonia aquifolium,
Castanea vesca,
Spiraea spec.,
und *Hedera Helix*

feststellen. (Vgl. S. 222.)

Schattenblatt gedehnt sind, zahlreicher, während BRENNER behauptet, dass die Spaltöffnungen bei Kulturen im Feuchten zuerst infolge der Grössenzunahme der Zellen auseinander gerückt werden, dass aber nach etwa einem halben Jahre neue angelegt werden. Im Anfangsstadium entspräche also bei dem im Trockenen wie im Feuchten gewachsenen Blatte einer bestimmten Anzahl Zellen eine bestimmte Anzahl Spaltöffnungen. Nachher ändere sich dann das Verhältnis, sodass in der feuchten Kultur auf eine gleiche Anzahl Zellen mehr Spaltöffnungen kämen. Der Grund der sich widersprechenden Ansichten wurde schon oben angedeutet: DUFOUR beobachtet Blätter, die, in absolutem Schatten gewachsen, entgegengesetzte Verhältnisse zeigen wie feuchte Kulturen. Zwei Untersuchungen, die ich zu meiner Orientierung an *Ligustrum vulgare* machte, zeigten mir auf gleicher Fläche im

	Licht		Schatten		Vergrösserung	
	I	II	I	II	I	II
Stomata	15	45	6	32	1 : 500	1 : 125
Epidermiszellen . .	155	400	75	358	1 : 500	1 : 125

Das Verhältnis von Spaltöffnungen zu den Zellen ist hiernach beim ersten Versuch im Licht 1 : 10, im Schatten 1 : 12, beim zweiten Versuch im Licht 1 : 9, im Schatten 1 : 11[1]). Es liegt also nahe, sich das Schattenblatt als ein nur in seinen einzelnen Elementen gedehntes Lichtblatt vorzustellen mit derselben Anzahl Epidermiszellen, Schwammparenchymzellen und Spaltöffnungen. — Über den Bau der Gefässbündel finden wir in der obigen Literatur folgende Angaben. KOHL und DUFOUR schildern die Gefässe an der Hand von Abbildungen als im Schattenblatt geringer an Zahl mit dünneren Wänden und engerem Lumen. BRENNER (1900) sieht die trachealen Elemente nicht verengert und nur in geringerer Zahl angelegt. Was den Verlauf der Nerven anbetrifft, so finden wir hierüber kurze Bemerkungen nur bei STAHL und BRENNER. STAHL sagt darüber folgendes: „Das Längenwachstum der Nerven wird im Schattenblatt in geringerem Masse verlangsamt und hört wahr-

1) Die untersuchten Blätter wurden Ende August gepflückt, also zu einer Zeit, in der die Standortsunterschiede schon den ganzen Sommer über wirksam gewesen waren. Trotzdem war das Verhältnis von Epidermiszellen zu Spaltöffnungen im Gegensatz zu den BRENNERschen Beobachtungen ein annähernd gleiches; im Schattenblatt waren eher etwas weniger Spaltöffnungen als im Lichtblatt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinlich auch später auf als in dem besonnten Blatte". Hieraus ermöglicht sich nach STAHL auch die stärkere Flächenausdehnung des Schattenblattes. BRENNER schreibt, dass die Sekundärnerven bei einem Schattenblatt stumpfer an den Mittelnerven ansetzen als beim Lichtblatt, ein Unterschied, den er für die nördlichen Eichenarten im Vergleich zu den südlichen fand. (1902.) Ausserdem beobachtete er an seinen Kulturen von Fettpflanzen im feuchten Raum eine geringere Ausbildung der Verzweigung der Nerven. Schliesslich folgert KÜSTER[1]) aus den Beobachtungen ZALENSKI's[2]) über die Abhängigkeit der Nervenlänge vom normalen Standort der betreffenden Art: „Dieselbe Hypoplasie wird sich zweifellos auch bei einem Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter unserer Laubbäume usw. nachweisen lassen."

Licht- und Schattenblätter folgender Pflanzen wurden von mir untersucht:

Acer Negundo,
Ampelopsis Veitschii,
Castanea vesca,
Convolvulus sepium,
Fagus silvatica,
Forsythia suspensa,
Fraxinus excelsior,
Hedera Helix,
Juglans regia,
Lathyrus latifolius,
Ligustrum vulgare,
Mahonia aquifolium,
Oxalis corniculata,
Pirus aucuparia,
Pirus communis,
Prunus mahaleb,
Prunus Persica,
Philadelphus coronarius,
Quercus robur,
Ribes aureum,
Ribes rubrum,
Robinia pseudacacia,
Salix aurita,
Spiraea spec.,
Symphoricarpus racemosus,
Syringa persica,

1) Pathologische Pflanzenanat. 1903 S. 48.
2) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Syringa vulgaris.
Viburnum roseum,
Vicia Faba.

Die Auswahl der Pflanzen wurde mehr oder weniger dem Zufall überlassen, indem diejenigen zur Untersuchung bestimmt wurden, bei denen dem Anschein nach die Blätter unter recht deutlichen Beleuchtungsunterschieden aufgewachsen waren. Wo es möglich war, wurden zumeist Blätter derselben Pflanze untersucht, von denen die einen an der äusseren Peripherie im vollsten Licht, die anderen im Innern im gedämpften Lichte sich entwickelt hatten. Schien der innere Teil der Pflanze nicht genügenden Schatten zu bieten, so wurden auch Blätter einer anderen Pflanze derselben Art, die im Schatten wuchs, zum Vergleich herbeigezogen. Die Blätter wurden im August 1906 zum Teil im Tiergarten und im Garten der landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, zum Teil in Kronberg im Taunus gesammelt, und es wurde darauf geachtet, dass nur Blätter etwa gleichen Alters gewählt wurden. Zu den zur Untersuchung gelangenden Pflanzen muss noch folgendes bemerkt werden: Es wurden an dem gefiederten Blatte von *Acer Negundo* Blätter des ersten und des zweiten seitlichen Fiederpaares untersucht. Letztere sind breiter und mehr oder weniger gelappt. Bei *Mahonia aquifolium*, die mehrjährige Blätter besitzt, wurden gleichjährige Blätter verglichen. Bei *Hedera Helix* und *Oxalis corn.* trifft die Bezeichnung von Licht- und Schattenblättern nicht in der eigentlichen Bedeutung zu, da beide Pflanzen schattenliebend sind. Es war aber von Interesse, auch bei diesen Pflanzen das Verhalten der im Licht und Schatten gewachsenen Blätter zu beobachten: —

Um die Dichte der Nerven zu vergleichen, wurde die Nervatur auf gleichem Gesichtsfeld mit dem Kurvenmesser gemessen. Die Resultate der Untersuchung wurden in Tabelle A festgelegt. Es bedeuten die ersten zwei Spalten die Länge der Nervatur der verschiedenen im Licht und Schatten gewachsenen Blätter in Millimetern auf 1 *qmm*. Die dritte Spalte gibt das prozentuale Verhältnis an. Durch dieses wurde die Reihenfolge der Aufzählung bestimmt. Aus der Tabelle folgt, dass die Nervatur des Schattenblattes im Vergleich zu der des Lichtblattes bei 26 von den untersuchten 29 Pflanzen eine weitere ist. Der Verhältnis schwankt bei diesen mit Ausnahme von *Forsythia*, die nur einen geringen Unterschied von 95 pCt. im Schattenblatte zeigt, zwischen 55 und 87 pCt. Gar keinen Unterschied zeigten die Blätter von *Symphoricarpus* und *Philadelphus*. Eine dichtere Nervatur im Schattenblatte hatte nur *Oxalis*. Betrachten wir erst die Minderzahl der Fälle, bei denen das Schattenblatt keine weitere Nervatur zeigt, als das Lichtblatt. Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle A.

Name	Nerven pro *qmm* in *mm* Licht	Nerven pro *qmm* in *mm* Schatten	Licht = 100 Schatten = pCt.
Fagus silvatica	11,1	6,1	55
Viburnum roseum	9,2	5,3	57
Castanea vesca	11,6	6,8	59
Pirus communis	9,5	5,7	60
Pirus aucuparia	11,0	6,6	60
Salix aurita	10,0	6,2	62
Acer Negundo b	10,3	6,6	64
Acer Negundo a	9,2	6,0	65
Lathyrus latifolius	5,6	3,7	66
Spiraea spec.	9,2	6,2	67
Juglans regia	12,6	8,4	67
Ribes aureum	13,2	9,0	68
Vicia Faba	8,4	5,8	69
Ligustrum vulgare	8,4	5,8	69
Ampelopsis Veitschii	6,0	4,2	70
Quercus robur	11,6	8,3	72
Ribes rubrum	5,2	3,9	75
Prunus mahaleb	8,3	6,3	76
Prunus Persica	11,7	9,0	77
Hedera Helix	3,6	2,8	77
Fraxinus excelsior	8,4	6,8	81
Syringa persica	10,2	8,5	83
Convolvulus sepium	4,8	4,1	85
Mahonia aquifolium	6,8	5,8	85
Syringa vulgaris	7,4	6,3	85
Robinia pseudacacia	11,5	10,0	87
Forsythia suspensa	6,3	6,0	95
Philadelphus coronarius	5,8		100
Symphoricarpus racemosus	6,8		100
Oxalis corniculata	10,0	13,7	140

Blätter von *Symphoricarpus* und *Philadelphus* wurden an ausgesprochenen Licht- und Schattenstellen gepflückt. Bei *Philadelphus* war die Blattgrösse in beiden Fällen ungefähr die gleiche. Bei *Symphoricarpus* dagegen gelangten vier Licht- und drei Schattenblätter zur Untersuchung, die alle bedeutende Unterschiede in der Blattform, aber die gleiche Weite der Nerven zeigten, also in Licht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und Schatten ihr Nervennetz nicht verändert hatten. Eine Nervatur, die im Lichtblatt weiter war als im Schattenblatte, fand sich nur bei *Oxalis corn.* Eine Erklärungsmöglichkeit für diese Erscheinung liegt vielleicht in der Schattenliebe dieser Pflanze. Schalten wir also diese Blätter aus und ebenso *Forsythia susp.*, die nur einen geringen Unterschied in der Dichte des Nervennetzes im Licht- und Schattenblatt zeigte, so ist die Grösse der Nervatur des Schattenblattes stets eine erheblich geringere. Nehmen wir den Durchschnitt des Verhältnisses dieser Blätter, so ergibt sich als prozentualer Wert der Schattenblattnervatur im Vergleich zu der des Lichtblattes 71 pCt.

Zur Erklärung der Tatsache, dass bei den meisten Pflanzen im Schattenblatt auf den Quadratmillimeter die Nervenlänge eine geringere ist, war die Annahme einer Hypoplasie, wie sie auch KÜSTER in dem oben zitierten Satz vermutet, naheliegend. Man könnte sich vorstellen, dass durch die geringere Transpiration des Schattenblattes das Nervennetz entlastet wird und so nicht zur normalen Ausbildung gelangt. Auf der anderen Seite erheischte die Tatsache, dass die Schattenblätter fast ausnahmslos grösser sind als die Lichtblätter, einen Vergleich zwischen dem Nervennetz des Schatten- und Lichtblattes und ihren Blattgrössen. Schien doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Nervennetz im Schattenblatt das auseinandergezogene Netz des Lichtblattes darstellte[1]).

Um sich nun darüber Klarheit zu verschaffen, in welcher Weise sich die Nerven im Vergleich zu den Blattgrössen verhalten, ist es nötig, folgende Überlegung anzustellen. Nennen wir das Verhältnis des grösseren Schattenblattes zu dem kleineren Lichtblatt δ und das Verhältnis aller Nerven des grösseren zu allen Nerven des kleineren Blattes D, so ergibt sich der Wert des Verhältnisses der Nerven für die gleiche Flächeneinheit, d, den wir im mikroskopischen Bilde nur messen können:

$$1) \qquad d = \frac{D}{\delta}$$

Es sind nun verschiedene Fälle möglich, wie die Nerven sich im grösseren Blatte verhalten können. Einmal können die Nerven der Dehnung des Blattes folgen. Wenn wir dabei berücksichtigen, dass die Flächen im Quadrat, die in ihnen verlaufenden Linien einfach wachsen, so bekommen wir die Gleichung:

$$\sqrt{\delta} = D$$

1) Ähnliches scheint auch — soweit aus der kurzen Bemerkung ersichtlich ist — STAHL anzunehmen. l. c. S. 34. Separat-Abdruck.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Setzen wir diesen Wert nun in unsere Definitionsgleichung 1 ein, so bekommen wir:

$$d = \frac{\sqrt{\delta}}{\delta} = \frac{1}{\sqrt{\delta}} \text{ oder}$$

$$\frac{1}{d} = \sqrt{\delta}$$

Es dehnt sich also dann das Nervennetz entsprechend der Dehnung der Blattfläche, wenn die Wurzel aus dem Verhältnis der Blätter gleich dem reziproken Wert des Verhältnisses der Nerven gleicher Flächen ist.

Es ist aber noch ein anderer Fall möglich, dass nämlich die Nerven im grösseren Schattenblatte die gleiche Länge besitzen, die sie im kleineren Lichtblatt haben. In diesem Falle ist also das Verhältnis der Blattnerven: $D = 1$.

Setzen wir das wieder in unsere Definitionsgleichung 1 ein, so bekommen wir:

$$d = \frac{1}{\delta} \text{ oder}$$

$$\frac{1}{d} = \delta$$

Ist also im Licht- und Schattenblatt die gleiche Nervenlänge vorhanden, so ist das Verhältnis der Blattflächen gleich dem umgekehrten Verhältnis der Nerven auf der gleichen Flächeneinheit gemessen.

Nach dem Bisherigen könnte sich also möglicherweise für das Verhältnis von Blattgrösse und Nervatur folgende Reihe ergeben:

$\frac{1}{d} > \delta$ d. h. im grösseren Schattenblatt sind absolut weniger Nerven als im Lichtblatt.

$\frac{1}{d} = \delta$ d. h. im grösseren Schattenblatt sind genau ebenso viel Nerven als im Lichtblatt.

$\frac{1}{d} < \delta$ d. h. im Schattenblatt sind mehr Nerven als im Lichtblatt.

Ist nun gleichzeitig

$$\frac{1}{d} > \sqrt{\delta},$$

dann sind im Schattenblatt noch immer weniger Nerven, als eine entsprechende Dehnung zum Wachstum der Blätter erfordern würde, vorhanden. Ist

$$\frac{1}{d} = \sqrt{\delta},$$

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so sind im Schatten- und Lichtblatt die Nerven der Dehnung der Blätter gefolgt, und ist

$$\frac{1}{d} < \sqrt{\delta},$$

so sind im Schattenblatt mehr Nerven, als es die den Grössen der Blätter entsprechende Dehnung erfordern würde, gebildet.

Die Tabelle B I gibt Aufschluss über das Verhalten der Pflanzen, die im Lichte eine engere Nervatur zeigten als im Schatten. Die Nerven wurden mit dem Kurvenmesser gemessen, die Blätter nach möglichst genauen Zeichnungen mit einem CONRADI'schen Planimeter[1]), der es ohne weiteres gestattet, einen beliebigen Flächeninhalt nach Überfahren des Umfanges abzulesen.[2]) Die Pflanzen sind in der Reihenfolge angeführt, dass von oben nach unten gehend, die Länge der Nervatur des Schattenblattes im Verhältnis zu der des Lichtblattes unter Berücksichtigung der Grösse der Blätter immer wächst. Die zwei ersten Spalten geben die Länge der Nerven im Licht- und Schattenblatt auf gleicher Fläche und die Grössen der Blätter an. Das Verhältnis derselben ist in der 1. und 2. Abteilung der dritten Spalte unter d und $\frac{1}{d}$ aufgezählt. Die 3. und 4. Abteilung beziehen sich auf die Grössen der Blätter, deren Verhältniszahlen unter δ und die Wurzel daraus unter $\sqrt{\delta}$ verzeichnet ist. Die Resultate des Vergleiches zwischen Blattfläche und Nervatur in Prozenten geben die beiden letzten Spalten unter $\frac{1}{d} : \delta$ und $\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$.

Nach der oben gegebenen Deutung der Verhältnisse von δ zu d ergibt sich aus dem Verhältnis von $\frac{1}{d} : \delta$, dass bei

Robinia pseudacacia,
Juglans regia,
Viburnum roseum,
Castanea vesca,
Ribes rubrum,
Fagus silvatica,
Acer Negundo (oberes Fiederpaar),
Hedera Helix,
Salix aurita.

1) Die Theorie der Planimeter ist beschrieben in W. CALVILLE's Lehr- und Handbuch der Landmesskunde, Halberstadt und Leipzig, ERNST'scher Verlag.

2) Es wurde meist nur die Hälfte der Blätter gezeichnet und gemessen, so dass der wirkliche Flächeninhalt der doppelte ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Gesamtlänge der Nervatur des Schattenblattes in seiner Ausbildung hinter der des Lichtblattes zurückgeblieben ist. Es sind im ganzen weniger Nerven entwickelt als im Lichtblatt. Bei

Pirus aucuparia,
Quercus robur,
Spiraea spec.

ist die Gesamtlänge der Nervatur im Licht- und Schattenblatt die gleiche. Das Verhältnis von $\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$ zeigt weiter, dass bei

Syringa persica,
Ampelopsis Veitschii,
Ligustrum vulgare,
Acer Negundo (unteres Fiederpaar),
Lathyrus latifolius

die Gesamtlänge der Nervatur des Schattenblattes grösser ist, als die des Lichtblattes, bis sie bei

Ribes aureum,
Vicia Faba,
Pirus communis

sich der grösseren Ausdehnung des Schattenblattes fast entsprechend verlängert hat. Schliesslich ist bei

Prunus Persica,
Fraxinus excelsior,
Convolvulus sepium,
Prunus mahaleb,
Syringa vulgaris,
Mahonia aquifolium

die Nervatur des Schattenblattes noch stärker verlängert, als es ein der Grössenzunahme des Blattes entsprechendes Wachstum erfordert hätte. In der Mehrzahl der Fälle ist also die Gesamtlänge der Schattennervatur grösser, als die des Lichtblattes, so dass von einer eigentlichen Hemmung nicht gesprochen werden kann. Bei den meisten Blättern zeigt sich vielmehr, dass die Nerven der Dehnung der Blattfläche gefolgt sind, und in einigen wenigen Fällen, dass sie noch neue Auszweigungen gebildet haben.

Dies verschiedene Verhalten der Nervatur findet oft in den Zeichnungen der Nervennetze sein anschauliches Abbild. Während bei den meisten Pflanzen im Lichtblatt die Nerven in einer kleinen Gabelung blind verlaufen, fehlt bei den Pflanzen, die im Schatten-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle B I.

Name	Nervenlänge auf gleicher Fläche		Blattgrösse		d	$\frac{1}{d}$	δ	$\sqrt{\delta}$	$\frac{1}{d} : \delta$	$\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$
	Licht	Schatten	Licht	Schatten						
Robinia pseudacacia .	83	73	2,3	0,5	0,9	1,1	0,2	0,5	550	[220]
Juglans regia	135	90	66	24	0,7	1,5	0,4	0,6	375	[250]
Viburnum roseum . .	98	58	24	23,5	0,6	1,7	1,0	1,0	170	170
Castanea vesca	123	75	32	36	0,6	1,6	1,1	1,0	140	160
Ribes rubrum	46	31	17,7	18,5	0,7	1,1	1,0	1,0	140	140
Fagus silvatica . . .	117	68	12	15,5	0,6	1,7	1,3	1,1	130	150
Acer Negundo b . . .	217	138	10,5	13,9	0,6	1,6	1,3	1,1	120	140
Hedera Helix	46	35	29	32	0,8	1,3	1,1	1,0	120	130
Salix aurita	47	30	5	7	0,6	1,6	1,4	1,2	110	130
Pirus aucuparia . . .	120	70	2,0	3,5	0,6	1,7	1,7	1,3	100	130
Quercus robur	40	28	16	22	0,7	1,4	1,4	1,2	100	120
Spiraea spec.	65	46	4,7	6,7	0,7	1,4	1,4	1,2	100	120
Syringa persica . . .	46	38	5,0	6,5	0,8	1,2	1,3	1,1	90	110
Ampelopsis Veitschii .	64	44	16	25	0,7	1,4	1,6	1,3	90	110
Ligustrum vulgare . .	89	60	1,4	2,2	0,7	1,5	1,6	1,3	90	110
Acer Negundo a . . .	197	125	12,3	24,5	0,6	1,6	2,0	1,4	80	110
Lathyrus latifolius . .	35	23	10,0	18,5	0,7	1,5	1,8	1,3	80	110
Ribes aureum	140	96	7,2	13,6	0,7	1,5	1,9	1,4	80	107
Vicia Faba	90	61	21,8	42,7	0,7	1,5	2,0	1,4	70	107
Pirus communis . . .	118	70	8,5	21	0,6	1,7	2,5	1,6	70	106
Prunus Persica . . .	55	43	15,8	31,8	0,8	1,3	2,0	1,4	60	90
Fraxinus excelsior . .	93	75	7	14	0,8	1,2	2,0	1,4	60	86
Convolvulus sepium .	51,5	43	6,9	15,7	0,8	1,2	2,3	1,5	50	80
Prunus mahaleb . . .	50	38	4,3	13	0,8	1,3	3,0	1,7	40	80
Syringa vulgaris . . .	78	66	21	61	0,8	1,2	2,9	1,7	40	70
Mahonia aquifolium .	75,5	64	2,8	10,7	0,8	1,2	4,0	2,0	30	60

$$\delta = \frac{\text{Blattgrösse Schatten}}{\text{Blattgrösse Licht}}.$$

auf gleicher Fläche gemessen

$$d = \frac{\text{Nervenlänge Schatten}}{\text{Nervenlänge Licht}}$$

$$\frac{1}{d} = \frac{\text{Nervenlänge Licht}}{\text{Nervenlänge Schatten}}$$

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

blatt eine geringere oder auch die gleiche Gesamtlänge der Nerven haben, wie im Lichtblatt, diese letzte Verzweigung, so z. B. bei *Pirus aucuparia* (Taf. IX, Fig. 25 und 27). Andererseits zeigen die Pflanzen, deren Schattennervatur die gedehnte Lichtnervatur darstellt, sofern sie eine regelmässige Nervatur besitzen, im Schattenblatt oft eine Dehnung der einzelnen Felder und der einliegenden Nerven, so dass häufig Stellen der Nervatur des Schattenblattes, der des Lichtblattes bis auf den Grössenmassstab genau gleichen. Bei *Acer Negundo* (Taf. IX, Fig. 24 und 28) zeigen die Nervaturen z. B. solche ähnlichen Felder. —

Kehren wir zur Betrachtung der Tabelle zurück. Das Verhalten von *Robinia pseudacacia*, *Juglans regia* und *Viburnum roseum* ist ein besonderes. Während bei allen anderen Pflanzen der Tabelle I das Schattenblatt grösser ist als das Lichtblatt, verhält es sich hier umgekehrt. Die Schattenblätter wurden in extremem Schatten gepflückt. Das ganze Schattenblatt ist so in seinem Flächenwachstum als Hypoplasie aufzufassen. Von einem Zusammenhang zwischen Grösse des Blattes und Nervatur kann mithin nicht wohl gesprochen werden. Während bei den anderen untersuchten Pflanzen der Wert für $\frac{1}{d} : \delta$ um 100 schwankt und 140 der grösste Wert ist, finden wir hier 170, 375 und 550. Bei solchen Extremen zeigt sich der Wert der Berücksichtigung der Blattgrösse. Bei *Robinia*, *Juglans* und bei *Mahonia* ist das Verhältnis der Nerven ein fast gleiches und doch nur unter Berücksichtigung der Grössenverhältnisse der Blätter erklärbar. — Während bei diesen Pflanzen alle Schattenblätter kleiner waren als die Lichtblätter fanden sich bei

Castanea vesca,
Mahonia aquifolium,
Spiraea spec.,
Hedera Helix

neben den gewöhnlichen grossen Schattenblättern in extremem Schatten kleinere Blätter, die bei *Castanea*, *Spiraea* und *Hedera* die Lichtblattgrösse nicht erreichten. Trotzdem war die Nervenlänge dieser kleinen Schattenblätter auf gleicher Fläche gemessen immer noch eine geringere als im Lichtblatt. So hatte sie für *Castanea* den prozentualen Wert von 80 pCt. Bei den anderen Pflanzen war der Unterschied geringer.

Interessant ist das Verhalten von *Oxalis corniculata*. Wie schon erwähnt, haben bei *Oxalis* die Lichtblätter eine weitere Nervatur als die im Schatten gewachsenen Blätter, welche auch kleiner sind Es verhielt sich also die Nervatur der Grösse der Blätter entsprechend umgekehrt wie auf Tabelle B I. Das grössere Lichtblatt zeigt eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tabelle B II.

Name	Nervenlänge		Blattgrösse		d	$\frac{1}{d}$	δ	½ δ	$\frac{1}{d}$: δ	$\frac{1}{d}$: ½ δ
	Licht	Schatten	Licht	Schatten						
1. *Oxalis corniculata* . .	46	64	0,7	0,5	0,7	1,4	1,4	1,2	100	—
	Licht									
	normal	gross	normal	gross						
2. *Ligustrum vulgare* . .	89	66	1,4	2,5	0,7	1,4	1,8	1,3	—	110
3. *Mahonia aquifolium* .	75,5	60	2,8	5,0	0,8	1,3	1,8	1,3	—	100
4. *Spiraea spec.*	65	55	4,7	8,8	0,8	1,2	1,9	1,4	—	90
5. *Prunus mahaleb* . . .	50	41	4,3	5,5	0,8	1,2	1,3	1,1	—	110

$$\frac{\text{Blattgrösse Licht}}{\text{Blattgrösse Schatten}} = \delta \quad \frac{\text{Nervenlänge Schatten}}{\text{Nervenlänge Licht}} = \frac{1}{d} \quad \text{gültig für 1.}$$

$$\frac{\text{Blattgrösse Licht gross}}{\text{Blattgrösse Licht normal}} = \delta \quad \frac{\text{Nervenlänge Licht normal}}{\text{Nervenlänge Licht gross}} = \frac{1}{d} \quad \text{gültig für 2, 3, 4, 5.}$$

weitere Nervatur als das kleinere Schattenblatt, und zwar, wie Tabelle B II zeigt, ist die absolute Länge der Nervatur im Licht- und Schattenblatt die gleiche:

$$\frac{1}{d} : \delta = 1$$

Diese auffällige Abhängigkeit der Nervatur von der Grösse der Blätter legt die Frage nahe, ob ausnahmslos in Lichtblättern die Dichte der Nervatur die gleiche sei, auch dann, wenn sich erhebliche Grössendifferenzen zwischen den einzelnen im Licht erwachsenen Blättern feststellen lassen. Die Beantwortung dieser Frage wird dazu beitragen, die verschiedenen Verhältnisse der Schattenblätter näher zu beleuchten. — Während bei *Vicia Faba* und den meisten untersuchten Pflanzen in der Tat die Nervatur der verschiedenen Lichtblätter nur in geringen Grenzen schwankte, liessen sich doch einige Pflanzen auffinden, bei denen zusammen mit erheblichen Grössenunterschieden der Blätter auch die Nervatur eine auffällig verschiedene Maschenweite aufwies. Dies war der Fall bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ligustrum vulgare,
Mahonia aquifolium,
Spiraea spec.,
Prunus mahaleb.

Bei ihnen zeigten sich in den grossen Lichtblättern stets weniger Nerven auf der Flächeneinheit entwickelt. Die Unterschiede sind fast die gleichen wie die Unterschiede der Licht- und Schattenblätter der gleichen Pflanzen. Verglichen wurden die normalen Lichtblätter mit solchen, die erheblich grösser waren. Wie Tabelle B II ergibt, waren im grossen Lichtblatt die Nerven der Grössenzunahme des Blattes entsprechend verlängert.

$$\frac{l}{d} : + \delta = 1$$

Dieser Wert ist nicht genau fixiert, doch schwankt er in engsten Grenzen um 1. Die Tendenz der Nervatur ist mithin die gleiche, wie sie die Schattenblätter der mittleren Hälfte der Tabelle B I zeigen, bei denen im Schatten sich die Nerven entsprechend den Blattgrössen gedehnt haben. Eine biologische Erklärung dieser Erscheinung lässt sich heute noch nicht geben, dazu müssten erst genauere Untersuchungen lehren, welche Umstände das anormale Grösserwerden dieser Lichtblätter veranlassten. Für das Schattenblatt liegt hingegen, wie wir sahen, die hohe ökologische Bedeutung der geringeren Ausbildung der Nervatur auf der Hand. Da die Schattenblätter gegenüber den Lichtblättern eine erheblich geringere Verdunstungsmöglichkeit besitzen, gebrauchen sie auch eine geringere Menge Wasser zuleitender Elemente. Die grössere Weite des Nervennetzes ist also aufzufassen als eine Anpassung an den geringeren Wasserverbrauch der Flächeneinheit. Die Pflanze ist nun, wie unsere Beobachtungen ergeben haben, imstande, auf verschiedene Weise diese zweckentsprechende Materialersparnis herbeizuführen: der einfachste und häufigste Fall ist der, dass, genau wie bei der normalen Entwicklung der Blätter, die Nervatur dem Blattwachstum folgend, sich dehnt, die Neuanlagen der Nerven aber augenscheinlich nicht gleichen Schritt halten (z. B. *Vicia Faba*). Es kann aber die Anpassung weiter gehen, wenn effektiv die gleiche (*Pirus auc.*) oder sogar eine geringere (*Castanea*) Nervenlänge im Schattenblatt gebildet wird. Dann könnte von einer eigentlichen Hypoplasie der Nerven gesprochen werden. Umgekehrt können aber auch bei abnormen Grössenunterschieden der Licht- und Schattenblätter im Schattenblatte neue Nerven angelegt werden, wodurch allerdings bei weitem nicht die Dichte der Nervatur des Sonnenblattes erreicht wird. In diesem Falle wäre es wohl angängig, die geringe Flächenentwicklung der Sonnenblätter in gewissem Sinne als hypoplastisch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aufzufassen. Dass aber die Pflanze die verschiedenen ihr zur Verfügung stehenden Mittel, das Verhältnis der Nervatur für das Schattenblatt herabzusetzen, in gleicher Weise verwenden kann, ergibt sich aus den für die beiden Fiederpaare von *Acer Negundo* angeführten Zahlen: Das Verhältnis der Blattgrössen der Licht- und Schattenblätter ist bei den beiden Blattformen, die untersucht wurden, ein stark verschiedenes. Es beträgt für das untere Fiederpaar 50 pCt. und für das obere 75 pCt. Das Verhältnis der entsprechenden Nervaturen der gleichen Fläche ist dagegen fast das gleiche: es beträgt für das untere Fiederpaar 65 pCt., für das obere 64 pCt., d. h. also die Verminderung der Gefässbündel war entsprechend dem herabgesetzten Wasserverbrauch im Schattenblatte in beiden Fällen die gleiche, nur um dieselbe Reduktion der Nerven zu erreichen, blieb bei den Blättern, die die geringere Grössendifferenz zeigten, die Nervatur in ihrer absoluten Länge im Schattenblatt zurück, während sie bei den Blättern, die eine grössere Differenz der Ausdehnung aufwiesen, im Schattenblatte mitgedehnt wurde. — Ein Blick auf die Tabelle B I zeigt uns nun, dass diese Überlegung auch für die Allgemeinheit der Fälle ihre Gültigkeit behält: Das Verhältnis der Nerven schwankt, trotz der grossen Differenz im Verhältnis der Blattgrössen von 100 – 400 pCt., innerhalb nicht weiter Grenzen. Es bewegt sich um 70 herum und schwankt zwischen 60 und 80. Je nachdem nun das Grössenverhältnis der Blätter sich ändert, wird diese gleiche Erweiterung durch Zurückbleiben, Dehnung oder weitere Verzweigung der Nervatur im Schattenblatte erreicht.

Aus den bisher festgestellten Tatsachen war noch nicht ersichtlich, wann der Unterschied in der Differenzierung der Licht- und Schattenblattnervatur ihren Anfang nähme. Bei den Blättern, in denen sich die Schattenblattnervatur entsprechend dem grösseren Blattwachstum gedehnt und verlängert hatte, war die Möglichkeit gegeben, dass das Schattenblatt, bis es die Lichtblattgrösse erreicht, die gleiche Nervatur zeigt, wie das Lichtblatt, und dass erst bei einer nachträglichen Grössenzunahme auch seine Nervatur gedehnt und ergänzt wird. Aber schon bei den Pflanzen, die eine gleiche Gesamtlänge der Nervatur im Licht- und Schattenblatte haben, war eine solche Entwicklung unmöglich, da bei der nachträglichen Dehnung des Blattes ein Zerreissen des fertigen Nervennetzes erfolgen müsste. Zudem haben wir gesehen, dass die Pflanze auch direkt durch geringere Ausbildung der Schattenblattnervatur im Stande ist, das Nervennetz den herabgesetzten Anforderungen anzupassen. Es musste daher untersucht werden, ob nicht etwa bei der Ausbildung der Licht- und Schattenblattnervatur sich im ganzen Laufe der Entwicklung die nachher zu Tage tretenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Unterschiede geltend machen. Zur Klärung dieser Frage war es wichtig, festzustellen, ob überhaupt die Ausbildung der Nervatur zu beeinflussen sei. Indem davon ausgegangen wurde, dass eine erhöhte Feuchtigkeit der umgebenden Luft den natürlichen Verhältnissen, in denen ein Schattenblatt sich entwickelt, wohl am nächsten kommt, wurde die Entwicklung der Nervatur in einer feuchten Kultur beobachtet. Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Vicia Faba*, die im dampfgesättigten Raum unter einer Glocke wuchsen. Es ergab sich sofort ein Unterschied im Vergleich zu den sich entwickelnden Blättern der normalen Kultur, da die Blätter der feuchten Kultur gleichen Alters immer bereits grösser ausgebildet waren. Die Untersuchung ergab nun, dass die Entwicklung der Nerven nur vom Alter der Blätter abhängt, nicht von deren Grösse, dass also die grossen Blätter der feuchten Kultur auf derselben Entwicklungsstufe der Nervenausbildung stehen wie die gleichaltrigen kleineren Blätter der normalen Kultur. Nehmen wir ein Beispiel aus dem Anfang und dem Ende der Entwicklung. Fig. 29 (Taf. IX) zeigt ein Blatt der feuchten Kultur, das die Tertiärnerven und die Anfänge der Quartärnerven ausgebildet hat. Seine Länge ist 1,5 *cm*. In der Nervenentwicklung entspricht es somit dem Blatt Fig. 6 (Taf. VIII) der normalen Versuchsreihe, dessen Länge 1 *cm* beträgt. Andererseits hat das Blatt der normalen Versuchsreihe, das ihm an Grösse entspricht, Fig. 9 (Taf. VIII), die Quartärnerven schon weiter ausgebildet. Das in der Entwicklung der Nerven Fig. 9 entsprechende Blatt der feuchten Kultur ist 2 *cm* lang. Betrachten wir noch ein Blatt aus der späteren Entwicklung. Fig. 30 (Taf. IX) zeigt die Nervatur eines Blattes der feuchten Kultur, das über 3 *cm* lang ist Es sind in ihm die Quintär- ued ersten Sextärnerven ausgebildet, während wir im gleichgrossen Blatt der normalen Kultur Fig. 14 (Taf. VIII) schon Oktärnerven sehen.

Die Vermutung, dass auch die normal entstehenden typischen Schattenblätter bereits in der Entwicklung Unterschiede der Nervenausbildung zeigen würden, fand ihre Bestätigung in der Untersuchung der gleichen Teilblätter von *Acer Negundo*, die im April 1907 gesammelt wurden. Es wurden sowohl Knospen genommen, die sich an der äussersten Krone entwickelt hatten, als solche, welche ganz im Innern des Baumes entstanden. Durch Untersuchungen NORDHAUSENs[1]) wissen wir, dass die bisher bekannten Unterschiede zwischen der anatomischen Entwicklung der Licht- und Schattenblätter sich bereits im Knospenzustand geltend machen, wo also ein Einfluss von Licht und Schatten für die Entwicklung des betreffenden Jahres nicht in Betracht kommen kann, sondern wo bereits bei ihrer Anlage korrelativ die Einflüsse der umgebenden Verhältnisse in

1) l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wirksamkeit getreten sein müssen. Es konnte nun bestätigt werden, dass auch für die Entwicklung der Nervatur bereits während der Ausbildung, also ohne direkte Einflüsse von Licht und Schatten, sich deutliche Unterschiede geltend machen. Fig. 31 (Taf. IX) zeigt die Nervatur eines *Acer Negundo*-Blattes, das am Rande des Baumes gepflückt wurde, also einem späteren Lichtblatt entsprochen hätte. Fig. 32 (Taf. IX), zeigt die Nervatur eines ungefähr gleich grossen Blattes, das dem Innern des Baumes entnommen wurde: die Nervatur ist noch nicht auf der gleichen Entwicklungsstufe angelangt, wie im ersten Blatt. Dieselbe Entwicklungsstufe wie das dem Rande entnommene Blatt zeigt erst ein weit grösseres, dem Innern entnommenes Blatt: Fig. 22 (Taf. IX). Die jungen Blätter haben somit dieselbe Entwicklung genommen, wie die Blätter der feuchten Kultur von *Vicia Faba* im Vergleich zur normalen. Wir müssen also folgern, dass für die Anlage der Nervatur des Blattes nicht sowohl die Wasserleitung der Nerven in ihrer Funktion direkt wirksam ist, sondern wir vielmehr in der Art ihrer Ausbildung höchst komplizierte Anpassungs- resp. Korrelationsvorgänge zu erkennen haben, wie es etwa die doppelte Anlegung der Palissadenzellen im Lichtblatt ist.

Gesteckte Blätter.

Die bei Licht- und Schattenblättern gemachte Beobachtung von dem Einfluss der Grössenveränderung der Blätter auf die Nervatur, liess die Untersuchung der Nervatur gesteckter Blätter, die nachträglich eine Grössenzunahme zeigen, wünschenswert erscheinen. LINDEMUTH[1]) beschreibt das Verhalten der einzelnen Pflanzen inbezug auf ihre Sprossung, während MATHUSE[2]) mehr die anatomische Veränderung des Blattes studiert. Beide Autoren führen das nachträgliche Wachstum auf „Streckung aller Elemente“ zurück. Über das Verhalten der Blattnervatur gibt auch MATHUSE keine Aufschlüsse, dagegen beschreibt er die Neubildung von Gefässsträngen im Stiel und gibt als Ursache zu dieser Neubildung die unnatürlich starke Ernährung an.

Die folgende Untersuchung ermöglichte mir die Güte des Herrn Gartenbau-Direktor LINDEMUTH, der mir sowohl einige 1904 von ihm gesteckte Blätter, wie auch sein Herbarmaterial in liebenswürdigster Weise zur Untersuchung überliess. Ich verfehle nicht, ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

1) Gartenflora Bd. 52, 1903, Heft 23 und Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22, 1904.
2) Beiheft z. Bot. Centralbl. Bd 20, 2, 1906.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Aucuba japonica* und *Hedera Helix*, die beide von 1904 bis 1907 gesteckt wuchsen, und Blätter von *Pelargonium zonale* und *Laurus nobilis*, die ungefähr zwei Monate gesteckt waren. Ausserdem steckte ich Blätter von *Achyranthes Verschaffeltii*, die nach zwei und viereinhalb Monaten untersucht wurden. Die Nervenlänge auf gleichem Raum ergab folgende Zahlen:

Name	Zeitdauer der Steckung	Ursprüngl. Grösse des Blattes	Grösse d. gest. Blattes	Nervenlänge		Normal = 100 Gest. = %
				Normal Bl	Gesteckt. Bl.	
Achyranthes Versch. .	21. XII. 06 — 20. II. 07	5,0 : 4,9	7,0 : 5,4	83	72	87
—	21. XII. 06 — 10. V. 07	5,5 : 5,1	9,2 : 7,7	—	30	36
Laurus nobilis . . .	11. VIII. 03 — 16. X. 03	—	—	138	97	70
Pelargonium zonale .	26. VIII. 03 — 20. X. 03	—	—	59	36	61
Hedera Helix	1904 - 1907	—	—	70	85	121
Aucuba japonica . .	1904 - 1907	—	—	87	151	173

Das Verhalten von *Pelargonium*, *Laurus* und *Achyranthes* zeigt nach zweimonatlicher Steckung eine Dehnung des Nervennetzes um 61, 70, 87 pCt. Mit dem nachträglichen Wachstum des Blattes wird das Nervennetz auseinandergerückt. Zu gleicher Zeit erfolgen aber neue Nervenanlagen. Da mir von *Pelargonium* und *Laurus* nur getrocknete Blätter vorlagen, war eine Untersuchung der Anlagen bei ihnen unmöglich. Bei den frisch untersuchten Blättern von *Achyranthes* hingegen waren sie deutlich und in grosser Anzahl vorhanden. Trotzdem zeigte *Achyranthes* noch nach $4^1/_2$monatlicher Steckung ein weiter stark gedehntes Nervennetz, das jetzt nur noch 36 pCt. der Nervenlänge des normalen Blattes ausmachte. Das Blatt zeigte im Verhältnis zum normalen Blatt eine starke Grössenzunahme. Neue Nervenanlagen waren nicht zu sehen, sodass wir gezwungen sind, anzunehmen, dass das Blatt von *Achyranthes*, auch wenn es länger gesteckt bleibt, immer ein im Verhältnis zum normalen Blatt weiteres Nervennetz hat. Anders verhalten sich die gesteckten Blätter von *Aucuba japonica* und *Hedera Helix*. Diese zeigen nach zweijähriger Steckung ein bedeutend engeres Nervennetz, als das normale Blatt. Bei *Aucuba* (Taf. IX, Fig. 33 und 34) war das Nervennetz des gesteckten Blattes auf gleichem Raum gemessen, fast um das doppelte so lang, als das des normalen Blattes. *Hedera Helix* zeigte eine nicht so starke Veränderung der Nervatur, doch ist *Hedera* infolge der Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schiedenheit der normalen Blattgrössen ein zur Untersuchung nicht geeignetes Objekt. Wir schalten *Hedera* deshalb aus der folgenden Betrachtung aus. Das entgegengesetzte Verhalten von *Achyranthes* und *Aucuba* ist auffällig. Die Ursache mag vielleicht darin zu suchen sein, dass bei *Aucuba* das gesteckte Blatt keine anormalen Grössenverhältnisse zeigte. Die Länge war geringer als die eines normalen ausgewachsenen Blattes; die Breite war ungefähr die gleiche und nur die Dicke zeigte eine deutliche Zunahme. Andererseits waren in dem gesteckten Blatte von *Achyranthes* die Dimensionen in Länge und Breite, einem normalen Blatte gegenüber stark vergrössert. Neuanlagen waren in beiden Blättern erfolgt, während sie aber bei *Aucuba* das Nervennetz verengerten, waren sie bei *Achyranthes* nicht zahlreich genug, um bei der Dehnung des Blattes das Nervennetz in der normalen Dichte zu erhalten. Ob diese Annahme eine richtige ist, war mir nicht möglich zu entscheiden, da mir keine weiteren längere Zeit bewurzelten Blätter zur Untersuchung zur Verfügung standen. In jedem Falle aber finden wir die von MATHUSE für den Stiel beschriebene Hypertrophie der Gefässbündel auch im Blatte wieder.

Es war nun interessant, zu untersuchen, wie anatomisch die so mit Sicherheit festgestellte Anlage von Nerven in einem ausgebildeten Blatte zustande käme, da die Nerven von den mit grossen Interzellularen versehenen schwammparenchymatischen Zellen umgeben sind. Es war einerseits die Möglichkeit gegeben, dass das Schwammparenchym wieder in meristematischen Zustand zurückkehrt, und durch Teilungen die Anlagen bildet. Andererseits konnte auch das Leitparenchym wachsend sich durch das Schwammparenchym schieben. In der Litteratur finden sich auch über das Entstehen der Anlagen der Nervatur im sich entwickelnden Blatte nur wenige Angaben. So sagt z. B. DEINEGA[1]): „Die Ausbildung der Blattrippen kommt sowohl hier als in den andern von mir untersuchten Fällen durch Vergrösserung des Volumens der Zellen des Grundgewebes und der Zellen, aus welchen sich die Gefässbündel entwickeln, zustande“.

Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Achyranthes*, die am 21. Dezember 1906 gesteckt und am 26. Februar 1907 entnommen wurden. In den Zellen des Schwammparenchyms waren nirgends Teilungen zu sehen, hingegen wies oft das Leitparenchym Fortsätze auf, die sich anscheinend direkt zwischen die Schwammparenchymzellen hindurchzwängten. In anderen Fällen war die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, dass sich auch das Schwammparenchym durch Streckung an der Bildung der An-

1) DEINEGA, l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lagen beteiligt. Zur Erläuterung des Vorganges vergleichen wir die Zeichnungen.

In Fig. III sehen wir die Tracheide umgeben von zwei Parenchymzellen. Die ursprüngliche Parenchymzelle, die die Spitze der Tracheide abgeschlossen hatte, ist stark gewachsen, sich durch die Schwammparenchymzellen und Interzellularen schiebend. In Fig. IV sehen wir das Ende einer Tracheide, deren zwei seitliche Leitparenchymzellen die Tracheide umschliessen. Die eine der Parenchymzellen ist stark weiter gewachsen und hat sich dann quer geteilt. Ihre gewundene Gestalt zeigt, wie sie sich den Weg durch das Schwammparenchym bahnen musste. Es kann auch irgend eine Parenchymzelle in der Richtung senkrecht zur Tracheide weiter wachsen (Fig. V) und sich von Zeit zu Zeit querteilend, die Anlage bilden. Manchmal liegen zwei solche Schläuche nebeneinander, meist

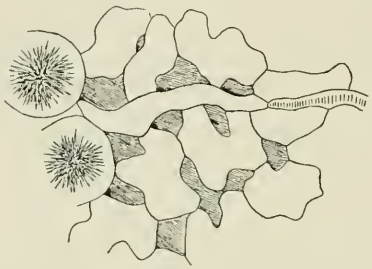


Fig. III.

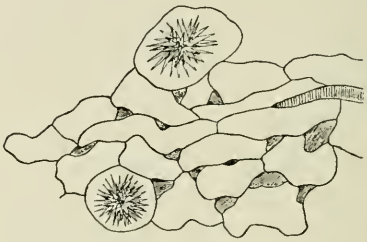


Fig. IV.

liegen sie übereinander. Aus diesen durch das Schwammparenchym wachsenden Zellen bilden sich später die Tracheiden mit ihren sie umgebenden Parenchymzellen.

Mechanische Eingriffe.

Die Ausbildung trachealer Elemente kann aber an und für sich auch in ganz anderer Weise im Blatte zustande kommen. Ich hatte mir die Frage vorgelegt, ob etwa beim Durchschneiden des Hauptnerven oder auch nur durch seitliche Einschnitte in das Blatt eine verschiedenartige Ausbildung der Nervatur oberhalb und unterhalb der Einschnitte zustande käme. Ich hatte besonders geglaubt, dass bei einem Schnitt durch den Hauptnerv sich die feinen Auszweigungen vielleicht oberhalb der Schnittfläche als Ersatz für den Hauptnerv enger entwickeln würden. Von ähnlichen Überlegungen war auch KÜSTER[1]) ausgegangen, wenn er schreibt, „Um Leit-

1) l. c. S. 143.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bündel . . . zu erhöhten Leistungen zu bringen, durchschnitt ich an jugendlichen Blättern zahlreicher dikotyledoner Gewächse mit fiederiger Nervatur die Mittelrippen in der Erwartung, dass vielleicht die Anastomosen, welche den Wasserverkehr zwischen den oberen und unteren Hälften zu übernehmen wohl geeignet gewesen wären, eine stärkere Ausbildung erfahren würden, als unter normalen Verhältnissen. Das Erwartete traf aber nicht ein. In den meisten Fällen sind die Seitennerven und ihre Anastomosen nicht imstande, den durchschnittenen Mittelnerven zu ersetzen und die obere Blatthälfte ausreichend zu versorgen: entweder geht diese völlig zugrunde oder verfärbt sich oder die Blattentwicklung verläuft anormal".

Fig. V.

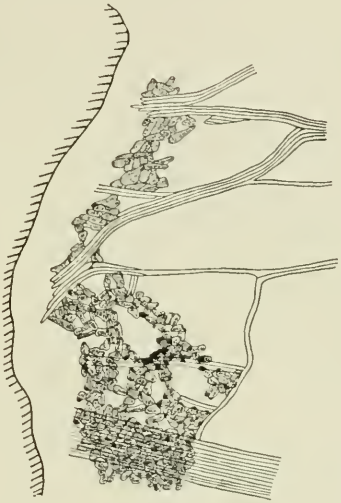


Fig. VI.

Hiermit nicht in Übereinstimmung stehen die Beobachtungen POTONIÉs[1]) und HABERLANDTs[2]), die es gerade als einen wesentlichen Vorteil der dikotylen Nervatur ansehen, dass die Versorgung der einzelnen Blattteile nicht mehr bestimmten Nerven zufällt. Aus meinen Untersuchungen an *Vicia Faba* muss ich folgern, dass beide Auffassungen nicht ganz den Verhältnissen entsprechen. Zwar konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, dass die Nervatur der oberen Blatthälfte enger wird. Aber bei dem sich im allgemeinen nach Durchschneidung des Mittelnerven weiter gut entwickelnden Blatte stellte sich heraus, dass eine Neubildung von Gefässanastomosen ganz eigenartiger Natur stattgefunden hatte. Der Mittelnerv

1) Naturw. Wochenschrift XI, 1896.
2) Physiologische Pflanzenanatomie S. 342.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Fig. VI) ist oberhalb des Einschnittes mit den bei dem Einschnitt gleichfalls getroffenen Hauptnerven durch Tracheiden verbunden, die man vielleicht am besten mit den Speichertracheiden vergleichen kann. Sie haben mehr oder weniger isodiametrische Form und stellen ziemlich unregelmässig verlaufende Ketten dar. Teilweise liegen sie sogar direkt oberhalb des Mittelnerven. Augenscheinlich sind sie nichts anderes als Parenchymzellen, die sich direkt durch Membranverdickung und Verlust ihres Inhalts in tracheale Elemente verwandelt haben. Durch ihre Bildung wird aufs beste der Zusammenhang zwischen den freien Endigungen der Hauptnerven hergestellt und somit das Hauptnervennetz wieder in sich geschlossen. Ihre Ausbildung kann wohl direkt auf den funktionellen Reiz des gesteigerten Wasserdurchstromes zurückgeführt werden, besonders auch deshalb, weil unterhalb des Einschnittes die Nerven solche Verbindungen nicht aufzuweisen pflegen. Somit haben sie auch grosse Ähnlichkeit mit den Tracheidenverbindungen zwischen den Tracheen des Stecklings und der Unterlage beim Pfropfen und allem Anschein nach scheint ein direkter Gegensatz zwischen ihrer Bildung und der der gewöhnlichen Nervenanastomosen zu bestehen, deren Bildung, wie wir sahen, viel komplizierteren Korrelationen gehorcht.

Spannung.

Bekanntlich ist dem Xylem der Leitungsbahnen ausser seiner wasserleitenden Funktion meistens auch eine mechanische zuzuschreiben. Der Nervatur der Blätter, die bisher nur von dem Gesichtspunkt der Wasserversorgung betrachtet wurde, kommt fraglos auch eine hohe mechanische Bedeutung zu. HABERLANDT[1]) sagt von ihr: „Ein im Winde flatterndes Laubblatt ist Scherkräften ausgesetzt, die senkrecht zu seiner Flächenausdehnung wirken und es zu zerfetzen drohen. Um dieser Gefahr wirksam zu begegnen, müssen offenbar die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit dienenden Träger durch möglichst zahlreiche Querverbindungen fest miteinander verkoppelt sein. Dies geschieht nun durch die . . . Gefässbündelanastomosen, welche in monokotylen und dikotylen Blättern ein reiches Netzwerk bilden.“ Es war also die Frage, ob durch mechanische Faktoren die Anzahl dieser Querverbindungen zu beeinflussen ist. Nachdem nun die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von äusseren Einflüssen durch zahlreiche

1) Physiologische Pflanzenanatomie S. 175.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beispiele gesichert ist, lag es nahe, zu untersuchen, ob nicht die Nervatur des Blattes durch Zugkräfte veränderlich sei. Um die Blätter von *Vicia Faba* der Einwirkung des Zuges auszusetzen, wurden sie bei einer Grösse von etwa 5 *mm* mittels einer kleinen Klammer gefasst und durch Belastung nach der gewollten Richtung gezogen. Da die Blätter in so jugendlichem Zustand noch fest gefaltet sind und ein Ausbreiten gewöhnlich nur unter Schädigung des Blattes möglich war, wurden sie in gefaltetem Zustande eingespannt. Die am Anfang kleine Belastung ward mit der Zeit vergrössert und die Blätter, nachdem sie nach Ablauf von etwa 8 Tagen eine Grösse von etwa 2—3 *cm* erreicht hatten, untersucht. Es wurden zwei Versuche angestellt. Beim ersten wurde das Blatt an der Spitze neben dem Mittelnerven gefasst und annähernd in der Richtung des Mittelnerven gezogen. Die Dauer und Stärke der Belastung war folgende: in Abständen von 2 und 3 Tagen wurde mit 1,7, 4,0 und 9,3 *g* belastet.

Die Form des gezogenen Blattes blieb ganz die normale, bis auf die Stelle, an der die Klammer das Blatt fasste. Dort hat der Zug das Wachstum gefördert, so dass der Blattrand einen Auswuchs bildet. Betrachten wir die Nervatur. Fig. 35 (Taf. XI) zeigt die Nervatur der Spitze des gespannten Blattes, Fig. 36 (Taf. X) die eines normalen Blattes. Im normalen Blatt ist der Winkel, den die Sekundärnerven mit dem Primärnerven bilden, etwa 36°, im gezogenen Blatt etwa 64°. Sie sind also nach dem Angriffspunkt des Zuges abgelenkt. Die Tertiär- und übrigen Nerven haben sich der veränderten Richtung der Sekundärnerven angeschlossen, so dass ihr Verlauf im normalen und gespannten Blatte zwar absolut verschieden ist, aber relativ zu den Sekundärnerven ungefähr der gleiche ist. Sie sind wahrscheinlich nicht mehr direkt vom Zuge beeinflusst, sondern füllen den Raum zwischen den Sekundärnerven in gleicher Weise wie im normalen Blatte aus. Am Angriffspunkt des Zuges — in der Figur mit einem Stern bezeichnet — haben sich die Sekundärnerven in die Richtung des Zuges eingestellt. Die mit 2, 3 und 4 bezeichneten Nerven würden sich über den Blattrand hinaus verlängert, in einem Punkte treffen, der auf der Linie des Zuges liegt. Das Nervennetz zwischen diesen Sekundärnerven zeigt sich am Rande stark verändert: die freien Endigungen werden selten, das Netz dichter und die Maschen in der Richtung des Zuges gedehnt. Was das Gesamtbild des Nervennetzes betrifft, so ist die grosse Zahl der Sekundärnerven auffallend. Während sie im normalen Blatt gewöhnlich die Zahl 5 nicht übersteigt, zählen wir im gespannten Blatte 7. Dadurch, dass die Sekundärnerven alle in stumpferem Winkel mit den Primärnerven das Blatt durchziehen, ist Raum für eine grössere Anzahl derselben gegeben, die der beanspruchten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Festigkeit zugute kommt. Zur Erhöhung der Festigkeit tragen auch die Tertiärnerven, die den Sekundärnerven parallel verlaufen, bei. Im normalen Blatt ist ihre Zahl äusserst beschränkt, während sie im gespannten Blatt in der Spitze auffallend häufig auftreten. Dieser Versuch ergab als Hauptresultat ein Sicheinstellen der Sekundärnerven in die Richtung des Zuges und ein Vermehren der Hauptnerven zur Erhöhung der Festigkeit.

Ein zweiter Versuch wurde mit seitlichem Zuge angestellt. Da bei nur seitlichem Zuge das Blatt dem Wachstum des Stengels nicht folgen konnte und abbrach, wurde das zur Untersuchung kommende Blatt sowohl an der Spitze am Mittelnerv nach oben, wie seitlich nach unten gezogen. Dadurch, dass der Zug nach oben immer stärker gehalten wurde wie der seitliche Zug, konnte das Blatt dem Wachstum des Stengels folgen, indem es das seitliche Gewicht nachzog. Die Dauer und Grösse der Belastung war folgende:

Datum	Belastung in *g*	
	an der Spitze	seitlich
15. Juni 1907	3,0	1,8
17. „ 1907	5,4	3,6
18. „ 1907	7,8	5,4
19. „ 1907	9,0	6,6
21. „ 1907	11,4	8,4
22. „ 1907	13,2	9,6
23. „ 1907	untersucht	

Infolge des doppelten Zuges liegen die Verhältnisse hier wesentlich anders als im ersten Versuch. Hier haben wir zwei Kräfte, die sich in komplizierter Weise im Blatt verteilen. Betrachten wir das gezogene Blatt. Die Form des Blattes ist nicht mehr die normale. Unterhalb der Angriffsstelle des Zuges hat anormales Breitenwachstum stattgefunden. Der unterste Sekundärnerv und die mit ihm in einer Richtung verlaufenden Tertiärnerven sind dementsprechend im Vergleich zu denen des normalen Blattes seitlich abgelenkt Während der Winkel, den der letzte Sekundärnerv mit den Primärnerven bildet, im normalen Blatt etwa 33° beträgt, ist er im gespannten Blatt stumpfer und beträgt etwa 47°. Die drei Sekundärnerven der Spitze (Fig. 37 Taf. XI,) verlaufen in Bogen, deren stärkste Krümmung in der Richtung des Zuges zwischen Angriffspunkt und Blattspitze liegt und nach dem Angriffspunkt gerichtet ist. Ein Vergleich mit den entsprechenden Nerven des normalen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blattes (Taf. XI Fig. 36) zeigt, wie überaus charakteristisch die Veränderung ist. Die Tertiärnerven zeigen auch einen von der normalen Richtung verschiedenen Lauf. Während sie im normalen Blatt nach der Blattspitze zu gerichtet sind, verlaufen sie im gezogenen Blatt meist wagerecht in der Richtung nach dem Mittelnerven hin. Am Angriffspunkt des seitlichen Zuges haben sich zwar die im normalen Blatt nach der Spitze gerichteten Tertiärnerven in die Richtung des Zuges eingestellt, doch ist eine deutliche Beeinflussung der Richtung der Maschen wie beim ersten Versuch hier nicht zu erkennen. Die Ursache haben wir vielleicht in der oben erwähnten Verteilung der Spannungen zu suchen.

Fassen wir die beiden Versuche zusammen, so ergab sich:

1. Die vom Zuge am stärksten getroffenen Sekundärnerven stellen sich entweder in die Richtung des Zuges ein, wie die ersten Sekundärnerven des ersten Versuches zeigen, oder sie verlaufen in Bögen, deren Krümmung nach dem Angriffspunkt des Zuges gerichtet ist, wie es die ersten Sekundärnerven im zweiten Versuch zeigten.
2. Die Tertiärnerven werden durch die veränderte Lage der Sekundärnerven anders gerichtet oder stellen sich unmittelbar vom Zug getroffen, in dessen Richtung ein.
3. Zur Erhöhung der Festigkeit können die Sekundär- und Tertiärnerven vermehrt werden und ebenso kann das Maschennetz in den Gegenden stärkster Spannung verengert werden.

Resultate.

Als wesentliche Resultate unserer Untersuchungen können wir folgende Sätze aufstellen:

1. Die Nervatur der Blätter entwickelt sich sukzessive derart, dass die Dichte des gesamten Nervennetzes im ganzen Laufe der Entwicklung für jede Pflanze einen ihr eigentümlichen nahezu konstanten Wert hat.
2. Die räumliche Anordnung der feineren Nervenauszweigungen erfolgt nach dem Prinzip der Bildungen von Flächen kleinsten Umfanges. Die biologische Bedeutung wird darin gesehen, dass von einer möglichst geringen Nervenlänge möglichst gleichmässig die Blattfläche durchzogen wird und so bei gegebener Nervenlänge die Leitung auf kürzestem Wege erfolgt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Das so entstandene Verhältnis von Nervenlänge und Blattfläche ist für ein normales Blatt durch Vererbung festgelegt.
4. Mit einer eingreifenden Veränderung der funktionellen Inanspruchnahme ändert sich dies Verhältnis.
5. Bei gesteigerter Nahrungszufuhr, wie sie im gesteckten Blatte stattfindet, werden die Leitungsbahnen vermehrt.
6. Der unmittelbare funktionelle Einfluss stärkerer Wasserdurchströmung führt bei Schnitten durch den Mittelnerv zur Umbildung der Parenchymzellen zu Tracheiden.
7. Bei den Schattenblättern tritt eine Reduktion der Gefässbündel ein, die entwicklungsmechanisch auf verschiedene Weise zustande kommen kann. Schon während der Entwicklung des Schattenblattes machen sich diese Unterschiede geltend.
8. Auch durch mechanische Inanspruchnahme kann das Nervennetz in seiner Dichte und in seinem Verlaufe beeinflusst werden.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VIII.

Fig. 1–16. Entwicklung der Nervatur bei *Vicia Faba*. Fig. 1–6, 9, 11 Vergr. 18,5, Fig. 7 Vergr. 53, Fig. 8, 10, 12—16 Vergr. 6,5.

Tafel IX.

Fig. 20. *Fagus silvatica*, Licht. Vergr. 18,5.
„ 21. *Fagus silvatica*, Schatten. Vergr. 18,5.
„ 22. *Acer Negundo*, vom Innern des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 23. *Ribes rubrum*, Licht. Vergr. 6,5.
„ 24. *Acer Negundo*, Licht. Verg. 18,5.
„ 25. *Pirus aucuparia*, Licht. Vergr. 18,5.
„ 26. *Geranium pratense* Vergr. 18,5.
„ 27. *Pirus aucuparia*, Schatten. Vergr. 18,5.
„ 28. *Acer Negundo*, Schatten. Vergr. 18,5.
„ 29. *Vicia Faba*, feuchte Kultur. Vergr. 18,5.
„ 30. *Vicia Faba*, feuchte Kultur. Vergr. 6,5.
„ 31. *Acer Negundo*, vom Rand des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 32. *Acer Negundo*, Vom Innern des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 33. *Aucuba japonica*, normales Blatt. Vergr. 2,5.
„ 34. „ „ gesteckes Blatt. Vergr. 2,5.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel X.

Fig. 17, 18, 19. Nervatur verschiedener Blattformen bei *Vicia Faba*. (Photographien, etwas vergrössert.)

„ 35. Nervatur der Blattspitze eines durch Zug gespannten Blattes von *Vicia Faba*. (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

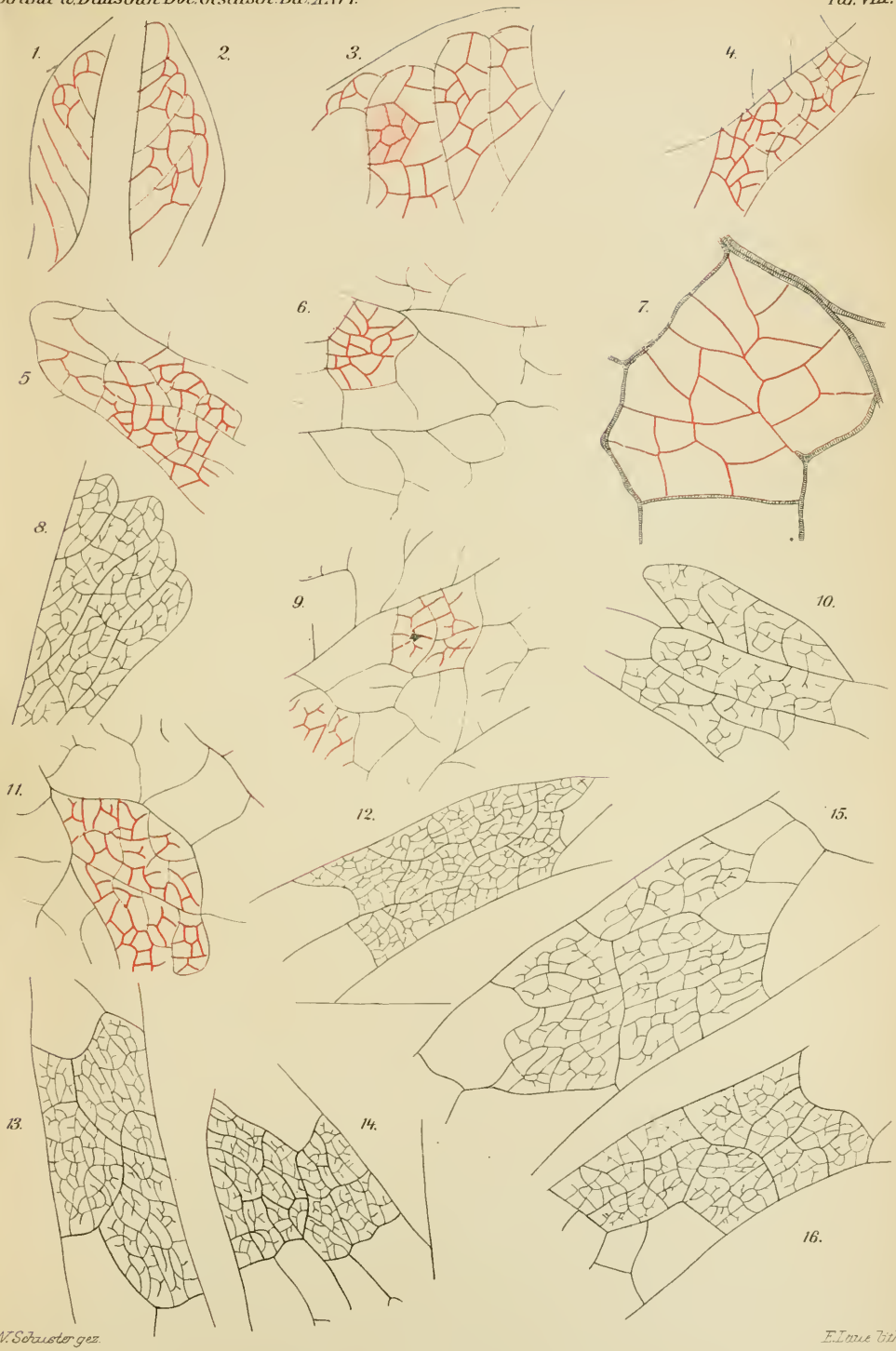
Tafel XI.

Fig. 36. Nervatur der Blattspitze eines normalen Blattes von *Vicia Faba*. (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

„ 37. Nervatur der Blattspitze eines durch Zug gespannten Blattes von *Vicia Faba*. (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

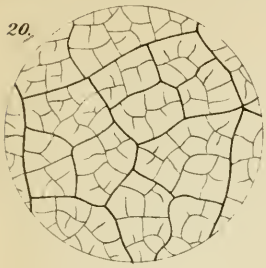
Die Photographien und Mikrophotographien wurden unter meiner Aufsicht in der photographischen Lehranstalt des Lettevereins zu Berlin aufgenommen.

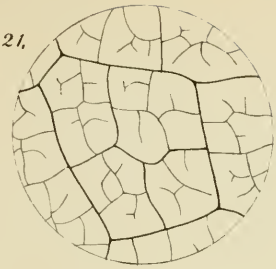
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

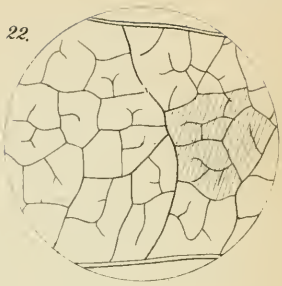


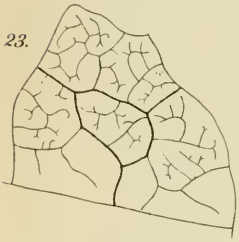
W. Schuster gez. E. Laue lith.

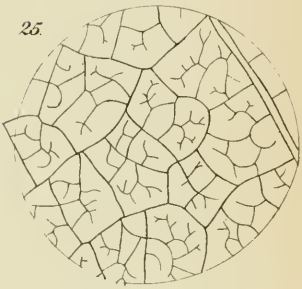
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

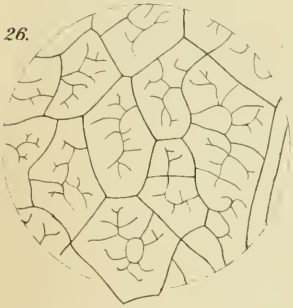


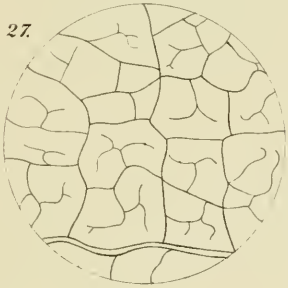


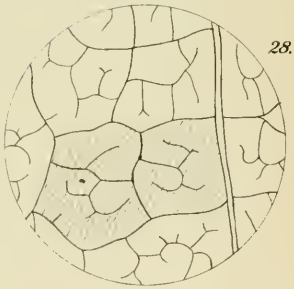


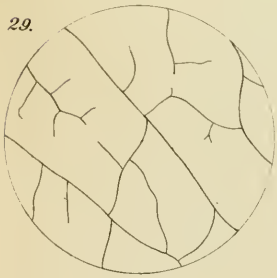


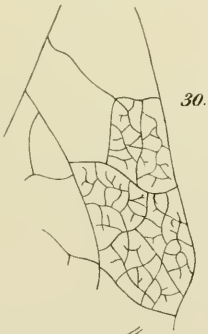


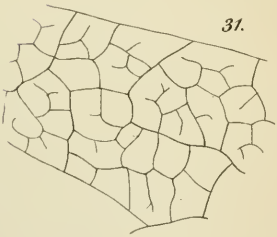








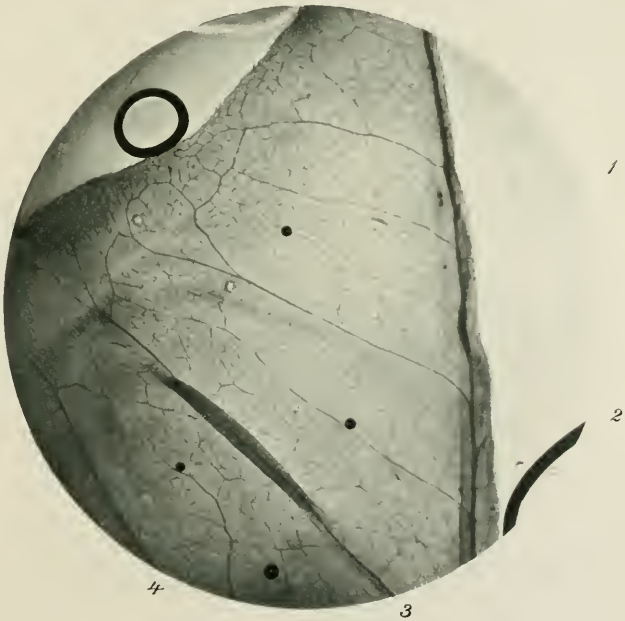




W. Schuster gez. E. Laue lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

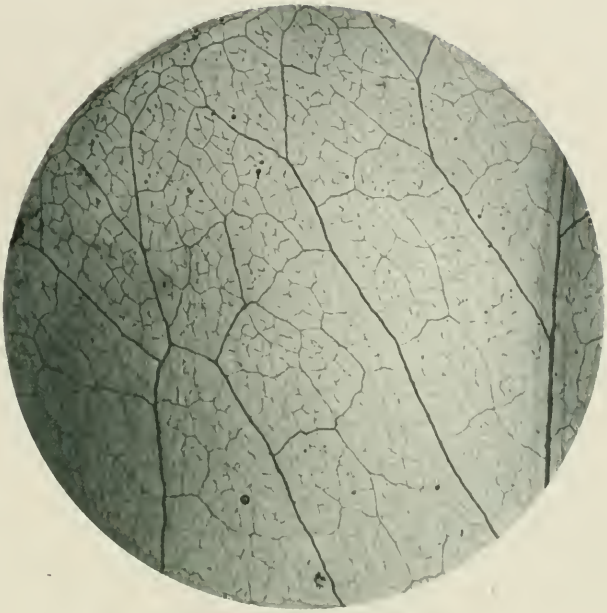
17 18 19



35

W. Schuster phot.

©Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



36

37

Schuster phot.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 26

Autor(en)/Author(s): Schuster Walther

Artikel/Article: Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. 194-237