

# Grundzüge zur Biologie der Laubblätter.

Von

**Dr. A. Hansgirg,**

Universitäts-Professor d. Z. in Wien.

---

## Vorwort.

Die vorliegende kleine Arbeit, welche auch eine umgearbeitete Ausgabe (Miniaturausgabe) meiner im Jahre 1902 in Leipzig erschienenen „Phyllobiologie“ bildet, soll das Interesse der weiteren botanischen Kreise an dem biologischen Studium, speziell an der nicht minder als die Blütenbiologie (Anthobiologie) wichtigen Laubblätterbiologie (Phyllobiologie) anregen.

Die in dieser Arbeit ausführlicher besprochene große Mannigfaltigkeit der Blattgestalten der bisher bekannten Blattpflanzen ist durch die bei verschiedenen Pflanzenarten in ungleichhohem Grade entwickelte Plastizität und spezifische Reaktionsfähigkeit auf Einwirkungen verschiedener äußerer Einflüsse erklärt und die Lehre angeführt worden, daß die Abänderungen in der äußeren Gestalt, der inneren Struktur etc. der Laubblätter durch das Zusammenwirken von inneren, phytopsychischen Tätigkeiten, optischer Sensibilität etc. und äußeren ökologischen Faktoren erfolgen.

Die phytopsychischen Prozesse und Regulierungen der dabei beteiligten selbstorganisierten Plasmamasse sind selbst bei den höchstorganisierten Pflanzenarten stets einfach und werden ohne ein besonderes, dem Nervensystem der Tiere entsprechendes Organ ausgeführt, da, wie bekannt, bei den Pflanzen die zur Erhaltung der organischen Einheit dienende Sinnen- und Seelentätigkeit nicht wie das Seelische bei höher organisierten Formen im Tierreiche durch miteinander in Verbindung tretende Empfindungen, plastische Vorstellungen und deren spontane Verarbeitung, Kombinierung usw. erfolgt, sondern ihr Leben (auch Sinnesleben, Seelenleben) und das Streben, den Verhältnissen sich anzupassen, mehr automatisch und scheinbar apsyichisch sich äußert.

Wien, im Mai 1909.

**Der Verfasser.**

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort . . . . .	137
<b>Erster Tell.</b>	
I. Einleitung, Geschichtliches und Allgemeines über die Schutz- einrichtungen der Laubblätter . . . . .	140
<b>Zweiter Teil.</b>	
II. Übersicht der biologischen Klassen oder Haupttypen und Unterklassen (Subtypen) der Wasser-, Sumpf- und Luftblätter . . . . .	151
a) Submerse oder schwimmende und an das Wasserluftleben angepaßte Blätter der Wasser- und Sumpfpflanzen:	
1. Strömungsblätter ( <i>Vallisneria</i> -Typus) . . . . .	151
2. Stehwasserblätter ( <i>Myriophyllum</i> - und <i>Ouvirandra</i> -Typus) .	152
3. Schwimmblätter ( <i>Nymphaea</i> -, <i>Pistia</i> - und <i>Pontederia</i> -Typus)	152
4. Binsenblätter ( <i>Isoëtes</i> -Typus) . . . . .	153
b) Überschwemmungsblätter und Sumpflblätter der an amphibische (subterrestre) Lebensweise angepaßten Sumpf- und Landpflanzen:	
5. <i>Lysimachia</i> - ( <i>Naumburgia</i> -) Typus . . . . .	153
6. Sumpflblätter ( <i>Arum</i> - und <i>Caltha</i> -Typus) . . . . .	154
c) An schattige, kühle und feuchte Standorte angepaßte Blätter der Landpflanzen:	
7. Schattenblätter ( <i>Paris</i> -, <i>Viola</i> -, <i>Canna</i> -Typus) . . . . .	154
8. <i>Ipomoea</i> - und <i>Tropaeolum</i> -Typus der Lianenblätter . . . . .	156
9. <i>Trientalis</i> - und <i>Myrsine</i> -Typus der am Grunde keilförmigen Blätter . . . . .	156
10. <i>Bellis</i> - und <i>Taraxacum</i> -Typus der basalen Rosettenblätter .	157
11. <i>Dichorisandra</i> -, <i>Costus</i> - und <i>Bomarea</i> -Typus der resupi- nierten Schattenblätter . . . . .	157
12. <i>Pulmonaria</i> -Typus der hellgefleckten, gestreiften u. ä. Blätter	158
13. <i>Cyclamen</i> -Typus durch Anthokyan purpurrot gefärbter Blätter	158
14. <i>Begonia</i> - und <i>Anoëtochilus</i> -Typus der durch bunte Färbung, Sammet- oder Metallglanz etc. ausgezeichneten, zwei- oder mehrfarbigem (buntgefärbten) Schatten- und Regenblätter .	158
d) An den Regen angepaßte Blätter:	
15. <i>Ficus</i> -Typus der träufelspitzigen Regenblätter . . . . .	159
16. <i>Mangifera</i> -Typus der Hängeblätter . . . . .	159
e) An den Wind angepaßte Blätter:	
17. <i>Populus</i> - und <i>Chamaerops</i> -Typus der Zitterblätter . . . . .	160
18. <i>Aesculus</i> - und <i>Fraxinus</i> -Typus der Schaukelblätter . . . . .	160
19. <i>Seseli</i> -Typus, <i>Bombax</i> -Typus und <i>Cyathea</i> -Typus der Fieder- blätter . . . . .	160
20. <i>Salix</i> -Typus der Schmalblätter . . . . .	160
21. <i>Narcissus</i> -Typus der Schraubenblätter . . . . .	161
22. <i>Allium</i> -, <i>Juncus</i> - und <i>Crocus</i> -Typen der Röhrenblätter .	161
23. <i>Phragmites</i> -Typus der Windfahnenblätter . . . . .	161
24. <i>Calamagrostis</i> - und <i>Xanthorrhoea</i> -Typus der Bogenblätter	161

f) An xerophile Lebensweise angepaßte Blätter:	
25. <i>Palmen-</i> und <i>Cycadeen-</i> Typus der Lederblätter und Windblätter . . . . .	161
26. <i>Coniferen-</i> Typus der lederigen Nadel- und Schuppenblätter und <i>Tumboa-</i> ( <i>Welwitschia-</i> ) Form . . . . .	162
27. <i>Myrtus-</i> und <i>Oleander-</i> Typus der normalen Lederblätter . . . . .	162
28. <i>Eucalyptus-</i> und <i>Lactuca-</i> Typen der Profilblätter . . . . .	162
29. <i>Erica-</i> , <i>Cassiope-</i> und <i>Sesleria-</i> ( <i>Gräser-</i> ) Typus der Roll-, Falten- und Klappblätter . . . . .	163
30. <i>Hymenophyllum-</i> , <i>Stellaria-</i> , <i>Diploaxis-</i> , <i>Reaumuria-</i> , <i>Saxifraga-</i> und <i>Rhododendron-</i> Typus der Taublätter . . . . .	164
31. <i>Salvia-</i> Typus der Runzelblätter . . . . .	165
32. Dickblätter-Typen der sukkulenten Pflanzen und <i>Androsace-</i> Typus der Speicherblätter . . . . .	165
g) An niedere Temperatur- und gleichmäßige Feuchtigkeitsgrade der Luft und des Bodens angepaßte Blätter:	
33. Schneeblätter-Typus und keimblattartige Blätter der Hochgebirgspflanzen u. a., dann chionophile, hemichionophile, chionochlore und psychrokline Blätter . . . . .	166
h) Gegen Tierfraß, starke Verdunstung etc. durch äußere und innere Schutzmittel geschützte Blätter:	
34. <i>Escallonia-</i> Typus der lackierten Blätter . . . . .	167
35. <i>Hoya-</i> Typus der unbenetzbaren Wachsblätter . . . . .	167
36. <i>Gnaphalium-</i> , <i>Verbascum-</i> , <i>Elaeagnus-</i> und <i>Rochea-</i> Typen der behaarten Blätter . . . . .	168
37. Nutations- und Variationsblätter . . . . .	169
38. Myrmekophobe und zoophobe (mikrozoophobe) Blätter . . . . .	171
39. <i>Carduus-</i> Typus der Distelblätter mit sechs Subtypen . . . . .	171
40. <i>Carex-</i> und <i>Bromelia-</i> Typus der Sägeblätter . . . . .	172
41. <i>Echium-</i> Typus der Rauhblätter . . . . .	172
42. <i>Urtica-</i> Typus der Brennblätter . . . . .	172
43. <i>Colchicum-</i> Typus der Giftblätter . . . . .	173
44. <i>Thymus-</i> Typus der ätherische Öle enthaltenden Blätter . . . . .	173
45. <i>Laurus-</i> Typus der Schleimzellen etc. enthaltenden Blätter . . . . .	173
46. <i>Hypericum-</i> Typus der drüsig-punktierten chemozoophoben Blätter . . . . .	173
47. <i>Elatostema-</i> Typus der mit Cystolithen u. ä. versehenen Blätter . . . . .	173
48. <i>Euphorbia-</i> Typus der Milchsaft führenden Blätter . . . . .	173
i) Myrmekophile, microzoophile und carnivore Blätter mit Subtypen der algo-, microzoo- und myrmekodomen oder myrmekobromen Blätter:	
49. <i>Prunus-</i> Typus der Nektarblätter mit <i>Croton-</i> , <i>Chrysobalanus-</i> , normaler <i>Prunus-</i> und <i>Cassia-</i> Form . . . . .	174
50. <i>Silene-</i> Typus der Schleim oder saure Sekrete u. ä. absondernden Drüsenblätter . . . . .	174
51. <i>Drosera-</i> , <i>Dionaea-</i> , <i>Utricularia-</i> , <i>Nepenthes-</i> , <i>Sarracenia-</i> und <i>Primula-</i> Typus der insektenfangenden und meist auch carni- und insectivoren Blätter . . . . .	175
52. <i>Dipsacus-</i> , <i>Aechmea-</i> und <i>Lathraea-</i> Typus der Becken-, Cisternen- u. ä. Blätter und der zoodomen Schuppenblätter . . . . .	175

	Seite
53. <i>Myrmedone</i> - und <i>Cecropia</i> -Typus der myrmekodomen und myrmekobromen Blätter, dann <i>Azolla</i> - und <i>Pleurozia</i> -Form der zoodomen Blätter . . . . .	176
k) Bei den Epiphyten, Saprophyten und Parasiten entwickelte Blattformen:	
54. Verschiedene Formen der Nischen-, Fang-, Mantel-, Löffel-, Schild-, Urnen-, Haft-, Becher-, Haken-, Schlauch-, Muschel-, Schüssel- und Wasserblätter der Epi- und Saprophyten . . . . .	176
55. <i>Orobanche</i> -Typus der sommergrünen und <i>Viscum</i> -Typus der immergrünen Schmarotzerblätter, dann <i>Monotropa</i> -Typus der schuppenförmigen Blätter . . . . .	177
Bemerkungen über Ranken- und Stützblätter . . . . .	177

### Dritter Teil.

III. Übersicht der biologischen Typen der Keim- und Mittelblätter . . . . .	178
---	-----

### Vierter Teil.

IV. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen . . . . .	180
---	-----

## Erster Teil.

### Einleitung, Geschichtliches und Allgemeines über die Schutzvorrichtungen der Laubblätter.

Wie die Biologie der Blüten, so hat auch die Biologie der Laubblätter in Folge des in den letzten vier Dezennien mit vielem Eifer betriebenen biologischen Studiums einen solchen Grad der Ausbildung erlangt, daß es auch in der Phyllobiologie gelungen ist, verschiedene Formen und den Bau der Assimilations- und Transpirationsorgane mit den Lebensverhältnissen der Laubblätter in ursächlichen Zusammenhang zu bringen und die morphologisch-biologische Ähnlichkeit oder Gleichartigkeit der Laubblätter verschiedener Pflanzenarten auf ähnliche Weise wie die Ähnlichkeit und den Isomorphismus der Blüten zahlreicher Pflanzen zu erklären.

Da jedoch die den isomorphen Laubblättern und Blüten gemeinsamen morphologischen Merkmale und biologischen Anpassungen durch bestimmte, auf die durch ihren Formenreichtum so ausgezeichneten Assimilations- und Transpirations-, resp. Reproduktionsorgane einwirkende äußere Agentien, vor allem durch Licht, Wärme, physikalische und chemische Natur des Wassers, des Bodens, der Luft etc. auf natürlichem Wege leichter als auf experimentellem Wege hervorgerufen werden können, so läßt auch die Erklärung der biologischen Anpassungen dieser Organe an die Außenwelt vom wissenschaftlichen Standpunkte noch viel zu wünschen übrig und es bleibt in der Phyllobiologie wie in der Anthobiologie noch so manche Frage ungelöst und weiteren Forschungen vorbehalten.

Was die geschichtliche Entwicklung der Phyllobiologie betrifft, so möge hier bloß erwähnt werden, daß nach Linné und einigen älteren Botanikern, welche auch das geheimnisvolle Leben der Laubblätter und Blüten zu erforschen sich bemühten, erst im vorigen Jahrhundert es gelang, die wahre Funktion der hauptsächlich der Atmung und der Assimilation dienenden Laubblätter streng wissenschaftlich zu erforschen und daß erst in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Begründung der modernen Biologie der Laubblätter durch Ch. Darwin erfolgte.

Wie in der Anthobiologie erst nach dem Erscheinen des Werkes über die Entstehung der Arten und einiger blütenbiologischer Arbeiten von Ch. Darwin der weitere Ausbau der Blütenbiologie erfolgte, so verdankt auch die Phyllobiologie diesem großen Reformator der Naturwissenschaften die ersten drei bahnbrechenden Arbeiten, durch welche auch eine Anleitung und Anregung zu weiteren phyllobiologischen Forschungen gegeben wurde.

Schon wenige Jahre nach dem Erscheinen der Darwin'schen Werke über die Lianenblätter, die carni- und die insektivoren Blätter und die sogenannten schlafenden oder nyktitropischen Blätter sind durch die Arbeiten von Göbel, Kerner, Reinke, Stahl, Volkens, Schenk, Schimper, Warming, Delpino u. a. verschiedene phyllobiologische Typen der im Wasser und an der Luft lebenden Pflanzen näher bekannt geworden und die biologische Bedeutung zahlreicher Schutzmittel der Laubblätter gegen übermäßige Verdunstung, Tierfraß etc. ist wo möglich auch auf experimentellem Wege scharfsinnig erklärt worden.

Andere Forscher, welche auf diesem Gebiete der Pflanzenbiologie in den letzten vier Dezennien tätig waren und zur schnelleren Entfaltung der Phyllobiologie durch ihre über die verschiedenen Einrichtungen und Anpassungen der Laubblätter handelnden Arbeiten beigetragen haben, werden im Nachfolgenden noch erwähnt.

Auf Grund der bis zum Jahre 1900 erschienenen phyllobiologischen Literatur hat der Verfasser zuerst in seiner Arbeit „Zur Biologie der Laubblätter“ eine Übersicht der damals bekannten biologischen Typen der Phyllophyten-Laubblätter mit Berücksichtigung der konversen, adversen und biversalen Anpassungscharaktere der Laubblätter zusammengestellt; später hat er in seinem im Jahre 1902 in Leipzig erschienenen Werk „Phyllobiologie“ und in den im Jahre 1903 und 1904 publizierten Nachträgen zu diesem Werke mit Berücksichtigung der wichtigsten phyllobiologischen Arbeiten der neueren und neuesten Zeit die allgemeine Übersicht aller biologischen Klassen oder Typen der Laubblätter noch durch spezielle Übersichten der phyllobiologischen Typen und Subtypen von 125 Familien der Siphonogamen ergänzt.

Am Schlusse dieses kurzen Überblickes über die geschichtliche Entwicklung der Phyllobiologie sei hier noch bemerkt, daß die Frage, was der Vielgestaltigkeit der Pflanzenformen zu Grunde liegt, schon von Göthe beantwortet wurde, welcher das Blatt für

ein Grundorgan der Pflanze erklärte, dessen Funktion stets im Einklang mit der Form steht.

Wie die normalen grünen Laubblätter keineswegs bloß ein nutzloser Zierrat, „comae“, für die man sie im Altertum gehalten hat, darstellen, sondern wichtige, hauptsächlich der Transpiration und Assimilation dienende Organe sind, so haben sich diese durch ihre flache Gestalt und ihre bestimmte Lichtstellung an den sie tragenden Axenorganen der Pflanzen zum Auffangen von Lichtstrahlen dienende, die Kohlensäure aus der Atmosphäre unter dem Einfluß des Lichtes verarbeitende Blätter, um andere Funktionen zu übernehmen, in Blumenblätter und Fortpflanzungsorgane metamorphosiert.

Die von Ch. Darwin begründete Phyllobiologie oder die Lehre von den Lebenserscheinungen der Laubblätter, welche einen wichtigen Teil der biologischen Botanik darstellt, sucht in erster Reihe die Bedeutung der überaus großen Formmannigfaltigkeit und der verschiedenen Schutzvorrichtungen dieser in der Regel einfach grün gefärbten Organe zu ermitteln.

In der nachfolgenden kurzgefaßten Übersicht der bisherigen Ergebnisse der phyllobiologischen Forschungen wird auf einige in die Kategorie der schützenden Ähnlichkeit gehörige Anpassungen und Schutzvorrichtungen der Laubblätter und auf die Phyllakteriologie der Laubblätter, die Schutzeinrichtungen der Blattknospen, welche wie die Anpassungen der Blütenknospen im Pflanzenreiche bei den Phyllo- und Anthophyten fast allgemein verbreitet sind, nicht näher eingegangen; andere Anpassungen der Laubblätter, z. B. die verschiedenen Schutzmittel der plasmatischen Zellorgane, der Proto- und Chloroplasten gegen die Einwirkung äußerer Einflüsse u. s. w. müssen jedoch hier gänzlich unberücksichtigt gelassen werden.

Was die Tierähnlichkeit der Laubblätter betrifft, so sei hier erwähnt, daß es nach den bisherigen Untersuchungen noch im Unklaren bleibt, ob der Tierwelt ein ähnlicher Einfluß auf die Form und den Bau der Assimilations- und Transpirationsorgane der Phyllophyten zukommt, wie er für die mimetische Tierähnlichkeit der Blüten und Samen nachgewiesen ist.

Da es bisher nicht experimentell festgestellt wurde, ob die Tierähnlichkeit der vespertilio-, papilioartigen und ähnlichen Blattspreiten, die Schlangenähnlichkeit der Blattstiele etc. einiger Tropenpflanzen, wie die Schlangenkopfähnlichkeit der Blumenknospen u. s. w., den Pflanzen zum Schutze gegen Tierfraß und andere Gefahren auf ähnliche Art dient wie der Isomorphismus der Laubblätter einiger einheimischer Pflanzen mit *Urtica dioica*, so ist in Betreff der nachgeäfften (mimetischen) Schutz- und Trutzfärbung, resp. Ähnlichkeit der Laubblätter etc., bisher nicht in dem Sinne zu sprechen wie von der anthobiologischen und zoologischen Nachäffung oder Mimikry.<sup>1)</sup>

Durch die bisherigen Untersuchungen ist noch nicht nach-

<sup>1)</sup> Wie z. B. von der Blatt-, Rinden-, Astähnlichkeit etc. zahlreicher Insekten oder von der Schlangen- und Schmetterlingsmimikry u. a.

gewiesen worden, ob die habituelle morphologische Ähnlichkeit oder Gleichartigkeit (Isomorphismus) der Laubblätter aller bisher bekannten, paarweise einander ähnlichen Pflanzenartungen eine bestimmte biologische Bedeutung hat, und es bleibt noch zu erklären, ob z. B. die Eichenblattähnlichkeit etc. als eine hochgradige Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen zur Anlockung von für die solche Blätter tragenden Pflanze nützlicher Tiere (als konverse Anpassung), oder ob sie nur als eine zufällige und nutz- resp. funktionslose Formähnlichkeit zu deuten ist.

Selbst der kausale Zusammenhang zwischen Form, Bau und der biologischen Funktion der Laubblätter und ihrer Bestandteile, der verschiedenen schützenden Ausrüstungen und Anpassungen der Blätter und deren Ursachen (formativen Reizen) etc. ist bei den meisten von diesen Pflanzen noch nicht genügend, den Ansprüchen der Wissenschaft entsprechend erklärt worden.

Daß die Daphnienähnlichkeit der Utricularia-Blasen und die Laubblätter gewisser insektenfressender Pflanzen durch ihre Form, Gestalt und andere konverse Anpassungen, ähnlich wie die Blüten durch ihren Bau, Farbe, Geruch, Geschmack etc., gewisse Faktoren (den Tier- bez. Insektenbesuch) zu ihrem Vorteile ausnützen und vor verschiedenen Nachteilen geschützt sind, ist schon vor Veröffentlichung des bekannten, über die sog. insektenfressenden Pflanzen abhandelnden Werkes von Ch. Darwin nachgewiesen worden.

Ähnlich dient zum Nutzen der Pflanzen auch die Buntscheckigkeit der Blattspreiten und die Blütenfärbung der als Schauapparat fungierenden Spatha der Aroideen und ähnlichen, der Hoch-, Hüll-, Kelch- und Deckblätter zahlreicher Pflanzen, deren honigrote, glänzend blaue, dunkel violette, braune, ziegelrote, goldgelbe, schneeweisse und ähnliche Farbe wie die auffallende Größe etc. der Hochblätter, der blattartigen als Schauapparat dienenden Kelchzipfel und ähnlichen hauptsächlich zur Anlockung von Insekten und ähnlichem bestimmt ist.

Es kann weiter auch angenommen werden, daß die verschiedene Färbung der Blattspreite und Blattstiele, die Zwei- und Dreifarbigkeit, der metallische Glanz etc. der Laubblätter, deren Epidermis oft auf der Unterseite anders als auf der Oberseite gefärbt ist oder glänzt u. s. w., wie die nachgeäffte Trutzfärbung der Blüten, Samen etc. als ein wirksames Schutzmittel gegen pflanzenfressende Tiere dient, obwohl die biologische Bedeutung der verschiedenen Farben etc. teils als Schreck-, teils als Lockfarben oder gleichzeitig als Schreck-, Schutz-, Trutz- und Lockfarben gedeutet wird, und die oft sehr auffallende Zweifarbigkeit der Laubblätter, vor allem der mit gefärbter Behaarung, Schuppen- oder Schülferbekleidung versehenen Blätter teils zu den adversen, zur Abschreckung gewisser Tiere dienenden, teils zu den konversen, die Anlockung bewirkenden oder zu den biversalen Anpassungserscheinungen gehört, und die Bedeutung der gleichen und ungleichen Farben der unter verschiedenen biologischen Verhältnissen entstandenen Formen der Laubblätter nicht immer dieselbe ist wie

bei den Blüten, sondern meist zu den mimetischen Erscheinungen nicht gehört.

Ähnliches gilt auch von der Urnen-, Becher-, Schalen-, Schild-, Sack-, Krug-, Schlauch- etc. Ähnlichkeit der Laubblätter, deren biologische Bedeutung erst durch weitere vergleichende und ähnliche biologische Untersuchungen wird festgestellt werden können, da die bisherigen Beobachtungen darüber meist nur negative Resultate lieferten.

Auch über die biologische Bedeutung der zahlreichen vom Verfasser in seiner „Phyllobiologie“ angeführten tierähnlichen und der einander oft zum Verwechseln mimetisch ähnlichen Laubblätter ist bisher fast gar nichts Positives festgestellt worden.

Was die außerordentlich große Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestalt und im inneren Bau der Laubblätter betrifft, so wird diese teils durch die Verschiedenheit der Vegetationsverhältnisse in verschiedenen Zonen und Pflanzenregionen erklärt, teils entspricht sie auch den ungleichen Arbeitsleistungen dieser in erster Linie der Assimilation und Transpiration dienenden Organe, an welchen infolge der Arbeitsteilung nicht selten auch eine Gliederung und Komplikation im inneren Aufbau zustandekommt.

Bei allen mit Laubblättern versehenen Pflanzenarten entspricht nämlich der Bau und die Form der stoff erzeugenden und der Verdunstung dienenden Organe nicht bloß der spezifischen Konstitution, sondern auch den klimatischen, ökologischen und ähnlichen Verhältnissen am besten, da alle Pflanzenarten sich den Naturverhältnissen ihres Standortes etc. mehr oder weniger anzupassen vermögen und zwischen den äußeren Einflüssen und den durch sie hervorgerufenen Veränderungen ein kausaler Nexus besteht, was in neuerer Zeit auch auf experimentellem Wege an zahlreichen Luft- und Wasserpflanzen nachgewiesen wurde.

Auch die Reduktion des Laubes, die Ausbildung von grünem transpirierendem Gewebe in der Rinde der Stengel und Luftwurzeln vieler aphyller Xerophyten und Epiphyten ist wie die Ausbildung von verschieden großen, ungleich geformten Assimilations- und Transpirationsflächen der Laubblätter bei den Hygro-, Meso- und Trophophyten, samt der mit der Form, Größen- etc. Veränderung zusammenhängenden speziellen Ausbildung der Nervatur, der Luftlücken und Spaltöffnungen, Runzeln, Aussackungen und Hervorwölbungen der Blattspreite, Kräuselungen etc. des Blattrandes u. s. w. durch direkte Anpassungen an veränderte klimatische, ökologische und ähnliche Lebensverhältnisse zu erklären.

Doch der Nachweis jener Faktoren, welche bestimmte erbliche Entwicklungstendenzen, z. B. die Asymetrie der ungleichseitig entwickelten Blätter oder die Zwei- und Dreigestaltigkeit (Di- und Trimorphismus) der Aërophyten-Laubblätter oder deren Polymorphismus bedingen, ist weniger leicht als z. B. die Konstatierung der Tatsache, daß die Ausbildung der Spaltöffnungen an den ursprünglich spaltöffnungsfreien Laubblättern einiger Wasserpflanzen hauptsächlich davon abhängt, ob die betreffenden Pflanzen in seichtem oder tiefem, stillstehendem oder flutendem Wasser oder an mehr



oder weniger trockenen oder feuchten Standorten sich entwickeln, da sich bei den meisten hydro-, helo- und aërophytischen Pflanzenarten mit ungleich ausgebildeten Laubblättern exakte Versuche über die Entstehung der Di-, Tri- oder Polymorphie der Laubblätter, wie über die Homeo-, Hetero- und Anisopleurie, Dichotropie, Klinomorphie, habituelle, laterale und transversale Heterophyllie oder Anisophyllie, welche oft ganze Gattungen und Sektionen charakterisiert, meist nur mit großen, oft immensen Schwierigkeiten durchführen lassen.

Deshalb ist es bisher nicht gelungen, eine genügende Erklärung der Ursachen zu geben, welche die bald als Norm; bald nur zufällig auftretende laterale und habituelle Anisophyllie, d. h. die Eigenschaft der plagiotropen Sprosse auf verschiedenen Seiten, resp. bloß an den Seitensprossen (laterale Anisophyllie) oder an allen Sprossen (habituelle Anisophyllie) Laubblätter von verschiedener Größe etc. auszubilden, hervorrufen.

Ebensowenig sind durch die bisherigen Untersuchungen die inneren Ursachen festgestellt worden, welche die einzelne Arten der Phyllophyten charakterisierende und scheinbar unabhängig von äußeren Einflüssen auftretende Heterophyllie und Asymmetrie der Laubblätter bedingen, und welche im ganzen Pflanzenreiche bald die Unveränderlichkeit der Form durch viele Generationen hindurch, bald unter sonst gleichen Umständen die bloß bei den plastischen Arten auftretende, den veränderten Lebensverhältnissen entsprechende Variation bewirken.

Durch in neuerer Zeit durchgeführte experimentelle Untersuchungen über die phyllobiologische Anpassungsfähigkeit der Pflanzen ist nachgewiesen worden, daß bei zahlreichen plastischen und pleomorphen Pflanzenarten, deren verschiedene Varietäten in Form, Größe etc. der Laubblätter u. s. w. voneinander sich wesentlich unterscheiden, an trockenen, sonnigen und warmen Standorten sog. heliophile Blätter oder Sonnenblätter, an mehr feuchten, schattigen und kalten Lokalitäten sog. heliophobe Blätter oder Schattenblätter zur Ausbildung gelangen, und daß die Ausbildung von xerophilen, kleinen, verkümmerten, schmalen, derbhäutigen und dickfleischigen, oft dicht und steif behaarten und am Rande eingerollten Blätter bloß an mehr trockenen und sonnigen Lokalitäten erfolgt, da an durch größere Feuchtigkeit des Bodens und der Luft ausgezeichneten schattigen Standorten und Lagen diese Pflanzen größere, weichere, nicht- oder nur weichbehaarte Blätter ohne Stachel- und Dornenbildung, Profil- und Steilstellung und ohne andere xerophile Anpassungen, welche hauptsächlich durch den Einfluß von sehr trockenem Klima (Wüstenklima und ähnlichem) hervorgerufen werden, sich entwickeln.

An verschiedenen Arten einer und derselben Gattung kommen stets den Vegetationsverhältnissen etc. entsprechende Blattformen zur Ausbildung, welchen das Licht, die Wärme, die physikalische und chemische Natur des Bodens etc. ihren Stempel aufdrückt, so daß man nach der mehr xerophilen oder hygrophilen, helio-, skio- und ombrophilen etc. Prägung der Assimilations- und Transpirationsorgane die

Wirkung bestimmter klimatischer und edaphischer Faktoren oft leicht erkennen, und auf den mehr oder weniger dem Zutritt des Lichtes günstigen, trockenen oder feuchten Standort der untersuchten Pflanze schließen kann.

Wie bei den Dickblättern und den mit sukkulenten Kaulomen versehenen Saft- und Fettpflanzen neben der Reduktion der transpirierenden Oberfläche noch mannigfaltige Trockenschutzvorrichtungen sich ausgebildet haben, so auch bei den Sklerophyllen und Sklerokaulen, zu welchen die in sehr trockenen und heißen Gegenden verbreiteten Pflanzenarten, mit persistenten oder subpersistenten, immergrünen, derbhäutigen, oft beiderseits oder nur einerseits stark glänzenden Blättern gehören, an welchen die starke Epidermisverdickung den meist fehlenden Haarschutz ersetzt.

In beiden Gruppen dieser wasserarmen Xerophyten kommen Formen vor, deren Laubblätter infolge lang anhaltender Trockenperiode stark reduziert oder zu Dornen umgebildet sind, neben sog. Aphyllen, bei welchen der blattlose Stamm oder die blattartigen Sprossen (Phyllocladien) die Funktion der Blätter übernommen haben.

Ähnliche Blattformen oder blattlose Axen wie bei den fast oder ganz blattlosen Xerophyten entwickelten sich auch an den aphyllen oder mit schuppenförmigen verkümmerten, oft scheidenartigen und meist chlorophyllosen Blättern der Parasiten in Folge der parasitischen Lebensweise.

Zu den bei den Xerophyten häufig verbreiteten und meist scharf ausgeprägten Schutzmitteln der Laubblätter gegen übermäßige kutikulare und stomatäre Transpiration gehören auch die Haarbildungen, resp. die mehr oder weniger dichte Bekleidung der Blattfläche mit einer Haardecke (Woll-, Filz-, Stern- oder Schildhaarbedeckung).

Dann die periodisch sich wiederholenden Bewegungen der Nutations- und Variationsblätter, die dauernde Profilstellung der Blattspreiten, dauernde vertikale Stellung der Blätter und blattartiger Sprosse, Zusammenlegen, Zusammenklappen, Zusammenfallen oder Einrollung der Siphonogamen- und Asiphonogamen-Laubblätter längs der Mittelrippe, Einwärtskrümmungen und spiralige etc. Einrollungen der Pteridophyten-Blätter (Wedel), die schraubigen und ähnlichen Blattspreitendrehungen u. s. w. zahlreicher Monokotylenblätter etc.

Weiter dient gegen die direkte Einwirkung der Sonnenstrahlen nicht bloß die Schmalheit etc. der nadelförmigen und ähnlichen Blätter, sondern auch die periodische Verkleinerung der verdunstenden Oberfläche durch Laubfall zu Beginn der Trocken- oder Kälteperiode, dann die Ausbildung von Furchen, Falten, Gruben, Grübchen, Rinnen und ähnlichen an der Ober- und Unterseite der mit eingesenkten oder in Nervenmaschen und in windstillen, mit Wasserdampf erfüllten Räumen oder unter einer dichten Haardecke liegenden oder in den Vorhöfen mit Haarbüscheln bekleideten Spaltöffnungen versehenen, im Querschnitt oft zickzackartig gebogenen, verschiedenartig gekrümmten, gefalteten oder gekräuselten Blatt-

spreiten, stark hervorspringende Nervatur auf der Blattunterseite, Schließbewegungen der Schließzellen und ähnliches.

Wie den soeben genannten Schutzmitteln, so kommt auch den verschiedenen ein- oder mehrzelligen, einfachen oder mannigfaltig verzweigten, farblosen oder verschieden gefärbten Haarbildungen der Laubblätter oft eine oder mehrere biologische Funktionen zu.

So dient z. B. die dichte filzige, seidige, wollige und ähnliche Bekleidung mit Stern-, Schuppen- oder Wollhaaren und anderen Haarbildungen, welche bei den nicht succulenten Xerophyten auf mehrfache Art zur Ausbildung gelangen, bei den meisten Succulenten aber meist nur schwach oder gar nicht entwickelt sind, sehr häufig als ein wichtiges Schutzmittel zur Herabsetzung und Einschränkung der Verdunstung und gegen Wärmeverluste oder sie besitzt in gewissen Fällen auch eine wasserfesthaltende und wasserleitende Funktion oder dient in dritter Linie auch als Schutzmittel gegen nachteilige Temperaturschwankungen und zum Schutze vor Benetzung der oft in Furchen, Winkeln etc. versteckten, auf verschiedene Art überwölbten und durch mannigfaltige Vorrichtungen gegen Benetzung durch Regen und Tau geschützten Spaltöffnungen, sowie gegen die Gefahr der Zerstörung des Chlorophylls durch intensive Beleuchtung etc.

So fungieren z. B. die nach rückwärts gestellten steifen und rauhen Haare, die mit Kieselsäure stark imprägnierten Stachelborsten und Stachelhaare wie die Borsten-, Polster- und Weichhaare, dann die ein- und mehrzelligen Winkelhaare, die gefärbten und ungefärbten haarartigen Spreuschuppen, Spreuhaare und ähnliche teils als ein mechanisches Schutzmittel gegen Tierfraß, teils zur Regulierung der Transpiration und nicht selten auch bei der Wasserversorgung.

In den mannigfaltigen Einrichtungen der Laubblätter zur Regulierung der Transpiration, zum Schutz gegen intensive Beleuchtung und hohe Wärmegrade etc. gesellen sich bei zahlreichen Pflanzenarten zu den im Vorhergehenden aufgezählten Trockenschutzmitteln noch verschiedene Vorrichtungen gegen Wind, Regen, Hagelschlag, Tau, Kälte u. s. w., die oft miteinander kombiniert auftreten und von welchen die kompliziertesten bei den Xero- und Halophyten entwickelt sind.

So sind die Blätter der durch fixe Lichtlage, Schräg-, Steil- oder Kantenstellung, Zweifarbigkeit oder Anthokyanfärbung der assimilierenden und transpirierenden Blattoberfläche etc. ausgezeichneten Pflanzenarten nicht selten auch durch die häufig in größerer Menge erfolgende Secretion ätherischer Öle, dann durch Schleim- und Harzbildungen, extranuptiale Nektarien, Kalk-, Kiesel- oder Salzkrusten und Ausscheidungen von hygroskopischen Salzgemischen, Ausfüllung der Epidermiszellen und anderer Blattzellen mit wasseranziehenden und Wasser langsam abgebenden Substanzen (Celluloseschleim, Gerbstoffe und vielleicht auch Milchsaft etc.) ebenso gut ausgerüstet wie die mit Raphiden, Kieselkörpern, Kristalldrüsen, Sphäriten, Cystoliten u. s. w. versehenen Blätter und die öfters

auch durch Konzentration von Salz- und ähnlichen Lösungen, giftige, im Zellsafte der chlorophyllhaltigen und anderen Zellen des Mesophylls enthaltene Substanzen und andere chemozoo-phobe Schutzmittel gegen Tierfraß etc. geschützten Laubblätter.

Doch darf hier der Umstand nicht übergangen werden, daß die biologische (zoo-phobe) Bedeutung der soeben genannten mannigfaltigen chemischen Schutzmittel der Laubblätter öfters von mehr oder weniger problematischer Natur ist, vor allem da, wo es durch Versuche gelang nachzuweisen, daß diese Schutzmittel (auch Glykoside, Fermente, Alkaloide, Gerbstoffsäuren, Balsame, Kampfer, Ölkörper, Brennhaarsäfte u. s. w.) oft ganz wirkungslos sind, da die Laubblätter zahlreicher Pflanzen trotz ihrer chemozoo-phoben Schutzmittel nicht selten doch der Gefräßigkeit der Tiere zum Opfer fallen.

Was die ein- oder mehrzelligen Sekretionsorgane der Laubblätter und die besonderen, zur schnellen Aufnahme des atmosphärischen Wassers seitens der Laubblätter dienenden Mittel betrifft, so sei hier bloß bemerkt, daß die wasseraufsaugenden Haare (auch Schuppen und schildförmige Haare), die wasseraufnehmenden und -abgebenden, unter dem Niveau der Epidermis liegenden und auf verschiedene Art geschützten Drüsen (Salzdrüsen), nicht minder auch die zur Aufnahme von Regen und Tau angepaßten Zellen der Blattepidermis sowie die zum Wasserauf sammeln dienenden Blattfalten und kleinen Säckchen, dann die mit Wasserspalten versehenen und zur Wasseraufnahme dienenden Hydathoden größtenteils nur solche Pflanzen besitzen, welche sehr trockene Standorte in heißen Klimagebieten bewohnen.

Die mannigfaltigen Schleimsekrete und Harzabsonderungen in den Interzellularräumen der Laubblätter, welche wie die schizogenen oder lysigenen und die schizolysigenen Drüsenräume und Sekretbehälter (Öldrüsen, Schleim-, Gummi- und Harzgänge, Aloë-Harzbehälter etc.) und die verschiedenen sezernierenden Trichome (Drüsenhaare, Drüsenschuppen, Schild- und Stern drüsen u. s. w.) oft ganze Sippen und Familien (mit wenigen Ausnahmen) charakterisieren, dienen teils als Schutzmittel gegen übermäßige Verdunstung, teils als Wasserreservoir, teils auch als chemozoo-phobe Schutzmittel der Blätter.

Vor Benetzung der Spaltöffnungen durch Regen, Tau etc. sind die Laubblätter zahlreicher xerophilen Pflanzen durch abwischbare, leichte Wachsüberzüge und wachsartige bläulich oder weißlich und ähnlich gefärbte Ausscheidungen geschützt oder sie verdanken ihre geringe Durchlässigkeit (Impermeabilität) für Wasser hauptsächlich der Imprägnation ihrer Kutikularzellen mit wachs-, fett- und harzartigen Stoffen (wo diese fehlt, z. B. bei den Wasserblättern etc., verdunstet das Wasser meist rasch).

Doch kann auch dieses Schutzmittel wie die von Köpfchenhaaren und anderen drüsentragenden Haargebilden etc. ausgehenden verschiedenen firnisartigen Überzüge der an der Oberfläche klebrigen Blätter noch eine andere biologische Funktion haben und auch als ein zoo-phobes Schutzmittel oder gegen die Pilzinvasion etc. dienen.

In Betreff der Kälteschutzmittel der Laubblätter möge hier bemerkt werden, daß zu den überwinternden Blättern neben dem biologischen Typus der winterharten Lederblätter auch die dichtgedrängten, in basalen Blattrosetten stehenden, beiderseits oder bloß an der Unterseite völlig filzigen und ähnliche Blätter, sowie die meisten durch Rotfärbung der Unterseite etc. markierten und einige besonderer, bloß bei niederen Temperaturen erfolgenden sog. psychroklinen und chionophoben Bewegungen fähigen Laubblätter gehören, welche die Winterkälte gut vertragen und vor dem Kältetod geschützt sind.

Gegen allzu intensives Sonnenlicht ist der Assimilationsfarbstoff der Blätter durch verschiedene, im Vorhergehenden erwähnte Schutzmittel, speziell aber durch die heliotropische (resp. die paraheliotropische und photometrische) Bewegungsfähigkeit und durch die Haarbekleidung, nicht minder auch durch Anthokyan etc. verursachte Rotfärbung der Laubblätter geschützt.

Die Rotfärbung der Knospenschuppen, junger Blätter und der völlig entwickelten und ausgewachsenen Laubblätter dient diesen Blättern etc. teils dadurch, daß der rote Farbstoff (Anthokyan, Erythrophyll) einen Teil des Lichtes (des Sonnenlichtes) und der von der Erdoberfläche ausgehenden Wärmestrahlen zurückhält, teils auch als Schreckfarbe, ähnlich wie die dunkle (rotbraune, dunkelbraune bis schwarze) Punktierung etc. der meist krautartigen Laubblätter, zum Schutze dieser Organe vor pflanzenfressenden Tieren und ähnliches; meist fungiert jedoch die Rotfärbung etc. dieser Teile dazu, durch die in ihnen enthaltenen Farbstoffe die Sonnenstrahlen zu absorbieren und die Transpiration zu regulieren.

Während der durch die als Strahlenfänge fungierenden konischen Papillen der Oberhaut an den meist zarten, durch Sammetganz der Oberseite ausgezeichneten sog. Sammetblättern in hohem Grade geförderte Sammetganz der Blattoberseite hauptsächlich zur raschen Trockenlegung der berechneten Blattspreiten ähnlich wie die Hängelage oder die sog. Träufelspitze der Regenblätter, sowie zur Ausnutzung der schief zur Blattfläche einfallenden Lichtstrahlen dient, erschweren die gelb, weiß- oder grünlichgelb, silberweiß, olivenbraun und ähnlich gefärbten Flecken, Streifen etc. der hellfleckigen, scheckigen, gesprenkelten, gestreiften, öfters auch gelbe Pigmente (Xanthophyll u. a.) enthaltenden Blätter die Absorption der Lichtstrahlen und das Ausstrahlen der Wärme und setzen somit die Assimilationsgröße der Blätter herab und besitzen außerdem auch die Bedeutung der Schutzfarben, resp. der Schreck- oder Schutzmittel und der adversen zoophoben Anpassungen.

Wie die Rotfärbung der Laubblätter, so ist auch die Hellfleckigkeit etc. oft zu einem durch Vererbung fixierten Charakter bestimmter Varietäten und Arten geworden, obwohl diese Eigenschaften oft nur eine pathologische Erscheinung sein können und mit der Transpiration und photosynthetischen Assimilation nicht im direkten Zusammenhange stehen, da z. B. die Etiolierung, wie bekannt, auch durch mechanische Verletzungen, niedrige Temperaturen, Wassermangel u. s. w., hervorgerufen werden kann.

Während die auf einer oder auf beiden Seiten der Blattspreite der Schattenblätter durch Anthokyan und ähnliches hervorgerufene Rotfärbung wie an den überwinternden Blättern, Keimblättern, Wasserblättern etc. meist als ein Schutzmittel des unter den rotgefärbten Epidermiszellen liegenden Protoplasmas und Chlorophylls gegen Witterungseinflüsse und als ein die chemischen Strahlen des Sonnenlichtes absorbierender Lichtschirm dient, sind die von der normalen grünen Farbe abweichenden Färbungen der Blattspreite, deren Längs- und Querstreifung, Panaschierung, Punktierung etc., wo sie nicht konstant auftreten, oft bloß von einer geringen biologischen Bedeutung und gehören mehr zu den pathologischen Charakteren der chlorotischen, etiolierten und anderen Blätter mit geringerer Resistenzfähigkeit gegen Licht-, Wärme- und ähnlichen Veränderungen.

Außer den im Dienste der Transpirationsregulierung stehenden nyktitropischen, photometrischen und ähnlichen Bewegungen der Laubblätter, führen diese Assimilationsorgane bei einigen Pflanzenarten noch besondere ombro-, chiono-, zoo-, myrmeko- und anemophobe Krümmungen aus, durch welche sie sich gegen Regen, Schnee, pflanzenfressende Tiere, Winde etc. schützen.

Die höchst entwickelten Schutzeinrichtungen gegen intensive Beleuchtung, Benetzung durch Regenwasser oder Tau, zur Regulierung des Lichtgenusses und der Transpiration etc. der Blattspreiten, ihre Profil- oder Steilstellung, das Zusammenklappen, Zusammenrollen, Zusammenschlagen etc. der Blätter, die Auffaltung oder Umrollung der Blattränder oder Blatthälften, dann die mannigfaltigen Schutzmittel gegen Tierfraß oder die zur Anlockung von Tieren und zum Tierfange dienenden Vorrichtungen u. s. w. sind hauptsächlich an solchen Arten entwickelt, welche die ältesten feuchtarmeren oder sehr trockenen tropischen, subtropischen und die wärmeren temperierten Florengebiete bewohnen.

Es mögen hier auch die mit Hydathoden versehenen Laubblätter kurz erwähnt werden, deren Wassertropfen ausscheidende (oder aufsaugende) Epidermiszellen, Drüsenflecke, Wasserporen etc. den Schweißdrüsen der Tiere ähnlich funktionieren und unter Umständen auch als Salz- oder Kalkdrüsen dienen, bei einigen Parasiten jedoch auch zuckerhaltige Blutungssäfte aus der Wirtspflanze in die mit Hydathoden versehenen Organe des Parasiten einströmen zu lassen imstande sind.

Aus diesen Hydathoden dürften auf Progressionswege auch die extranuptialen Nektarien der myrmokophilen Blätter und die Digestionsdrüsen der carni- und insektivoren Laubblätter sich entwickelt haben.

Einfachere Trockenschutzmittel und Vorrichtungen zur Förderung der Wasserströmung, für eine unbehinderte Transpiration oder zur Beschränkung der zu weit gehenden Verdunstung, gegen Benetzung durch Regen und Tau, sowie verschiedene mechanische und chemische Schutzmittel gegen pflanzenschädliche Tiere etc. haben sich meist an den in Mittel- und Nordeuropa oder in arktischen und solchen Gebieten verbreiteten Arten entwickelt, in

welchen die ursprüngliche Flora sich nicht erhalten hat (bloß Relicte aus der Eiszeit) und das Klima und andere Verhältnisse weniger einseitig sind, z. B. in den Tropenländern mit zahlreichen, höchst organisierte Laubblätter besitzenden Tropengewächsen.

Aus der im nachfolgenden (zweiten) Teile enthaltenen Übersicht der bisher bekannten wichtigsten biologischen Laubblätter-Typen der Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen ist zu ersehen, daß den biologischen Charakteren (Lebenseigenschaften) der Pflanzen entsprechende Blattpflanzen sowohl bei den Wasserpflanzen wie auch bei den Landpflanzen sich entwickelt haben und zwar andere bei den dem Regen und andere bei den dem Winde mehr ausgesetzten, andere wieder bei den xerophytischen und andere bei den hygrophytischen. Tropen-, Polar- und Alpenpflanzen.

## Zweiter Teil.

### Spezielles und Übersicht der biologischen Haupttypen (Klassen) und Subtypen der Laubblätter.

#### a) Submerse oder schwimmende und an das Wasserluftleben angepasste Blätter der Wasser- und Sumpfpflanzen.

An den Wasser- und Sumpfpflanzen (Hydro- und Helophyten) sind an den im Wasser untergetauchten oder schwimmenden Teilen die Blattspreiten oft in zahlreiche haarfeine Zipfel geteilt oder durch gitterartige Durchbrechungen ausgezeichnet. Die mit dem Wasser in Berührung stehende Oberfläche der Blätter ist in dem Maße vergrößert, in welchem der Luftzutritt zu den tiefer im Wasser untergetauchten Blättern abnimmt und die Außenwände der Epidermis sind so zart, daß die Blätter an der Luft schnell vertrocknen.

#### 1. Strömungsblätter (*Vallisneria*-Typus).

Die in tieferen strömenden Gewässern verbreiteten mono- und dikotylen Wasserpflanzen haben meist der *Vallisneria spiralis* ähnliche untergetauchte, flutende flache (seltener zylindrische), lang ausgezogene und grasähnliche Bandblätter, mit ungeteilter haar-, riemen-, bandförmiger und ähnlicher, am Rande oft zusammengefalteter, gezählter oder gekräuselter, zarthäutiger, sitzender oder gestielter Spreite mit oder ohne Kutikula, Haarbildungen und Spaltöffnungen.

Diese mit echten zentral gelagerten Gefäßen im subepidermalen Gewebe, öfters auch mit Sekretzellen mit braunem gerbstoffhaltigen Inhalte im Blattparenchym und in der Epidermis charakterisierte Form der Wasserblätter wird, da sie nicht durch Reduktion von

höher entwickelten Typen entstanden ist, als ein durch hydrophile Anpassungen ausgezeichneter, ursprünglicher, einfacher biologischer Blattpus angesehen.

## 2. Stehwasserblätter (*Aponogeton*- [*Ouviranda*-] und *Myriophyllum*-Typus).

In diesen Typus gehören teils mono- teils dikotyle Wasser- und Sumpfpflanzen mit fein in zahlreiche haardünne Zipfel zer- teilten, gefiederten, haarförmig zerschlitzten, fensterartig<sup>1)</sup> oder gitterförmig durchlöcherten und ähnlichen untergetauchten Wasser- blättern, an welchen die meist haarfeinen, schmallinealischen Zipfel und Abschnitte von einem einzigen im Blattparenchym eingebetteten Leitbündel durchzogen und voneinander so entfernt sind, daß die zarte grüne Blattsubstanz in möglichst großer Oberflächenent- wicklung dem Einflusse des diffusen Lichtes, der Berührung mit Wasser etc. ausgesetzt ist und eine leichte Aufnahme von Nähr- stoffen und Beschleunigung des Gaswechsels erfolgt.

## 3. Schwimmblätter (*Nymphaea*-, *Pistia*- und *Pontederia*-Typus).

Die meist von langen Stielen getragenen, oft riesig großen (bis 3 m im Durchmesser bei *Victoria regia*), durch ihre außer- ordentliche Schwimmfähigkeit, eigenartigen, ihrer Funktion ent- sprechenden Bau ausgezeichneten Schwimmblätter des *Nymphaea*- Typus unterscheiden sich von den submersen Stehwasser- und Strömungsblättern meist schon durch ihre flache mehr oder weniger kreisrunde (schild-, scheiben-, herz-, ei-, nierenförmige und ähnliche) Form der einfachen, ungeteilten, nur selten eingeschnittenen oder ausgerandeten, meist festen und derbhäutigen, oberseits mit be- reifter oder fetthaltiger Kutikula versehenen, glatten und mehr oder weniger stark glänzenden, nicht oder schwer benetzbaren, mit zahl- reichen Spaltöffnungen versehenen Blattspreiten, welche an der meist spaltöffnungsfreien, oft deutlich gerippten und durch Antho- kyan dunkelrot gefärbten Unterseite mit gegen Austrocknung, Stoffverlust durch Diffusion, vor Tierfraß etc. schützenden Schleim- überzügen versehen sind.

Als ein zweiter Typus (*Pistia*-Typus) der Schwimmblätter sind die an der Wasseroberfläche schwimmenden oder mit ihrer Spreite aus dem Wasser hervorragenden, sitzenden Blätter von *Pistia stratiotes* und ähnlichen anzusehen, welche in ihrem unteren, mehr oder weniger angeschwollenen Teile viel schwammiges Luft- gewebe (Aërenchym) enthalten und als polsterartig aufgetriebene, die ganze Pflanze stets oder bei einigen *Utricularia*-Arten bloß während der Blütezeit an der Wasseroberfläche schwimmend er- haltende Schwimmorgane dienen.

<sup>1)</sup> Ähnliche fensterartige Durchlöcherung der Luftblätter kommt bei einigen Aroideen (*Monstera*, *Rhectophyllum*) vor.



Infolge von Wasseraustrocknung und unter anderen Umständen, welche die Entwicklung der Schwimmblasen unmöglich oder überflüssig machen, unterbleibt jedoch bei den Pistien, ähnlich wie an sterilen Utricularien etc. die Ausbildung der luftblasenartigen Schwimmorgane der Laubblätter.

Einen dritten Typus (*Pontederia*-Typus) der Schwimmblätter bilden die mit blasenförmigen, viel Aërenchym enthaltenden Laubblätter-Auftreibungen versehenen Blattstiele einiger *Pontederia*-Arten, deren als Schwimmorgane fungierenden Blätter ähnlich wie bei *Trapa natans* und anderen Wasserpflanzen, mit ihrem in einem Teile blasenartig etc. aufgetriebenen, von vielem Luftgewebe wie gepolsterten Blattstielen der flachen, rundlichen, rautenförmig-viereckigen und ähnlichen Blattspreite ihre Assimilations- und Transpirations-Arbeit leichter machen und auch die Aufgabe haben, die Gleichgewichtsstellung der Pflanze im Wasser zu sichern.

#### 4. Binsenblätter (*Isoëtes*-Typus).

Zu dem durch *Isoëtes lacustris* und andere im Wasser lebende (nicht terrestrische) *Isoëtes*-Arten repräsentierten Typus von binsenförmigen, im Wasser untergetauchten Blättern gehören meist langgezogene, faden- oder röhrenförmige, stielrunde Laubblätter mit geringer Transpirationsfläche, welche oft von großen Luftkanälen durchzogen sind und den sog. Röhrenblättern habituell (auch funktionell) ähnlich sich verhalten.

Wie in diesem Typus, so gibt es auch in den drei vorhergehenden Typen der Wasserblätter neben der Hauptform noch Nebenformen, welche in Betreff der Form, Größe etc. der Blätter, der Lage und Zahl deren Spaltöffnungen u. s. w. voneinander sich wesentlich unterscheiden und meist auch durch Übergangsformen miteinander verbunden sind.

Die besonderen, zum Tierfange angepaßten Formen der Wasserblätter einiger karni- und insektivoren Wasser- und Sumpfpflanzen (*Aldrovandia*-, *Utricularia*-Arten und ähnlicher) werden im Nachfolgenden unter den Typen der zoophilen Blätter mit angeführt.

#### b) **Überschwemmungsblätter und Sumpfblätter der an amphibische (subterrestre) Lebensweise angepassten Sumpf- und Landpflanzen.**

##### 5. *Lysimachia*- (*Naumburgia*-) Typus der Überschwemmungsblätter.

Zu diesem Typus gehören gegen Nässe geschützte, Spaltöffnungen tragende, in den Zellen des Schwammparenchyms (nicht in den Oberhautzellen) Chlorophyll enthaltende Luftblätter, die sich der submersen Lebensweise leicht anpassen können, indem ihre Kutikula sich zu einem zarten Häutchen umbildet.

Diese meist zartgebauten Blätter verändern infolge von Wasserstandsänderungen etc. nicht selten schon in der ersten Generation

ihre Form und Größe, die Länge des Blattstieles, die Zahl der Spaltöffnungen etc., und an ihnen sind nur selten auch besondere Anpassungen an Wind, Regen oder an die Tierwelt ausgebildet. Sie kommen zumeist an einigen  $\pm$  sumpfige und überschwemmte Orte bewohnenden Arten der Landpflanzen vor, deren Stengel und Blätter bloß zeitweise mit fließendem oder später auch stehendem Wasser inundiert wird.

#### 6. *Arum*- und *Caltha*-Typus der Sumpflblätter.

Zu diesen zwei Typen gehören die meisten in Moor- und Rohrsümpfen, Torfbrüchen, sumpfigen Waldboden etc. lebenden Pflanzen, mit breiten, flachen, oft sehr großen und breiten, geteilten oder ungeteilten, rundlichen bis länglichen, kurz- oder langgestielten, oberseits meist leicht benetzbaren, krautigen bis derbhäutigen und mehr oder weniger stark kutikularisierten Laubblättern, deren meist dunkelgrün gefärbte, oft weiß- oder gelbfleckige, buntscheckige oder gestreifte, durchsichtig punktierte und ähnliche an hohe Feuchtigkeitsgrade der Luft gut angepaßte Blattspreiten durch Übergangsformen mit dem nachfolgenden Typus der normalen Schattenblätter, sowie mit dem vorhergehenden Typus der Überschwemmungsblätter verbunden sind.

Die Blätter der meisten Sumpfpflanzen, welche in der Regel ihre Spaltöffnungen des Nachts zu schließen imstande sind, zeigen sonst mit Ausnahme der xerophilen Helophyten ein besonderes Bedürfnis nach einem Schutz gegen übermäßige Verdunstung und intensive Beleuchtung.

Wie an einigen Wasserpflanzen, so sind auch bei mehr variablen Arten der Sumpfpflanzen verschiedene Standortsvarietäten zur Entwicklung gelangt, welche bald durch mehr xerophile, bald wieder mehr hygrophile Struktur (Anpassungen) der Laubblätter voneinander sich unterscheiden. So besitzen die in dunstgesättigter Atmosphäre wachsenden Sumpfpflanzen, um leichter transpirieren zu können, in der Regel eine große, saftige, viel Chlorophyll enthaltende, flache Assimilations- und Transpirationsfläche, während bei den xerophilen Sumpfpflanzen die dorsiventralen Blätter nicht selten am Rande zurückgerollt, runzelig, auf beiden Seiten oder bloß unterseits dicht behaart und mit einigen anderen Trockenschutzeinrichtungen versehen sind.

#### c) **An schattige, kühle und feuchte Standorte angepasste Blätter der Landpflanzen.**

#### 7. *Paris*-, *Viola*- und *Canna*-Typus der normalen Schattenblätter.

Normal ausgebildete, bifaziale Schattenblätter sind an zahlreichen, sehr feuchte, andauernd schattige und kühle Lokalitäten aller Regionen bewohnenden Bodenkräutern, Stauden, Sträuchern, schattenliebenden Zwergbäumen, Saftpflanzen und ähnlichen entwickelt.

Die meisten mono- und dikotylen Schattenpflanzen sind in feuchten tropischen, subtropischen und antarktischen Regenwäldern, Urwäldern, Laub wechselnden Tropo- und Mesophytenwäldern, im Schattengebüsch oder Untergehölz, Schluchten etc. verbreitet und ihre skio- und hygrophilen Blätter verändern öfters auch an nicht beschatteten (mehr oder weniger sonnigen) Stellen ihre durch größere Luftfeuchtigkeit etc. bedingte Schattenstruktur nicht oder nur in geringem Grade.

Die für lebhaftere Verdunstung und mittlere Temperaturen, jedoch nicht für Trockenheit und Kälte angepaßten, meist zarten und weichen, mehr weniger großen und breiten, leicht benetzbaren (ombrophoben), chlorophyllreichen und intensiv grünen oder weiß-, gelb- und ähnlich gestreiften, gefleckten, punktierten etc., öfters buntscheckigen und unterseits durch Anthokyan purpurrot und ähnlich gefärbten Blattspreiten der lang- oder kurzgestielten dorsiventralen Schattenblätter sind auch durch ihre horizontale oder schiefe, bei den Lianenblättern und ähnlichen meist fast vertikale Lage ausgezeichnet.

Ihr biegsames, meist nur schwach entwickeltes Palisadenparenchym und mächtig entwickeltes, lockeres, weitmaschiges, schwammiges, zahlreiche Lücken und Hohlgänge enthaltendes (lacunöses) homogenes Schwammparenchym, mit weniger stark entwickelten Atemhöhlen und Interzellularräumen bei dem *Paris*- und *Viola*-Typus als bei dem *Arum*-Typus enthaltenden Blattspreiten, sind meist mit schwach verdickten und wenig kutinisierten Epidermiszellen, welche öfters auch Chloroplasten, die in der Epidermis der Sonnenblätter fehlen, enthalten, dann mit ungeschützten, wie bei den Xerophyten tiefliegenden Spaltöffnungen und stark verdickter Kutikula an der Außenwand der Oberhautzellen versehen, und führen in der Regel keine aktiven Bewegungen aus (sind anyktitropisch). Wassergewebe, Wachsüberzüge, Einrollung, Reduktion der Blattflächen und ähnliche Trockenschutzvorrichtungen fehlen an ombrophoben Pflanzen, oder kommen ausnahmsweise in geringem Grade entwickelt in solchen Zonen vor, wo längere regenlose Perioden auftreten, z. B. an einigen cannaartigen Schattenblättern, welche bei greller Beleuchtung und trockener Luft nicht selten eine schwache Einrollung der Blattspreiten nach innen oder eine konvexe Hervorwölbung der Spreitenoberseite ausführen.

Neben den normal gebauten, sehr zartrandigen Schattenblättern treten im schattigen Gebüsch der Waldränder etc. auch verschiedene Übergangsformen von diesen zu den mehr steifen, stark kutikulierten, oft fast lederartigen, obovatlanzettlichen, myrsineartigen Blätter, seltener zu den nicht Schatten (schwache Beleuchtung, unbewegliche Atmosphäre, geringe Temperaturschwankungen etc.) liebenden xero- und heliophilen Blattformen auf.

Als besondere Formen der Schattenblätter sind die von Warming zum *Circaea*-, *Trachelium*-, *Glechoma*- und *Nummularia*-Typus gestellten skio- und heliophilen Blätter anzusehen. Ähnliches gilt auch von den schildförmigen, zartrandigen Laubblättern einiger am Boden kriechender Schattenpflanzen (*Hydrocotyle*-Subtypus) und von

zahlreichen windenden, kletternden und schlingenden Pflanzen mit Lianenblättern.

#### 8. *Ipomoea*- und *Tropaeolum*-Typus der Lianenblätter.

Die verschiedenen runden und langen Formen der Lianenblätter sind durch ihre herabhängende, schräg nach unten gestellte oder fast vertikale Lage und mehr oder weniger lange Spitze (Vorläuferspitze, welche später auch als Träufelspitze dient), ihre Nervatur und ihre Blattstiele, deren Länge mit der Breite der rundlichen, herz-, pfeil-, nieren-, eiförmigen, triangulärer oder lanzettlichen von den langen, elastischen Stielen abstehender Blattspreiten (resp. deren Basis) stets in Korrelation steht, charakterisiert.

Neben den zum *Ipomoea*-Typus gehörigen Lianenblättern mit fingerartig von der Stielinsertion in der Einbuchtung des Blattunterrandes entspringenden Hauptadern und einer  $\pm$  langen Spitze der hell-, dunkel- bis schwärzlichgrünen, nicht selten mit reliefartigen oder buckeligen Erhabenheiten gezierten Blattspreiten ist noch eine zweite, den *Tropaeolum*-Typus bildende peltirte Form der Lianenblätter von biologischem Standpunkte hochinteressant.

Diese mit langen, gegen Berührung reizbaren Blattstielen versehenen tropaeolenartigen Blätter sind durch ihre zentrale Blattstielinsertion und die vom Zentrum bis zum Rande der Blattspreite verlaufende strahlenartige Nervatur charakterisiert und den epiphytischen Pteridophyten mit schildförmigen Blättern (*Trichomanes peltata*, *Gymnogramme reniformis* und ähnlichen), sowie den auf feuchtem Boden kriechenden *Hydrocotyle*-Arten und ähnlichen durch ihre Schildblattform ähnlich.

Von den morphologisch ähnlichen echten Schattenblättern unterscheiden sich die Laubblätter der Schling- und Kletterpflanzen durch ihre gelenkartigen Anschwellungen (Gelenkpolster) an den Blattstielen,  $\pm$  lange Träufelspitze,  $\pm$  dichte Behaarung,  $\pm$  dicke oft lederartige Blattspreite, extranuptialen Nektarien, Wachsüberzüge, durchsichtige Punktierung (kleine Öldrüsen) etc.

Sie gehören zu den biologisch merkwürdigen Blatttypen, welche gegen intensive Beleuchtung, Wind, Regen, schädliche Tiere durch verschiedene miteinander kombinierte Schutzmittel geschützt sind, und die auch länger andauernde Trockenheit und Winterperiode (z. B. *Hedera*) gut vertragen können.

#### 9. *Trientalis*- und *Myrsine*-Typus der am Grunde keilförmigen Blätter.

Die an der Basis keilförmig verschmälerten, verkehrt eiförmigen, spatelförmigen oder obovat-lanzettlichen Blätter sind bei echten Schattenpflanzen zart (*Trientalis*-Typus) und fast oder ganz wagerecht, bei den mit persistenten, mehr oder weniger lederartigen bis derbhäutigen Blättern versehenen Pflanzen (*Myrsine*-Typus) meist schief aufwärts, seltener fast horizontal gerichtet, sitzend oder kurzgestielt, an der Spitze abgerundet oder herzförmig und so ge-

stellt, daß auch bei dichter Blattstellung das vertikal einfallende Licht zu den tiefer liegenden Blättern vordringen kann, was für die auf schattigem Waldboden wachsenden Zwergpflanzen (*Trientalis europaea*, *Circeaster agrestis*, *Argostemma verticillatum* u. a.), dann bei den im Schatten der Hochwälder wachsenden Sträuchern und Zwergbäumen, sowie am Untergehölz der tropischen Urwälder, nicht minder auch an den mit basalen oder apicalen Blattrosetten versehenen Pflanzen von hoher biologischer Bedeutung ist.

#### 10. *Bellis*- und *Taraxacum*-Typus der basalen Rosettenblätter.

Für die mit grundständigen Blattrosetten versehenen Pflanzen, an welchen die an der Basis keilförmig verschmälerten Blätter häufig entwickelt sind, ist diese besondere phyllobiologische Form von hoher biologischer Bedeutung, da sie auch dort, wo die keilförmigen, dem Boden  $\pm$  angeschmiegt Blätter dicht gehäuft sind, wie beim *Bellis*- und *Taraxacum*-Typus die für den Lichtgenuß und geringe Beschattung, gegen Kälte- und Schneedruckwirkungen etc. die am meisten vorteilhafte Blattstellung bildet, was auch bei den meisten, mit fingerförmig geteilten und am Grunde mit keilförmig verschmälerten und ähnlichen Blattabschnitten oder Blatteilen versehenen, apicale Blattrosetten tragenden baum- oder strauchartigen Pflanzen der Fall ist.

An allen Pflanzen mit am Grunde keilförmig verschmälerten Blättern dienen die oft von einer Hauptrinne am Blattstiele und am Medianus durchzogenen Blätter auch zur zentripetalen Ableitung des Regenwassers der atmosphärischen Niederschläge und ihre Stellung und Form ist die für die Assimilation und andere biologische Funktionen der Blätter die vorteilhafteste, indem die oft dicht nebeneinander stehenden Blätter untereinander in ihrer Arbeit nicht beeinträchtigt oder verhindert, sondern gefährdet werden.

#### 11. *Dichorisandra*-, *Costus*- und *Bomarea*-Typus der resupinierten Blätter.

Zu diesem Typus gehören monokotyle, schattenliebende Pflanzen, deren völlig entwickelte, teils lange, bandförmige, teils eiförmige bis herzförmige Blätter infolge einer Blattstiel-Torsion resupinierte, mit der Unterseite nach oben und der Oberseite nach unten gewendete Spreiten haben (*Bomarea*-Typus) oder deren ungestielte Blätter sich schon frühzeitig so drehen, daß sie das schwache Oberlicht ohne jede Beschränkung auffangen können (*Costus*-Typus), oder deren meist asymmetrische Blattspreiten durch nötige Torsionen in die Horizontalebene eingestellt werden (*Dichorisandra*-Typus).

Die Drehung oder Torsion dieser ursprünglich in Profilstellung befindlichen und so gegen starke Insolation und Verdunstung gut geschützten Blätter erfolgt infolge von Veränderungen der äußeren Verhältnisse auch an vielen zarten und breitblättrigen Gräsern mit verkehrt orientierten Blättern, dann an zahlreichen Amaryllidaceen und Liliaceen und ähnlichen.

12. *Pulmonaria*-Typus der hell- (weiß- oder gelb- und ähnlich) fleckigen oder gestreiften etc. und
13. *Cyclamen*-Typus der an der Unterseite, seltener an beiden Seiten purpurrot und ähnlich gefärbten Blätter, dann
14. *Begonia*- und *Anoectochilus*-Typus der buntgefärbten, sammet-, schmelz- oder schillerblättrigen Blätter.

Zum *Pulmonaria*-Typus der weiß-, gelb- und ähnlich hellgefleckten, gestreiften, panaschierten, marmorierten oder gesprenkelten und ähnlichen Laubblätter gehören alle Pflanzen, deren Weiß- oder Goldfleckigkeit etc. der Laubblätter mit der Assimilation und Transpiration und nicht, wie bei den unterseits purpurrot gefärbten Blättern des *Cyclamen*-Typus, hauptsächlich mit der Ausnutzung der Wärmestrahlen des Erdbodens in Beziehung steht.

Da durch die mehr oder weniger starke Verkümmern der Chlorophyllkörper und ähnlicher Organe in den zum *Pulmonaria*-Typus gehörigen hellfleckigen und ähnlichen Blättern die Wärmeleitung erschwert und die Ausnutzung der von oben kommenden, durch das Chlorophyll etc. modifizierten Sonnenstrahlen bezweckt wird, so steht diese Schutzvorrichtung mit der in erster Reihe als Wärmeeinrichtung (wärmespeichernd) fungierenden Rotfärbung der Blattfläche nur selten in Korrelation.

Zu den interessantesten Formen des vielgestaltigen biologischen Typus der Schattenblätter gehören die buntgefärbten und die durch Sammet- oder Metallganz auf ihrer Oberseite ausgezeichneten und meist auch durch Erythrophyll (Anthokyan) auf der Unterseite (seltener auf beiden Seiten) gefärbten Blätter, welche, durch extreme Buntheit ausgezeichnet, oft feurig und blumenblattartig gefärbten und sammetartig oder metallisch (silberweiß, goldgelb, kupferrot und ähnlich) glänzenden Laubblätter in meinen phyllobiologischen Arbeiten als der *Begonia*-Typus der Sammetblätter und der *Anoectochilus*-Typus der buntgefärbten, gold- oder silberaderigen, sammet-, schmelz- oder schillerblättrigen Schattenblätter angeführt sind.

Während die zum *Begonia*- und *Anoectochilus*-Typus gehörigen Blätter nur an einer verhältnismäßig geringen Anzahl von tropischen und subtropischen Schattenpflanzen zur Ausbildung gelangten, sind die zum *Pulmonaria*- und *Cyclamen*-Typus gehörigen Schattenblätter auch in wärmeren, temperierten und kälteren gemäßigten Zonen der Alten und Neuen Welt häufiger verbreitet, und zwar nicht bloß in einer hygro- und skiophilen, sondern auch in einer mehr helio- und xerophilen Form.

Besondere Beachtung verdienen diejenigen Schattenblätter der vorhergenannten Typen, welche mit kombinierten Schutzeinrichtungen, deren Zusammenwirken hier nicht näher erörtert werden kann, versehen sind. (Mehr darüber siehe in des Verfassers „Phyllobiologie“ und in den Nachträgen zu diesem Werke.)

## d) An den Regen angepasste Laubblätter.

15. *Ficus*-Typus der träufelspitzigen Regenblätter.

Die zum *Ficus*-Typus gehörigen, mit gut ausgebildeten,  $\pm$  langen, oft schwanz- oder säbelförmigen, wasserableitenden Spitze (Träufelspitze) versehenen Laubblätter charakterisieren zahlreiche mehrjährige Pflanzenarten der regenreichen Gebiete, vor allem viele in immergrünen Regenwäldern Ostindiens, Südamerikas, Afrikas, Madagaskars etc. verbreitete Tropenpflanzen, mit persistenten, lederartigen, oberseits kahlen und oft  $\pm$  stark glänzenden Blättern.

Wie die zum *Begonia*-Typus der Sammetblätter gehörigen Laubblätter durch den Sammetganz der als Licht- oder Strahlenfänge wirkenden kegelförmigen Papillen der Blattoberseite vor den schädlichen Wirkungen des die Verdunstung hemmenden Regenwassers sich schützen, so dient auch die Träufelspitze, hängende Lage, Zerschlitzung und Durchlöcherung der Blattspreite, verschiedene Randbildungen und Bewegungen der Blätter zur raschen Trockenlegung der beregneten, vom heftigen Gewitterregen etc. benetzten, Luftblätter zahlreicher, zur Mesophytenvegetation gehörigen, meist in hohem Grade ombrophoben Pflanzen.

16. *Mangifera*-Typus der Hängeblätter.

Einen besonderen Typus der Regenblätter bilden die in tropischen und subtropischen, sehr feuchten Gebieten, Regenwäldern etc. ziemlich häufig verbreiteten, zum *Mangifera*-Typus gehörigen Hängeblätter, deren oft verschieden der Länge nach gefalteten, zerteilten etc. Blattspreiten meist schlaff, bogenförmig und ähnlich dauernd herabhängen und durch ihre schiefe bis senkrechte Abwärtsstellung etc. das Regenwasser meist in der Längsrichtung der Spreiten und der oft rinnenförmigen Blattstiele schnell abzuleiten vermögen.

Während die Abwärtskrümmungen der noch jungen Blätter und blattragenden Zweige nicht bloß als Schutzmittel gegen Regen, sondern auch gegen allzu intensive Beleuchtung, vor Tierfraß, Ameisen etc. dienen, hat die Herabkrümmung der völlig entwickelten Blätter, welche durch stärkeres Wachstum der Blattstieloberseite vermittelt wird, bei *Mangifera indica*, *Meryta Senffiana* und ähnlichen speziell eine biologische Bedeutung als ein Regenschutzmittel.

Hingegen kommt der erst zur Fruchtzeit zustande kommenden Deflexion der ihre volle Differenzierung erlangten Laubblätter bei einigen *Galium*-Arten etc. eine karpobiologische Bedeutung zu, während die zur Blütezeit resp. vor der Befruchtung der Blüten erfolgende Herabkrümmung der Laubblätter einiger Pflanzenarten, wo sie noch mit Ausbildung von Schutzfarben und ähnlichen kombiniert ist, die Bedeutung eines anthobiologischen, zur Abschreckung unberufener Gäste, Ameisen und ähnlicher dienenden Schutzmittel besitzt.

Die soeben erwähnten ombro-, zoo- oder myrmekophoben Herabkrümmungen der Laubblätter, welche bloß einige wenige Arten charakterisieren, an andern naheverwandten Spezies derselben

Gattung jedoch fehlen, sind zu den individuell erworbenen Anpassungen zu rechnen und gut von den nicht aktiv (nur passiv) erfolgenden Blattkrümmungen zu unterscheiden, so z. B. von der Herabkrümmung der längere Zeit einer größeren Trockenheit, In-solation, Hitze etc. ausgesetzten jungen Blätter, dann der alten und absterbenden Laubblätter in gipfelständigen Blattrosetten etc. und der mit langen, oft halbkreisförmig herabgekrümmten Blattstielen versehenen alten, nicht abfallenden, sondern langsam verwelkenden und zerfallenden Blätter, sowie von den Abwärtskrümmungen der Blattstiele, durch welche den jungen nachwachsenden Blättern Platz gemacht wird u. s. w.

Doch ist die biologische Funktion der vor, während oder nach der Anthese erfolgenden Herabkrümmung der blattartigen Brakteen, Deck-, Hüll- und Kelchblätter, wie das Zurückschlagen der Laubblätter, welche später wieder in die normale Lichtlage zu kommen suchen etc., zur Zeit nur wenig bekannt und erfordert noch weitere experimentelle Untersuchungen.

#### e) An den Wind angepasste Blätter.

##### 17. *Populus*- und *Chamaerops*-Typus der Zitterblätter.

Die durch die Espe (*Populus tremula*) repräsentierte Form der durch eine Zitterbewegung charakterisierten Windblätter (*Populus*-Typus) unterscheidet sich von den durch eine vibrierende Bewegung ausgezeichneten Palmen-Fächerblättern (*Chamaerops*-Typus) und ähnlichen hauptsächlich dadurch, daß die langstieligen und breitspreitigen Laubblätter der mit Zitterblättern versehenen *Populus*-Arten und ähnlicher an elastischen, seitlich komprimierten, leicht beweglichen Blattstielen befestigt und nicht selten auch mit einem knorpeligen Blattrande und einer meist nur kurzen Träufelspitze versehen sind, während die vibrierenden Fächerblätterbewegungen verschiedener chamaeropsartiger Palmenarten meist durch die der Länge nach tief gefalteten und zerteilten Blattspreiten vermittelt werden.

Die nur einer leichten oscillierenden Bewegung fähigen Blätter der meisten nicht derbblättrigen Laubpflanzen sind gegenüber den mit echten Zitterblättern versehenen Arten in Betreff der Transpirationsgröße relativ im Nachteil, da durch die Zitterbewegung eine Förderung der Verdunstung und Begünstigung der Nährsalzzufuhr zu den Blättern vermittelt wird.

Von anderen Windblattformen der Dikotylen und Pteridophyten mögen hier noch

##### 18. *Aesculus*- und *Fraxinus*-Typus der Schaukelblätter,

##### 19. *Seseli*-, *Bombax*- und *Cyathea*-Typus der verteilten, gefiederten, gefingerten und ähnlichen Windblätter (Fiederblätter und ähnliche), dann der

##### 20. *Salix*-Typus der schmalblättrigen Windblätter (Schmalblätter)

angeführt werden.



Während bei den meisten dikotylen Pflanzen und Farnkräutern mit normal ausgebildeten Windblättern neben besonderen Anpassungen an starke Lufterschütterungen noch verschiedene, den Standortverhältnissen entsprechende Anpassungen und Schutzmittel gegen intensive Beleuchtung, starke Verdunstung, vor Regen etc. zur Ausbildung gelangten, sind die Windblätter der Monokotylen und Gymnospermen, was die morphologische und biologische Ausbildung, Biugsamkeit der Blattspreite und der Blattstiele etc. betrifft, meist einfacher (weniger kompliziert) gebaut.

Von Monokotylen-Windblattformen seien hier beispielsweise der

21. *Narcissus*-Typus der Schraubenblätter,
  22. *Allium*-, *Juncus*- und *Crocus*-Typus der Röhrenblätter,
  23. *Phragmites*-Typus der Windfahnenblätter und
  24. *Calamagrostis*- und *Xantorrhoea*-Typus  
der Bogenblätter
- angeführt.

#### f) **An xerophile Lebensweise angepasste Blätter.**

25. Palmen- und Cycadeen-Typus der Lederblätter  
und Windblätter.

Im Gegensatze zu den sommergrünen, in Folge der klimatischen Verhältnisse, welche die Wasserökonomie der Pflanzen in erster Reihe bedingen, am Ende der Vegetationsperiode jährlich abfallenden Blättern stehen die immergrünen, lederartigen Blätter der sklerophyllen Pflanzen.

Während bei den meisten in gemäßigten Zonen verbreiteten Pflanzenarten die Zeit des sommerlichen Belaubtseins mit der Zeit des winterlichen Kahlstehens jährlich abwechselt (seltener verlieren diese Pflanzen ihre Blätter auch infolge von Frostwirkungen oder im Sommer infolge Sinkens des absoluten Lichtgenusses und unterliegen dann einer ganzen oder nur einer partiellen Entblätterung, wobei an einigen tropischen Bäumen zugleich mit dem Abwerfen der Blätter eine teilweise oder ganze Neubelaubung eintreten kann), besitzen die sog. immergrünen Pflanzen meist mehrere Jahre persistierende,  $\pm$  steife, harte, dunkelgrüne, in der Regel schwer benetzbare Lederblätter, mit stark kutikularisierten Oberhautzellen und verschiedenen Schutzmitteln gegen Tierfraß, Invasion parasitischer Pilze etc.

Die zum Kollektivtypus der Lederblätter gehörigen mehrjährigen Blätter sind mit stark, an der ganzen Blattfläche gleichmäßig oder ungleichmäßig verdickten Epidermiszellen, dickwandigem Assimilationsparenchym, gutentwickeltem Palissadengewebe, engen Interzellularräumen und gut vor schädlicher Verdunstung und Benetzung mit Regenwasser geschützten Spaltöffnungen versehen.

Die Palmenblätter, welche hauptsächlich durch ihre Form, Größe, nicht verzweigte Nervatur, Wachsüberzüge an beiden oder bloß an einer Blattseite, Bestachelung und Behaarung auf Stiel und Spreite, ihren Ölgehalt etc. von anderen Formen der Lederblätter sich unterscheiden, zeigen auch verschiedene Übergangsformen von den derbhäutigen, persistenten, schwer welkenden, xerophilen Lederblättern zu den einjährigen, halblederigen oder membranösen und krautigen, mit dünnwandigen Oberhautzellen versehenen,  $\pm$  hygrophilen und skiophilen Blattformen der Schattenpflanzen (*Morenia corallina* u. a.).

## 26. Koniferen-Typus der nadel- und schuppenförmigen Lederblätter und *Tumboa-* (*Welwitschia-*) Blattform.

Zu diesem polymorphen Typus gehören die nadel-, borsten- und schuppenförmigen Blätter der *Pinus-*, *Podocarpus-*, *Gingko-*, *Cupressus-*Arten und der *Tumboa Bainesii* = *Welwitschia mirabilis*, mit ihren zwei sehr (2 m) langen und (1 m) breiten, der Länge nach tief zerschlitzten (resp. in Riemen geteilten),  $\pm$  stark wellig gebogenen und am absterbenden Ende eingerollten Blättern.

Neben den vorher genannten nadelförmigen, flachblättrigen, schuppenartigen und ähnlichen Formen der Gymnospermen und Gnetaceen sind zu diesem Typus auch die nadel- oder schuppenförmigen Blätter einiger Kryptogamen, vieler Mono- und Dikotylen zu rechnen, welche in ihrer Form und inneren Struktur, ihrer Starrheit, ihren durch die schmale oder breite Blattform etc. bedingten hohen oder niederen Lichtgenuß u. s. w. mit den Koniferen-Blatttypen mehr oder weniger übereinstimmen.

## 27. *Myrtus-* und *Oleander-*Typus der normalen Lederblätter und

## 28. *Eucalyptus-* und *Lactuca-*Typus der Profilblätter.

Von den normalen Lederblättern der *Myrtus communis*, *Nerium-*, *Olea-*, *Laurus-*Arten und ähnlicher mit stark kutinisierten Epidermiszellen, eingesenkten Spaltöffnungen und verschiedenen anderen Schutzmitteln gegen übermäßige Verdunstung, Benetzung, niedrige Temperaturen, Tierfraß etc. unterscheiden sich die Blätter der meisten *Eucalyptus-*Arten, *Lactuca scariola* u. a. durch ihre kantenständigen Blätter, resp. die Profilstellung ihrer mit dem Rande zenitwärts gerichteten Blattspreite.

Die ganz oder annähernd vertikale Stellung oder photonastische Orientierung der zu den einfallenden Lichtstrahlen dauernd parallel gestellten Blattspreite der Profilblätter dient wie die ähnliche Stellung der sog. reitenden Blätter (*Iris*-Typus) hauptsächlich zum Schutze der Assimilations- und Transpirationsorgane gegen intensive Beleuchtung.

## 29. *Erica*-, *Cassiope*- und *Sesleria*- (Gräser-) Typus der Roll-, Klapp- und Faltenblätter.

Wie die zum pinoiden Typus der Lederblätter, so sind auch die zum ericoiden Blatttypus gehörigen Pflanzenarten gegen die Gefahren einer übermäßigen Wasserentziehung durch besondere Schutzmittel versehen; außerdem sind die meist kurzen, steifen, oft lederartigen und wintergrünen, stets ungeteilten Blätter noch durch verschiedene Einrichtungen zum Schutze der Spaltöffnungen vor Benetzung mit Wasser und zur Förderung der Transpiration charakterisiert.

So wird an den meist länglichen, seltener elliptischen oder rundlichen, nach unten oder nach oben zurückgerollten und einwärts gegen die Mittelrippe herab- oder nach oben (*Cassiope*, *Passerina*) gekrümmten Rollblättern die Bahn für das Ausströmen des Wasserdampfes und der ausscheidenden Gase aus den Spaltöffnungen, welche in Längsfurchen oder verschließbaren Längsrinnen auf der meist dichter behaarten Blattseite liegen, durch besondere Einrichtungen freigehalten, um die Wasserdampfausströmung etc. zur Zeit des Wasserauftriebes möglichst unbehindert zu machen.

Unter Umständen sind die bei anhaltender Trockenheit völlig zusammengerollten, während der Regenperiode nicht oder zeitweise nur an den Rändern oder Lappen zurückgebogenen Rollblätter auch fähig, atmosphärisches Wasser direkt aufzunehmen und, wo sie eng und dicht zusammengedrängt stehen, auch das Regenwasser etc. einzufangen, einzusammeln und aufzubewahren, um sich auf diese Art gegen Vertrocknung zu schützen.

Die zum *Erica*- und *Cassiope*-Typus gehörigen, auf zeitweise nassen und zeitweise wieder sehr trockenen Lokalitäten verbreiteten Pflanzen sind an der unteren oder an der oberen Blattfläche (selten auf beiden Seiten) mit in Gruben, Furchen, Rillen etc. liegenden, auch außen mit einem dichten Filz verschiedener Haarbildungen geschützten Spaltöffnungen, nicht selten auch durch besondere Bewegungen der Schließzellen und ganzen Blätter gegen schädliche (zu starke) Verdunstung geschützt, während die an der Unterseite der Rollblätter einiger Pflanzenarten befindlichen, mit Saugvorrichtungen (scheibenförmigen Drüsen etc.) versehenen kleinen Grübchen, die sich bei Regenwetter mit Wasser füllen, wieder zur Wasseraufnahme dienen.

Bei zahlreichen Steppen, Dünen, trockene Felsen etc. bewohnenden Gramineen, Cyperaceen und ähnlichen zum *Sesleria*-Typus gehörenden Monokotylen sind die öfters oberseits mit Furchen etc. versehenen Blätter bei verschiedenen Arten mit ungleich ausgebildetem Einrollungsmechanismus ausgezeichnet und mehr oder weniger (meist ganz) zusammengerollt, zusammengefaltet oder infolge von Wassermangel der Länge nach zusammengeklappt.

Auch bei einigen Kompositen u. ä. gibt es bald grasartige, bald kahnförmige oder den stielrunden Hohlblättern ähnliche Roll- etc. Blätter.

Durch hochgradige Einrollungsfähigkeit sind auch die Laubblätter und Wedel zahlreicher an sehr trockenen Standorten wachsenden Pteridophyten, Lycopodiaceen, Bryophyten und Cycadaceen ausgezeichnet.

Wie die Einrollung der Laubblätter vorhergenannter Pflanzen, so dient auch die mittelst eines besonderen Schwellgewebes etc. zustande kommende periodische, regelmäßige oder unregelmäßige Zusammenfaltung, sowie die auch auf photogenem Wege (infolge länger anhaltender starker Insolation etc.) erfolgende Aufrichtung, dann das Zusammenklappen der sog. Klappblätter zahlreicher Pflanzen hauptsächlich zum Schutze der die Spaltöffnungen tragenden Blattseite, resp. zur Regulierung der Verdunstung.

### 30. *Hymenophyllum*-, *Stellaria*-, *Diplotaxis*-, *Reaumuria*-, *Saxifraga*- und *Rhododendron*-Typus der Taublätter.

Die durch ihren xerophilen Bau charakterisierten, zu sechs verschiedenen Typen gehörigen Taublätter sind durch besondere Einrichtungen zur Aufnahme und zum Ansammeln des atmosphärischen Wassers versehen, von welchen die einfachsten Formen bei den zum *Hymenophyllum*-Typus gehörigen, besonderer Wasserleitungsbahnen (Gefäßbündel) entbehrenden Blättern zahlreicher epiphytischen Laub- und Lebermoose und einiger tropischen und subtropischen Pteridophyten vorkommen, welche in betreff auf ihren einfachen Bau ihrer Transpirations- und Assimilationsorgane den einschichtigen, nervenlosen Blättern einiger Wasserpflanzen am nächsten stehen.

Einen zweiten Typus (*Rhododendron*-Typus) der Taublätter bilden zahlreiche, mit kleinen, meist an der Blattunterseite wasser-saugenden Grübchen oder vielen scheibenförmigen Drüsen versehene tropische, mediterrane und Gebirgspflanzen solcher Gebiete, wo es im Sommer nur spärlich oder gar nicht regnet und der Niederschlag zum großen Teile nur in Form von Tau sich zeigt. Die als Saugvorrichtungen fungierenden, mit scheibenförmigen Drüsen versehenen Grübchen der Blattunterseite und die epidermalen Hydathoden am oberen Ende der zapfen- und warzenförmig verdickten Blattspreiten-Randzähne sind meist etwas glänzend und zeitweilig auch klebrig. Sonst sind die zu diesem Typus gehörigen Taublätter vieler *Rhododendron*-, *Euphorbia*-, *Vaccinium*-, *Lotus*-Arten u. ä. oberseits meist glatt und kahl, oft jedoch mit besonderen Kutikularleisten zur Erhöhung der Biegefestigkeit versehen.

Als vier weitere Typen der Taublätter seien hier noch angeführt: der *Stellaria*-Typus der mit wasserleitenden Haarleisten versehenen Blätter, der *Diplotaxis*-Typus der an beiden Seiten, am Rande und am Blattstiele mit der Aufnahme von atmosphärischem Wasser dienenden, meist einzelligen Haarbildungen, der *Reaumuria*-Typus der besondere Saugvorrichtungen und stark hygroskopische Salzgemische absondernde, Epidermisdrüsen führenden Blätter und der den *Saxifraga*-Typus bildenden Blätter, welche meist mit dem

vorigen Typus ähnlichen Saugapparaten und Kalk absondernden Drüsen versehen sind.

Mit dem Kollektivtypus der Taublätter sind auch die sogenannten Verdunstungsblätter Jungners, dann die Laubblätter der Salz an der Blattoberfläche sezernierenden Mangrove-Pflanzen, sowie der in den Blattrandzähnen Saugzellen enthaltenden Resedaceen und verschiedenen anderen, meist Wüsten, Steppen, Felsen etc. bewohnenden halo- und xerophilen Pflanzen zu vereinigen.

### 31. *Salvia*-Typus der Runzelblätter.

Eine markante Form der xerophilen Blätter, welche den zwei letzten Typen (die Roll- und Taublätter) am nächsten steht, bilden die durch zahlreiche xerophile *Salvia*-Arten und ähnliche Labiaten repräsentierten, auf der Oberfläche beiderseits oder bloß einerseits mehr oder weniger stark runzeligen, mit netzadriger Nervatur und grubigen Vertiefungen in der Blattspreitenfläche versehenen, im Querschnitt zickzackartig gebogenen Blätter vieler an trockenen, der Sonne, dem Winde etc. stark exponierten Standorten, auf Felsen, Steppen, Wüsten, Prärien, Meeresküsten u. ä. verbreiteten dikotylen Pflanzenarten mit sogen. Runzelblättern.

Die Blattspreite der xerophilen Runzelblätter ist meist krautartig, dünnhäutig und sommergrün, nicht lederartig und immergrün wie bei den xerophilen persistenten Lederblättern und unterscheidet sich von anderen mit dünnrandigen Oberhautzellen versehenen einjährigen Blättern leicht durch ihre netzförmige Nervatur, nicht flache und glatte, sondern runzelige, stets mit blasenförmig aufgetriebenen und grubenförmig vertieften Feldern markierte Blattfläche, welche durch dichte Behaarung, drüsige (durchscheinende u. ä.) Punktierung und verschiedene andere Trockenschutzvorrichtungen gegen übermäßige Verdunstung ausgerüstet ist.

Bemerkenswert ist noch, daß die Runzelblätter oft mit dem Typus der Rollblätter und mit dem Typus der filzig-behaarten, drüsigen und klebrigen Blätter kombiniert sind und auch bei einigen skio- und hygrophilen Arten der Urticaceen, Begoniaceen, Melastomaceen, Gesneriaceen, Meliaceen u. ä. auftreten. Die Runzelung tritt jedoch wie die Einrollung, Faltung, Behaarung etc. nicht bloß an völlig entwickelten Blättern, sondern auch an jungen, in der Knospenlage befindlichen Laubblättern auf.

### 32. *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus der Dickblätter und *Androsace*-Typus der Speicherblätter.

Die zum *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus gehörigen Dickblätterformen, welche, was ihre xerophytische Lebensweise betrifft, an die bekannten Formen der Stammsukkulanten sich anschließen, sind meist stielrund, konisch oder drei- bis mehreckig, seltener nadel-, keil- oder spatelförmig oder ganz flach, sitzend oder kurzgestielt, mit mehrschichtiger, meist ganz kahler, seltener dichtbehaarter Epidermis, gewebeläufiger Nervatur und epidermalem oder in der Mitte der Blätter geborgenem, der Wasserspeicherung dienendem Wassergewebe, mit oder ohne Wachsüberzüge und

Anthokyanfärbung, mit grubenartigen Vertiefungen oder schlauch- und blasenförmigen Ausstülpungen an der Epidermis, wasserenthaltenden Zellen der Oberhaut, schleimigen Säften der meist wasserreichen, verschiedene Salzlösungen, harzige und gummiartige Stoffe enthaltenden Parenchymzellen etc.

Wie die chylokaulen Pflanzen mit dickfleischigen, als Wasserspeicher dienenden und assimilationsfähigen Sproßachsen, so sind auch die sukkulenten Blätter in der Regel kleine Reservoirs für Wasser, welche durch verschiedene Trockenschutzvorrichtungen (auch durch Profilstellung) gegen die Gefahr des Austrocknens infolge intensiver Insolation etc., nicht selten auch vor Regen, Wind, niedrigen Temperaturen, Tierfraß etc. mehr oder weniger gut geschützt sind.

Während bei den Blattsukkulanten in den Dickblättern des *Crassula*- und *Mesembrianthemum*-Typus in erster Reihe Wasser als Reservestoff gespeichert wird, ist die spezielle biologische Funktion der zum *Androsace*-Typus gehörigen sogen. Speicherblätter nicht bloß die der normalen Luftblätter, Nährstoffe zu erzeugen, sondern diese auch als Reservestoffe aufzuspeichern. Solche zu mehr oder weniger angeschwollenen Reservestoffbehältern umgebildete Laubblätter oder Schuppen kommen z. B. an *Androsace sarmentosa*, *Pinguicula caudata* u. ä., dann an *Lathraea squamaria*, *Tozzia alpina* u. ä. vor.

#### g) An niedere Temperatur- und gleichmässige Feuchtigkeitsgrade der Luft und des Bodens angepasste Blätter.

33. Schneeblätter-Typus und keimblattartige Blätter der Hochgebirgspflanzen u. ä., dann chionophile, hemichionophile, chionochlore und psychrokline Blätter.

In Betreff der an die Winterkälte, Frost, Tauwetter etc. angepassten Schneeblätter einiger alpinen und subalpinen Pflanzen, der sog. keimblattartigen Blätter vieler Hochgebirgspflanzen, dann der chionophilen, hemichionophilen, chionochloren und psychroklinen Blätter verweise ich hier auf die Original-Arbeiten Jungner's, Ludwig's, Thomas', Lidforss', Hannig's u. A., mit der Bemerkung, daß die Resistenzfähigkeit der nicht immergrünen Laubblätter gegen kurz oder länger andauernde niedere Temperaturen oder die sog. Kälteresistenz, nicht bloß an den von den vorhergenannten Forschern untersuchten Pflanzenarten, sondern auch an anderen, im Freien überwinternden Pflanzen mit vollkommen entwickelten, scheinbar äußerlich gegen Kälte, Schneedruck, Wärmeausstrahlung etc. geschützten, im Winter zuckerreichen und stärkearmen<sup>1)</sup> oder durch biologische Wasserarmut (xerophile Struktur) ausgezeichneten Blätter nachgewiesen werden kann.

<sup>1)</sup> Die bei andauernder Kälte in den Blattzellen erfolgende Umwandlung von Stärke in Zucker (Verzuckerung), die auch an wintergrünen, mit Lederblättern versehenen Hartlaubgewächsen nachgewiesen ist, soll nach Lidforss ein gutes (?) Schutzmittel der Landpflanzenblätter gegen den Kältetod sein.

## b) Gegen Tierfrass, starke Verdunstung etc. durch äussere und innere Schutzmittel geschützte Blätter.

### 34. *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter.

Die zum *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter gehörigen Luftblätter sind durch besondere, Schleim und Harz sezernierenden, äusseren oder inneren Hautdrüsen (drüsige Oberhautzellen, epidermale Harzdrüsen etc.) oder durch auf der Blattoberfläche sitzende Drüsenhaare, Drüsenzotten, Schilddrüsen u. ä. charakterisiert und auf beiden oder bloß auf einer Seite von Gemengen von Schleim und Harz klebrig und lackiert, resp. mit einer meist zusammenhängenden, stark glänzenden, zuerst schleimigen, später öfters fast glasartigen Schleim- bez. Firnisdecke versehen und im trockenen Zustande meist durch ihre größere Brüchigkeit auffallend.

Die Schleim- und Firnisüberzüge (nicht Honig und Öl enthaltende Sekrete der Nektarien und Elaeoplasten) der zeitweise klebrigen und glänzend lackierten, drüsig gezähnten, zum *Escallonia*-Typus gehörigen Laubblätter dienen meist zum Schutze gegen übermäßige Transpiration und wie die klebrigen Internodien von *Viscaria* u. ä. oder die Wachsüberzüge der zum *Hoya*-Typus gehörigen Blätter auch gegen Tierfraß, seltener auch zur Aufnahme von Regen- und Tauwasser.

### 35. *Hoya*-Typus der unbenetzbaren Wachsblätter.

Der durch *Hoya carnosa* repräsentierte Typus der Wachsblätter ist durch die mehr oder weniger stark entwickelte, oft leicht abwischbare, weiß, grau, bläulich, gelblich, grau- oder bläulichweiß oder blaugrün gefärbte Bereifung der Blattfläche und durch Wachsverschluß der Spaltöffnungen, resp. durch für das Wasser undurchlässige,  $\pm$  dicke Wachsüberzüge oder Wachskrusten und Wachsablagerungen oder mit einer, aus kleinen Warzen, stäbchenförmigen Fortsätzen etc. bestehenden Wachsschicht ausgezeichnet, welche wie durch spezielle Untersuchungen an einer größeren Anzahl von wachsblättrigen Pflanzenarten nachgewiesen wurde, als ein eminentes Schutzmittel gegen Benetzung der Spaltöffnungen durch Regen und Tau und zur Herabsetzung der kutikulären Verdunstung dient.

Außerdem fungieren die Wachsüberzüge etc. ähnlich wie der  $\pm$  dichte Haarfilz, die aus dicht durcheinander geschlängelten Haaren bestehenden Haarpelze und Haarhüllen, die aus dachig, panzer- oder schirmartig sich deckenden Sternschuppen und ähnlichen Haarbildungen gebildeten Decken der zum *Gnaphalium*-Typus gehörigen, an beiden Seiten oder bloß an einer Seite dicht behaarten und der mit Schuppen bedeckten Luftblätter auch als ein ausgiebiges Schutzmittel gegen aufkriechende Tiere (Ameisen u. ä.), vor Pilzinvasion, Ansiedelung von epiphytischen Organismen etc.

### 36. *Gnaphalium*-, *Verbascum*-, *Elaeagnus*- *Rochea*-Typus der behaarten Blätter.

Die mit woll- oder seidenhaarigen, stern- und flockenhaarigen, spinnerartigen, sammtigen, zottigen, weiß-, grau- und ähnlich filzigen Behaarungen oder mit verschiedenen Deck- und Schildhaaren versehenen, dicht bepuderten, beiderseits oder bloß unterseits mit Spreu- oder Schuppenhaaren schülferigen, kleiigen und spreuigen, oft am Rande etc. mit langen, braunen, schwarz-, rot-, zimmt- oder gelbbraunen, blaß- oder weinrötlichen und ähnlichen Haaren gefranzten etc. Luftblätter sind gegen übermäßige Verdunstung, austrocknende Winde, direktes und intensives Sonnenlicht, Licht- und Temperaturwechsel, niedrige Temperaturen u. s. w. gut geschützt und kommen hauptsächlich an sehr trockenen, stark besonnten, dem Winde und der Austrocknung stark ausgesetzten Lokalitäten vor.

Im Gegensatz zu den zum *Verbascum*-Typus gehörigen, unbenetzbaren Blättern, welche mit zur Wasseraufnahme unfähige, mit Luft gefüllte, die Rolle von Sonnenschirmen, Lichtdämpfern und Transpirationsregulatoren übernehmende, wollige, filzige und ähnliche Deckhaarüberzüge und meist mit einer wachshaltigen Kutikula überzogene unbenetzbaare Haare tragen, stehen die zum *Stellaria*-Typus vereinigten benetzbaren Blätter (Taubblätter), deren Wimper-, Stern-, Köpfchen- und ähnlichen Haare als wasseraufnehmende Organe fungieren.

Zu den mit wasseraufsaugenden Trichomen versehenen Laubblättern gehören meist solche Pflanzen, deren oberseits keine Spaltöffnungen tragenden Blätter meist nur auf der Oberseite benetzbar (auf der unteren, mit Spaltöffnungen versehenen Seite jedoch von Wasser nicht benetzbar) sind.

Von dem *Gnaphalium*-Typus der mit reicher, wolliger, filziger und ähnlicher Behaarung versehenen Blätter unterscheidet sich der *Elaeagnus*-Typus durch die weiß- und ähnlich gefärbte Schuppen-, Stern- und Schildbehaarung und der *Rochea*-Typus, bei welchem die fleischigen, völlig entwickelten Blätter durch dicht aneinander schließende, panzerartige, sehr harte, verkieselte, stark aufgetriebene Blasenhaare der Oberhautzellen vor übermäßiger Verdunstung, Wärmeausstrahlung, Tierfraß etc. gut geschützt sind.

Ähnliches gilt auch von den wasserführenden, einen fast glasigen (später zur Trockenzeit) mehligem Überzug bildenden blasenförmigen und ähnlichen Haaren zahlreicher Chenopodiaceen und ähnlicher Pflanzen.

Es möge hier noch bemerkt werden, daß die biologische Bedeutung der verschieden gefärbten Wimperbehaarung am Blattrande und an der Mittelrippe zahlreicher tropischer Pflanzen, dann die ungemein große Form-, Gestalt- und Farben-Mannigfaltigkeit der Deck-, Büschel-, Borsten-, Stachelhaare etc. der kurz- oder langhaarigen Bedeckungen der Blätter zur Zeit noch weniger bekannt ist als die Biologie der Drüsenhaare und ähnlicher Haarbildungen des *Silene*- und *Drosera*-Typus etc.



## 37. Nutations- und Variationsblätter.

Die verschiedenen Nutations- und Variationskrümmungen der unvollständig und völlig entwickelten Laubblätter werden in verschiedenen Gattungen etc. ungleichartig, jedoch stets so ausgeführt, daß die meist sommergrünen und sehr zart gebauten Blätter durch ihre Bewegungsfähigkeit vor äußeren Schädlichkeiten, vor allem vor intensiver Beleuchtung, Wind, Schnee, Kälte, Tieren (Ameisen und ähnlichen) gut geschützt sind und eine Schutzlage einnehmen, welche in der Regel der im Knospenzustande eingenommenen Lage entspricht oder mit ihr völlig übereinstimmt.

Man unterscheidet: 1) durch den Wechsel von Licht und Dunkelheit hervorgerufene, nyktitropische (nyktinastische) Bewegungen, 2) heliotropische (dia- und paraheliotropische Krümmungen, durch welche die Nutations- und Variationsblätter in eine bestimmte Lage zum Gange der Lichtstrahlen versetzt werden, 3) autonome (spontane), unabhängig von äußeren Reizen erfolgende Bewegungen, 4) besondere zum Schutze gegen Tiere (zoo- und myrmekophobe), 5) vor Regen (ombrophobe), 6) Wind (anemophobe), 7) Kälte (psychrokline)<sup>1)</sup> oder Schnee (chionophobe) erfolgende Bewegungen der durch oder ohne äußere Einwirkungen bewegungsfähigen Nutations- und Variationsblätter, deren Reiz- und Lichtperzeption, Reizleitungsgeschwindigkeit etc. meist sehr ungleich groß ist.

In Betreff der mannigfaltigen Schlafstellungstypen der nyktitropischen Nutations- und Variationsblätter sei hier bloß erwähnt, daß die verschiedenen Schlafstellungen der meist vertikal aufwärts oder abwärts mit ihrer Spreite gestellten Laubblätter der meisten auf offenen Plätzen verbreiteten nyktitropischen Pflanzen als eine Schutzeinrichtung gegen nächtliche Abkühlung (Ausstrahlung der Wärme) und vor nächtlicher Betauung, seltener (bei einigen tropischen Pflanzen) auch zur Förderung der Verdunstung der Blattspreiten dienen.

Mehr über die habituellen Unterschiede der verschiedenen Schlafstellungen der nyktitropischen Blätter, die stufenweise fortschreitende Progressionen der ursprünglich einfachen Typen in der Entwicklung der Blattgelenke (Gelenkspolster) und der mehr oder weniger komplizierten Schlaf- (Nacht-) Stellungen der einfachen Blätter mit zusammenklappenden Blatthälften und der zusammengesetzten Blätter mit des Nachts herabhängenden und sich zusammenlegenden Blättchen etc. ist in Darwins, Stahls, Kerners und des Verfassers phyllobiologischen Arbeiten nachzulesen.

Neben den einfachen Schlafbewegungen der Land- und Wasserblätterform von *Limnophila heterophylla* und *Myriophyllum proserpinacoides*, deren am Tage von der Sproßachse abstehenden Blätter abends sich wieder erheben oder zusammenlegen und die Lage wie im Knospenzustand einnehmen, kommen bei einigen Hydropteriden und in verschiedenen mono- und dikotylen Familien bei zahlreichen Arten auch mehr oder weniger, bis sehr komplizierte Bewegungsformen vor.

<sup>1)</sup> Siehe z. B. Lidforß, Neue Beobachtungen über Psychroklinie. 1908.

So ist z. B. bei dem durch *Mimosa pudica* und ähnlichen repräsentierten *Mimosa*-Typus der Variationsblätter durch kombinierte Bewegungen der Blattstiele und Blättchen die Oberseite der in der Nachtstellung, infolge von mechanischen Erschütterungen etc. mit ihren Oberflächen sich paarweise deckenden Blättchen vor Wärmestrahlung, Regen, Tauansatz u. s. w. gut geschützt, und zwar verändern in der ersten biologischen Sektion des *Mimosa*-Typus, zu der einige *Mimosa*-, *Albizzia*- und *Pithecolobium*-Arten gehören, die Blattstiele der nyktitropischen Blätter ihre Stellung des Nachts (sie senken sich und nähern sich gegenseitig) und die Blättchen führen eine vollständige Schließbewegung aus.

In der zweiten biologischen Sektion des *Mimosa*-Typus besitzen jedoch die nyktitropischen Blätter bloß der Schlafbewegungen fähige Blättchen und unbewegliche Blattstiele.

In der dritten Gruppe (Sektion), zu welcher z. B. *Coronilla varia*, *Biserula pelicinus* u. a. gehören, bewegen sich die Blättchen nicht wie in der ersten Sektion gegen die Spitze, sondern nach der Basis des Blattstieles.

Ähnliches gilt auch vom *Robinia*-Typus der nyktitropischen Variationsblätter, welche in der ersten biologischen Gruppe in der Schlafstellung an den Stengel oder an den Blattstiel angedrückt werden, wobei nicht bloß die Blattspreite, sondern auch die Blattstiele (z. B. bei *Desmodium gyrans*) eine Schlafkrümmung ausführen.

In der zweiten Sektion dieses *Robinia*-Typus nähern sich die in der Nachtstellung senkrecht herabgekrümmten Blätter gegenseitig, bis sie sich mit ihren Rückenflächen decken.

In der dritten *Robinia*-Sektion erfolgt dann bloß eine Senkung der Blattspreite ohne (seltener mit) einer Zusammenschließung der Blatthälften längs der Mittelrippe.

Auch im *Theobroma*- oder *Sida*-Typus der einfacher Schlafbewegungen fähigen Blätter sind in einer Gruppe alle Pflanzenarten mit des Nachts sich herabkrümmenden Blattspreiten und in einer zweiten Gruppe diejenigen Spezies vereinigt, deren Laubblätter sich des Nachts erheben und wie die sich aufwärtskrümmenden Blattstiele den Stengel berühren oder ihm, resp. den sie tragenden Zweigen sich nähern.

Während bei dem *Pultanea*-Typus wie im *Sida*-Typus bloß die einfachen Deckungsbewegungen der des Nachts sich schützenden Blätter erfolgen, führen die zum *Trifolium*-, *Adenanthera*-, *Phyllanthus*- und *Marsilea*-Typus gehörigen nyktitropischen Blätter, wenn sie in die Nachtstellung übergehen, noch besondere Torsionen aus.

Bei den meisten Pflanzen mit auffallend nyktitropischen und reizbaren Laubblättern werden die Schlaf- und Reizbewegungen durch besondere Bewegungsgelenke (Polster) vermittelt, welche den an den Lianenblättern der Schlingpflanzen und ähnlichen entwickelten gelenkartigen Anschwellungen morphologisch oft sehr ähnlich sind.

Bei den vom Verfasser zum *Dionaea*-Typus vereinigten, ± auffallende Bewegungen ausführenden Blättern fehlen jedoch

diese gelenkartigen Bildungen der Blattstiele und die Mechanik der Schlaf- und Reizbewegungen dieser, mit besonderen reizempfangenden Fühlborsten oder Fühlhaaren ausgezeichneten Blätter beruht auf anderen Prinzipien, als bei den meisten schlafenden und reizbaren Blättern mit oder ohne Gelenkpolster.

### 38. Myrmokophobe und zoophobe (mikrozoophobe) Blätter.

Die zum *Galium*-Typus gehörigen myrmokophoben Blätter (Laub- und Involucralblätter) sind besonderer, zum Schutze der Pflanze (der Blüten etc.) vor schädlichen Ameisen und ähnlichen Insekten dienenden Bewegungen fähig und stimmen so mit den besondere zoo- und myrmokophobe Krümmungen ausführenden Kelch-, Deck- und Hüllblättern (auch den Brakteen und Kronenblättern) überein.

Die myrmokophob herab- oder zurückgekrümmten, zum *Galium*-Typus vereinigten Blätter sind oft stachelspitzig und mit widerhakigen Borsten etc. versehen oder dicht behaart.

Einen besonderen Typus (*Dipsacus*-Typus) stellen weiter die zur Aufnahme des atmosphärischen Wassers versehenen, becken-, schild-, schalen-, schüssel-, trichterförmigen u. ä. Blätter dar, welche in ihren Blattvertiefungen (Blattscheiden etc.) Regen- oder Tauwasser ansammeln, in welchem sich oft Ameisen- u. ä. Leichname oder Reste und Zerfallprodukte verschiedener verwester kleiner Insekten u. ä. vorfinden.

Auch die sog. Urnenblätter, die zur Regenzeit mit Wasser gefüllt sind und nach Treub, Karsten, Haberlandt, Pearson u. A. wie die Schlauchblätter einiger *Dischidia*-Arten zur Regenwasseransammlung dienen und zum Tierverdauen und Absorption von Stickstoffverbindungen nicht organisiert sind, gehören hierher.

### 39. *Carduus*-Typus der Distelblätter mit sechs Subtypen.

Bei zahlreichen xerophilen Pflanzen sind die Blätter nicht bloß gegen eine weitgehende Transpiration, sondern auch vor Tierfraß auf mannigfaltige Art geschützt.

So sind die sommer- und immergrünen Blätter vor Raupen, Schnecken, Käfern, Weidetieren u. ä. bald durch dornige Zähne am Rande oder Blattzahnstachel (1. *Mahonia*-Typus), bald durch harte, stechende Blattspitzen (2. *Juncus*-Typus), bald durch dornig oder stachelig endigende Haupt- und Nebenstiele der gefiederten Blätter (3. *Astragalus*-Typus), bald durch an der Mittelrippe und den Seitennerven meist nur an der Unterseite, dann an den Haupt- und Nebenstielen sitzende, mehr oder weniger lange, gerade oder gekrümmte Stachel und dornartige Gebilde (4. *Caesalpinia*- und *Pandanus*-Typus) geschützt. Bald sind die Blätter durch zahlreiche, an den Blattabschnitten, Zipfeln, Lappen, am Stiel und Spreite etc. vorkommende, stachel- und borstenartige Bildungen, spitze Zähne, nadel- oder dornartige Auswüchse am Blattrande, an der Blattspitze, am Blattstiele etc. bewaffnet (5. *Carduus*-

Typus), bald mit widerhakigen Stacheln,  $\pm$  langen und starken Dornen an der peitschenförmig endigenden Rhachis der Fiederblätter (6. *Rotang*-Typus) bewehrt.

Wie bei den Schattenblättern, Lederblättern u. ä., so gibt es auch bei den Distelblättern einfache oder mehrfach kombinierte Formen, der bewehrten, zoophoben Blätter, sowie Übergänge zum *Echium*-Typus der Rauhblätter oder *Bromelia*-Typus der Sägeblätter u. a.

Bemerkenswert sind noch die am Rande stachelspitzigen, schild- oder nierenförmigen u. ä. Luftblätter zahlreicher *Tropaeolum*-Arten und die unterseits mit Stacheln bewaffneten Wasserblätter einiger Nymphaeaceen.

Auch die zu Dornen metamorphosierten Blätter oder Blattteile, dann dornige Phyllocladien etc. kommen bei zahlreichen zoophoben, gegen Tierfraß geschützten oder bewehrten Pflanzen (Stachelpflanzen) vor.

#### 40. *Carex*- und *Bromelia*-Typus der Sägeblätter.

Zum *Carex*-Typus gehören alle an der Oberfläche mit Kieselsäure imprägnierten, mehr oder weniger rauhen, steifen, scharfen und schneidigen Blätter, welche am Rande und am Stiele scharf gesägt, stachelig, rauh und mit kurzen Stacheln, Widerhäkchen, Kletter- oder Ankerhaaren u. ä. bewaffnet sind.

Den zweiten Typus (*Bromelia*-Typus) der zoophoben Sägeblätter bilden die am Rande und am Kiele mit scharfen, dornartigen Randzähnen bewehrten, bei vielen Arten mit merkwürdiger (gesetzmäßiger) Regelmäßigkeit am apikalen Teile meist vorwärts, am basalen Teile jedoch rückwärts u. ä. dorniggezähnten, an der Blattspitze oft in einen langen und starken Stachel oder Dorn auslaufenden Blätter.

#### 41. *Echium*-Typus der Rauhblätter.

Zu diesem Typus der zoophoben Laubblätter gehören zahlreiche *Echium*-Arten und andere rauhblättrige Boraginaceen (Asperifoliaceen), Compositen, Dipsaceen und ähnliche, deren Blätter auf beiden Seiten gleich oder bloß auf einer Seite mit kurzen oder  $\pm$  langen, derben, steifen, spitzigen, weiß, gelblich bis braun und ähnlich gefärbten Stachel-, Feil- oder Borstenhaaren (Stech- oder Feilborsten), Widerhäkchen und ähnlichen, rauhen Haarbildungen u. s. w. bedeckt sind, durch welche Behaarung sie ähnlich wie die mit Brennhaaren oder Brennborsten versehenen Brennblätter gegen Tierfraß etc. gut geschützt sind.

#### 42. Brennblätter-Typus.

Der durch einige *Urtica*-Arten repräsentierte Typus der Brennblätter ist durch die mit spröden, durch Kieselsäure oder kohlen-sauren Kalk inkrustierten Wänden, brennenden (giftigen)

Säften und leicht abbrechbare Haarspitze versehenen Brennhaare oder Brennborsten, seltener auch durch Stachel- und Widerhakenhaare und ähnliche charakterisiert, welche die meist saftigen und zarten, einfachen oder geteilten, kurz- oder langgestielten Brennblätter, wie die in den Blattzellen enthaltenen Cystolithen etc., an ihrem, dem Angriffe pflanzenfressender Tiere stark ausgesetzten Standorten gut schützen.

Außerdem sind diese gegen Tierfraß mehr oder weniger geschützten Blätter auch mit verschiedenen Einrichtungen zur Regulierung der Verdunstung, gegen Wind, Regen etc. versehen.

43. *Colchicum*-Typus der giftigen (chemozophoben) Blätter,

44. *Thymus*-Typus der ätherischen Öle,

45. *Laurus*-Typus der Schleimzellen etc. enthaltenden Blätter.

Zu den nicht durch äußere, mechanische, sondern durch innere, chemische Schutzmittel gegen die Angriffe verschiedener pflanzenfressenden Tiere geschützten Laubblättern gehören: 1. die durch *Colchicum*-Arten repräsentierten Blätter, welche giftig wirkende Stoffe (Alkaloide, Bitterstoffe) und ähnliche enthalten; 2. die mit ätherischen Ölen in den Ölzellen oder Öldrüsen des Parenchymgewebes versehenen Blätter, welche wie die *Thymus*-Blätter durch besonderen Geruch im trockenen Zustande etc. sich auszeichnen; 3. dann die mit Schleimzellen oder Schleimgängen, Harz und ähnliche Sekrete im Hautgewebe, Hypoderm oder Mesophyll enthaltenden Behältern etc. versehenen, an der ganzen Fläche der nur am Rande drüsig-punktieren Blätter der *Laurus*-Arten und ähnlicher.

46. *Hypericum*-Typus der (drüsig durchsichtig oder undurchsichtig) punktierten Blätter,

47. *Elatostema*-Typus der mit Cystolithen und ähnlichen Kristalldrüsen versehenen Blätter,

48. *Euphorbia*-Typus der Milchsaft führenden, chemozophoben Blätter.

Neben den in der oder im Parenchym etc. öl-, harz- oder schleimführende, schizogene oder lysigene Sekretbehälter etc. enthaltenden Laubblättern gehören zu den Typen der chemozophoben Blätter auch die drüsig (durchsichtig oder undurchsichtig, schwarz u. a.) punktierten Laubblätter des *Hypericum*-Typus, dann die im subepidermalen Blattgewebe, im Mesophyll u. v. a. Cystolithen, Raphiden, Sphäriten, Doppelcystolithen, Kristallaggregate, Kristallsand, Kristalldrüsen oder Kalziumoxalat- etc. Nadeln und ähnliches führenden Blätter des *Elatostema*-Typus sowie alle zum *Euphorbia*-Typus vereinigten Blätter, welche verzweigte oder unverzweigte Milchsafttröhren oder Milchzellen enthalten.

i) **Myrmekophile, microzoophile und carnivore Blätter mit Subtypen der algo-, microzoo- und myrmekodomen oder myrmekobromen Blätter.**

49. *Prunus*-Typus der Nektarblätter mit vier Subtypen.

Im Gegensatze zu den adversen Anpassungen der zoophoben Laubblätter stehen die verschiedenen konversen und symbiotischen Schutzrichtungen der mikrozoophilen (myrmekophilen und ähnlichen) und der insektivoren (karnivoren) Blätter zahlreicher Landpflanzen und einiger Hydrophyten.

Während die im Vorhergehenden angeführten zoophoben Typen durch verschiedene mechanische und chemische Schutzmittel vor Tierfraß  $\pm$  gut geschützt sind, werden die Nektar absondernden, resp. mit besonderen extranuptialen, den Ameisen leicht zugänglichen Nektardrüsen, kleinen, süße Säfte absondernden Grübchen (Nektarien) auf der Blattunterseite, am Blattrande, Blattstiele oder an den Nebenblättern ausgestatteten Laubblätter fleißig von Ameisen und ähnlichen besucht, welche diese myrmekophilen Blätter gegen die nachteiligen Angriffe anderer Insekten etc. derartig zu schützen imstande sind, daß man in einigen tropischen und ähnlichen Ländern verschiedene mit Nektarblättern versehene nützliche Pflanzen künstlich unter dem Schutze der Ameisen kultiviert.

Zu diesem sehr polymorphen Typus der Nektarblätter gehören nachfolgende vier Hauptformen oder Subtypen: 1. *Croton*-Form der bloß am Blattstiele oder an der Basis der Blattspreite mit einem median liegenden oder zwei bis mehreren lateral liegenden, meist napfförmigen Nektarien versehenen Blättern; 2. *Chrysobalanus*-Form der meist nur an der Unterseite, seltener auch an der Oberseite mit zerstreuten oder bloß an den Nervenwinkeln an dem Mittelnerv liegenden extrafloralen Nektarien ausgestatteten Blättern; 3. normale *Prunus*-Form mit extranuptialen Nektarien auch am Blattrande der drüsig gezähnten, gekerbten oder gesägten Blätter; 4. *Cassia*-Form der bald nur am Grunde des Blattstieles bald nur zwischen den unteren Blattjochen der meist paarig (auch unpaarig) gefiederten Blätter mit meist paarigen, sitzenden oder kurzgestielten oder in grubigen Vertiefungen liegenden, warzen-, teller- oder schüsselförmigen Nektarien.

50. *Silene*-Typus der Schleim oder saure Sekrete u. ä. absondernden Drüsenblätter.

Zu diesem mehr zoophilen als zoophoben Typus der drüsenhaarigen *Silene*-Arten u. ä. gehören alle mit ein- oder mehrzelligen, birn-, becher-, herz-, ei-, kugel-, schild-, kopf- etc. artigen apikalen klebrig-weichen Schleim oder saure Exkrete absondernden Drüsen (Köpfchen- oder Drüsenhaaren und Drüsenzotten u. ä.) versehenen Blätter, welche dem *Escallonia*-Typus der lackierten Blätter am nächsten stehen, von den die Pflanzen besuchenden Insekten u. ä. jedoch teils aufgesucht, teils auch gemieden werden.

Während die Drüsenblätter des *Silene*-Typus zu den biversal, zoophil und zoophob angepaßten Laubblättern gehören, sind die lackierten Blätter des *Escallonia*-Typus nicht zur Anlockung, sondern zum Abschrecken schädlicher Insekten u. ä. nur advers zoophob angepaßt.

51. *Drosera*-, *Dionaea*-, *Pinguicula*-, *Utricularia*-, *Nepenthes*-, *Sarracenia*- und *Primula*-Typus der insektenfangenden und meist auch carni- und insektivoren Blätter.

Den ersten Typus (*Drosera*-, *Dionaea*- und *Pinguicula*-Typus) der carni- und insektivoren, durch besondere Bewegungen ausgezeichneten, beim Tierfange sich zusammenschließenden (*Drosera*) oder zusammenklappenden (*Dionaea*), bei *Pinguicula* ein- und ausrollenden Blattspreiten der insektivoren Blätter bilden die zum Insektenfange etc höchstorganisierten sog. Carnivorophyten, deren Laubblätter durch besondere Schleim etc. absondernde, klebrige Drüsen, Lock- und Fühlhaare, Fühlerpapillen oder Fühlborsten und Fühltüpfel versehen sind und deren besondere Bewegungen ausführende Tentakeln, Wimpern u. ä. aus ihren Kopf- oder Digestionsdrüsen besondere, auch eiweißartige Substanzen verdauende Flüssigkeiten absondern.

Die zum Tierfange und Verdauen kleiner Tierchen dienenden kugel- oder eiförmigen u. ä. Schläuche der *Utricularia*-Wasserblätter, z. B. von *Utricularia Graffiana*, *U. minor* u. a., welche die zweite Form (*Utricularia*-Typus) der Carnivorophytenblätter bilden, sind so gebaut, daß den in den Schlauchblättern eingefangenen Tieren durch eine mit schleimabsondernden Haaren versehene Klappe an der Eingangsöffnung der Rückweg verschlossen ist, und daß die durch Verwesung der gefangenen Tiere entstandenen Produkte durch die als Saugorgan fungierenden Papillen an der Innenfläche der Schläuche aufgenommen werden können.

Als eine dritte Form sind die bloß insektenfangenden, aber nicht insektenfressenden oder carni- und insektivoren Blätter des *Nepenthes*- und *Sarracenia*-Typus anzusehen, zu welchem Typus die durch ihre kannen-, trichter-, urnen-, krug- oder blasenartigen, mit Drüsen und Borsten zum Tierfange ausgerüsteten Blattstiele oder Blattspreiten ausgezeichneten Blätter zahlreicher Sarraceniaceen, Nepenthaceen, Cephalotaceen und einiger Asclepiadaceen gehören.

Zuletzt möge hier der *Primula*-Typus der zum Tierfange angepaßten Blätter angeführt werden, mit der Bemerkung, daß die Drüsenhaare einiger *Primula*-Arten auch zum Tier-(Insekten-)Fange und zum Verdauen organischer Substanzen dienen, oder wie bei *Primula mollis*, *obconica* u. a. wenigstens giftige, hautreizende Sekrete (Hautgifte) absondern.

52. *Dipsacus*- und *Aechmea*-Typus der Becken- und Cisternenblätter, *Lathraea*-Typus der zoodomen Schuppenblätter.

Von mikrozoophilen Blättern, welche nicht mit zur Anlockung von Tieren, zum Tierfange und Tierverdauen sowie zur Absorption

von Stickstoffverbindungen, sondern lediglich zur Aufnahme des atmosphärischen Wassers dienenden Vorrichtungen versehen sind, mögen hier bloß der *Dipsacus*-Typus der becken- und schüsselartigen und ähnlichen Blätter, Blattscheiden, Brakteen etc., dann der *Aechmea*-Typus der krug-, zisternenartigen und ähnlichen Blattbildungen angeführt werden.

Auch die schuppenförmigen, mit besonderen, oft mit Schilddrüsen bedeckten Hohlräumen und Aussackungen zur Wasseraufnahme oder Tierbeherbergung versehenen, den *Lathraea*-Typus bildenden Blätter einiger halbschmarotzenden oder rein parasitischen Pflanzen verdienen hier einer kurzen Erwähnung.

53. *Myrmedone*-, *Scaphopetalum*- und *Cecropia*-Typus der myrmekodomen und myrmekobromen Blätter, dann *Axolla*- und *Pleuroxia*-Form der zoodomen u. ä. Blätter.

Von hohem biologischen Interesse sind folgende myrmekophile Anpassungsformen<sup>1)</sup> der sogenannten Ameisenpflanzen (Myrmekophyten), welche teils zu den myrmekodomen, den Ameisen Wohnungen bietenden, teils zu den myrmekobromen, den Ameisen Nahrung liefernden oder zugleich myrmekodomen und myrmekobromen Pflanzen gehören.

1. *Myrmedone*- und *Scaphopetalum*-Typus der myrmekodomen, von Ameisen bewohnten Blätter, welche an der Blattspreite (Spreitenbasis), am Medianus und am Blattstiele oder an den Nebenblättern den Schutzameisen Wohnräume (merkwürdig eingerichtete Höhlungen etc.) bieten.

2. *Cecropia*-Typus der myrmekobromen, den Ameisen nahrhafte, eiweißhaltige, glas- oder perlenartige Zellgruppen (sog. Perldrüsen, Ameisenbrötchen, Müller'sche und Belt'sche Körperchen) liefernden Blätter, welche an der Rückseite ihrer Blattstielbasis etc. in einem eigentümlichen Gewebe die Ameisenbrötchen erzeugen.

Zu den zoodomen Blatttypen der Kryptogamen gehört neben dem *Axolla*-Typus der unter den Bryophyten häufig verbreitete *Pleuroxia*-Typus der schlauch- und sackartigen Blättchen, welche oft von kleinen Tierchen bewohnt sind und nicht selten auch zur Aufspeicherung des Regen- und Tauwassers dienen.

### k) Bei den Epiphyten, Saprophyten und Parasiten entwickelte Blattformen.

Wie bekannt, besteht auch bei den an epiphytische, saprophytische und parasitische Lebensweise angepaßten Pflanzen ein kausaler Nexus zwischen der äußeren Form, der Struktur der Laubblätter und zwischen der auto- oder allotrophen Lebensweise der teils chlorophyllgrünen, teils chlorophyllfreien u. ä. frei aufrecht wachsenden oder kletternden, aërophytischen, seltener pilzförmigen und

<sup>1)</sup> Die Existenz und Nützlichkeit der Myrmekophilie bei den Pflanzen ist in neuerer Zeit durch Fiebrig's u. A. Untersuchungen fraglich geworden.



terrestrischen oder subterrestrischen, mit normal entwickelten oder nur mit kleinen schuppenförmigen Blättern versehenen, bis völlig blattlosen Epiphyten, Saprophyten und Parasiten (Proto-, Hemi-, Nest- und Zisternen-Epiphyten; Holo- und Hemi-Saprophyten; Holo- und Hemi-Parasiten).

Von den mannigfaltigen, durch ungleiche Lebensweise bedingten, besonderen Formen (Typen und Subtypen) der Epiphyten, Saprophyten und Parasiten seien hier beispielsweise bloß folgende erwähnt: die Becher-, Fang-, Haft-, Haken-, Löffel-, Mantel-, Muschel-, Nischen-, Schild-, Schlauch-, Schuppen-, Schüssel-, Urnen-, Wasser-, Zisternenblätter u. ä. der Epiphyten und Saprophyten; die schmutziggrün, gelblich u. ä. gefärbten, mit wohlentwickelter lederartiger Blattspreite versehenen Parasitenblätter des *Viscum*-Typus und die meist zu  $\pm$  kleinen gelblichen, gelbgrünen, rötlichen, braunen, braungelben und ähnlich gefärbten, chlorophyllarmen oder chlorophyllfreien, oft mehr oder weniger fleischigen oder häutigen,  $\pm$  aufwärts gerichteten oder dem Stamme angedrückten, nicht selten fast oder ganz spaltöffnungslosen,  $\pm$  schmalen oder breiten, kahlen oder behaarten etc. Schuppen reduzierten Laubblätter des durch *Orobanche*-Arten repräsentierten Typus der Schmarotzer u. ä., endlich auch der durch *Monotropa*-Arten vertretene Typus der epi- und saprophytischen Schuppenblätter. (Auf die abnormalen, teratologischen u. ä. Blattformen der Epiphyten u. a. kann hier nicht näher eingegangen werden.)

Am Schlusse dieser kurzgefaßten Übersicht aller, dem Verf. näher bekannten, biologischen Haupttypen der normalen Laubblätter sei noch bemerkt, daß wie die Entwicklung der im Vorhergehenden angeführten biologischen Blatttypen, so auch die Ausbildung der als Stützorgane fungierenden, meist senkrecht nach unten gerichteten, mit ihren Blattstielen dem Substrat fest anliegenden und auch im anatomischen Bau von den normalen, nach oben gerichteten Laubblättern sich unterscheidenden Blätter, sog. Stützblätter, einiger *Geranium*-, *Stellaria*-Arten u. ä., dann der verschiedenen Typen der Rankenblätter oder Blattranken, sowie der zu Dornen, Nektarien, Ranken etc. metamorphosierten, die Rolle der Wurzel, Stütz-, Schling-, Kletter-, Schutzorgane u. ä. übernehmenden Laubblätter, resp. deren Teile, der unter ungünstigen klimatischen u. a. Bedingungen zustande kommenden gehemmten und atavistischen Formen und Mißbildungen (Deformationen) der Blätter, der verschiedenen Domatien-, Cecidien-, Ascidien- und ähnlicher Bildungen und Anpassungen der Laubblätter an die sie bewohnenden Tierarten durch Bildung besonderer Taschen, Beutel, Tüten, Grübchen, sowie aller anderen mit aktiver Hypertrophie (resp. Hyperplasie) verbundenen Neubildungen etc. bloß auf Grund der Transmutationstheorie leicht erklärt werden kann.

## Dritter Teil.

### Übersicht der biologischen Typen der Keim- und Mittelblätter.

Was die Schutzeinrichtungen der jungen Laubblätter (Mittelblätter), der Keimblätter und der Blattknospen betrifft, so sei hier zunächst bemerkt, daß der Schutz der jungen, aus oberirdischen oder unterirdischen Knospen hervorgehenden Blätter (Mittelblätter) und der ersten Blätter der Keimpflanzen (der Keimblätter oder Kotyledonen) auf sehr mannigfaltige Art erfolgt.

Doch sind die verschiedenen Schutzmittel. resp. Anpassungen der Keimblätter und Mittelblätter an klimatische und edaphische Verhältnisse etc. meist einfacher und nie so hochgradig kombiniert ausgebildet, wie an den völlig ausgewachsenen Laubblättern der Siphonogamen.

Es lassen sich jedoch schon an den Keimblättern einiger Pflanzen wie an den jungen Mittelblättern primitive Vorrichtungen zum Schutze gegen übermäßige Verdunstung, intensive Insolation, hohe Wärme- und Kältegrade etc. nachweisen.

So bilden die laubähnlichen,  $\pm$  breiten, saftigen oder trockenhäutigen,  $\pm$  stark gerunzelten, gefalteten, eingerollten, herabgekrümmten, zusammengeklappten etc. Keimblätter, welche oft auch durch mannigfaltige Haarbildungen (Drüsen-, Deck-, Rauh-, Brennhaare etc.), Nutationen, resp. embryotropische Krümmungen, durch welche Bewegungen die Keimblätter sich selbst und die zwischen ihnen geborgenen Sproßblätter vor Wärmeverlust etc. schützen<sup>1)</sup>, dann durch verschiedene Sekretionsbehälter, Kristallbildungen von oxalsaurem Kalk, wachs-, firnis- oder mehlarartige Überzüge, Anthokyanbildung etc. charakterisiert sind, gewissermaßen die Vorstufen der einzelnen, im zweiten Teile dieses Werkchens beschriebenen, biologischen Typen der völlig entwickelten Laubblätter.

Am wenigsten sind an den Keimblättern und an jungen Laubblättern die verschiedenen Wind-, Regen- und die zoophoben und zoophilen Blattcharaktere entwickelt oder sie fehlen vollständig; außerdem kommt es an diesen Blättern, so lange sie jung sind, auch nie zu einer sehr schnellen und frühzeitigen Ausbildung der Rhabdiden wie in jungen Laubblättern vieler Monokotylen u. ä. und zu einer starken Kutikularisierung der Oberhaut, wie z. B. an vollkommen ausgewachsenen Blättern (Lederblättern).

Dafür treten aber an jungen Mittelblättern öfters folgende besondere Vorrichtungen auf: 1. die sogenannte Vorläuferspitze, welche bei den Monokotylen mit konvallariaartig eingerollten jungen Blättern oft die biologische Bedeutung eines Abschlußkörpers haben

<sup>1)</sup> Zu den embryotropischen Krümmungen gehören auch die verschiedenartigen Orientierungen der jüngsten Anlagen der Kotyledonen, resp. der Embryonen in allen Stadien ihrer Entwicklung.

(bei den meisten Pflanzenblättern mit  $\pm$  gekrümmter und langer Vorläuferspitze dient diese Spitze später an völlig entwickelten Blättern auch als Träufelspitze oder als Wasserspeicherungsorgan); 2. die häutigen flügelartigen Verbreitungen und knorpeligen Verdickungen des Randes; 3. die  $\pm$  langen, wimperartigen, weiß, rot, violett u. ä. gefärbten, oft Anthokyan enthaltenden Trichome und seidige, wollige u. ä., nicht gegen die Angriffe der Tiere dienende, meist bald vergehende Haarbekleidungen der jungen Blätter.

Was die stärkere Widerstandsfähigkeit der Mittelblätter gegen wiederholte stärkere Temperaturveränderungen, Verletzungen etc. betrifft, so sind diese Eigenschaften wie die merkwürdigen embryotropischen Krümmungen der Keimblätter etc. als latente, erbliche Anlagen zu erklären, welche bei verschiedenen Arten den veränderten Lebensverhältnissen entsprechend modifiziert werden.

Mehr über die erblichen spontanen (autonomen) embryotropischen Nutationen der Keimblätter, sowie über die verschiedenen biologischen Typen dieser Blätter etc. ist in Haberlandts, Lubbock's, Neubert's, Winkler's, des Verfassers u. a. Publikationen über die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanzen u. ä. nachzulesen.

In der „Phyllobiologie“ des Verfassers und in den Nachträgen zu diesem Werke (1903) sind auch zahlreiche Beispiele und nähere Beschreibungen folgender zwölf biologischen Haupttypen der aus unter- und oberirdischen Knospen stammenden jungen Laubblätter enthalten.

1. *Aspidium*- und *Drosera*-Typus der an ihrer Spitze uhrfederartig (spiralig) eingerollten jungen Blätter; 2. *Convallaria*-Typus der tütenförmig zusammengerollten jungen Blätter; 3. *Palmen*-Typus der fächerig zusammengefalteten jungen Blätter; 4. *Peltiphyllum*-Typus der die Erdoberfläche nicht mit der Spitze, sondern mit dem konvexen, knie-, haken-, bogenförmig und ähnlich gekrümmten Endteile der jungen Blätter durchbrechenden Mittelblätter; 5. *Aralia*-Typus der aus oberirdischen Knospen sich entfaltenden, eine bogen- oder hakenförmige Herabkrümmung ausführenden jungen Blätter; 6. *Hydrophyllum*-Typus der aus unterirdischen Knospen mit herabgekrümmtem Gipfel der Blattspindel emporwachsenden jungen Blätter; 7. *Eranthis*- und *Podophyllum*-Typus der mit einer fast hornartigen, stark hervorgewölbten Blattstielspitze versehenen jungen Blätter, deren zurückgeschlagene und gefaltete Spreite sich nach und nach sonnenschirmartig öffnet; 8. *Asarum*-Typus der längs der Mittelrippe zusammengeklappten, ihre Oberseite deckenden jungen Blätter, welche mit ihrer kiel- oder keilförmigen, emporgerichteten Spitze die Erde durchbrechen; 9. *Prunus*-Typen der mit ihren Blatthälften buchartig zusammengeklappten jungen Blätter; 10. *Asclepias*-Typus der mit ihrer ganzen Fläche in den zumeist kegelförmigen oberirdischen (selten unterirdischen) Knospen aneinandergedrückten, sich gegenseitig klappig oder paarweise deckenden jungen Blätter, welche mit ihrer Spitze vertikal aufwärts wachsen; 11. *Polygonum*- und *Rhododendron*-Typus der nach der Rück- oder Unterseite (auswärts)  $\pm$  stark eingerollten jungen Blätter; 11. *Daphne*-

Typus der am Rande nach der Oberseite (einwärts) eingerollten jungen Blätter.

Es möge hier noch erwähnt werden, daß in einer und derselben Gattung nicht selten verschiedene biologische Typen der jungen Blätter oder deren Kombination zur Ausbildung gelangten, und daß es zwischen einzelnen biologischen Typen der Mittelblätter und der Keimblätter auch Übergänge gibt.

Ähnliches gilt auch von den verschiedenen biologischen Typen der Blattknospen, in welchen die eingebetteten Blätter auf ungleiche Art durch Runzelung, Faltung, Einrollung etc. der Blattflächen, firnisartige Überzüge, Haarbekleidung u. s. w. der bei der Entfaltung der Knospe sich trennenden oder abfallenden Deck- oder Knospenschuppen etc. gegen schädliche äußere Einflüsse geschützt sind.

Bei überwinternden Blattknospen, deren Form und Größe, Anordnung und Ausbidung der sie umhüllenden Schuppen, Nebenblätter, seltener auch der vertrockneten Endblätter, bei verschiedenen Siphonogamen und ähnlichen sehr differiert, sind die Knospen etc. im Winterschlaf meist durch kombinierte mechanische und ähnliche Schutzeinrichtungen geschützt, und zwar bei den Xerophyten meist auf eine andere Art, als bei den Hygrophyten, bei den Landpflanzen anders, als bei den Sumpf- und Wasserpflanzen.

## Vierter Teil.

### Zusammenfassung und Schlußbemerkungen.

Aus den bisherigen Untersuchungen über die biologischen Typen der Laubblätter und über die Wechselbeziehungen, welche zwischen den morphologischen und biologischen Eigenschaften dieser für das Leben der Pflanzen hochwichtigen Assimilations- und Transpirationsorgane herrschen, geht hervor, daß die Laubblätter bei jeder Art der Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen im äußeren und inneren Bau mit den auf sie einwirkenden äußeren Faktoren, vor allem mit den klimatischen Einflüssen, der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens, den Feuchtigkeitsverhältnissen etc. stets gut harmonieren, und daß bei den meisten oder allen Pflanzenarten die Tendenz vorwaltet, den Bau etc. der Laubblätter bei größtmöglicher Leistungsfähigkeit mit möglichst geringer Kraft- und Stoffaufopferung oder ökonomisch zu modifizieren.

Daß bei verschiedenen, oft nahe miteinander verwandten Arten und Gattungen der mit Wasser-, Sumpf- und Luftblättern versehenen Siphonogamen und höheren Sporophyten etc. nicht selten in Form und Bau sehr ungleich entwickelte und zu verschiedenen phyllobiologischen Typen gehörige Laubblätter vorkommen, während bei weit voneinander stehenden Arten aus verschiedenen Gattungen oft  $\pm$  gleichförmige und zu einem und demselben ökologischen Typus

gehörende Blätter sich ausgebildet haben, kann durch direkte Spezialanpassungen an die Umgebung, an bestimmte klimatische, edaphische und ähnliche Einflüsse, sowie durch erbliche, spezifische Anlagen und individuelle Variation, welche aus wenig bekannten inneren (zum Teil phytopsychischen) Ursachen Veränderungen im Wesen, in der Organisation und in der Gestalt der Laubblätter hervorrufen können, erklärt werden.

In stetem Kampf mit der sie umgebenden organischen und anorganischen Natur haben sich die Laubblätter, wie die Blüten, Wurzeln und andere Pflanzenorgane durch Zusammenwirken von Auto- und Mechanomorphose, Photo-, Bary- und Hydromorphose, sowie durch die verschiedenen, bei der Ausbildung einzelner Pflanzenarten mit größerer oder geringerer Energie tätig gewesenen äußeren Faktoren nach und nach weiter entwickelt, indem sich an diesen in erster Reihe der Assimilation und Transpiration dienenden Organen durch die bei der Auslese wirksam gewesenen äußeren (chemischen und physikalischen) Einflüsse äußerst mannigfaltige adverse, konverse oder biversale phyllobiologische Anpassungen, welche stets in direktem Verhältnisse mit den äußeren, die formative Reizung verursachenden Faktoren stehen, entwickelt haben.

Da hier jedoch auf die verschiedenen äußeren und inneren Faktoren (Kräfte etc.), welche bei diesen Anpassungen etc. wirken und das notwendige stets vielfach übersteigen, nicht eingegangen werden kann, so möge nur noch bemerkt werden, daß auf Grund der Deszendenztheorie angenommen werden kann, daß die einfachen, ungeteilten, ganzrandigen, stiellosen, mit einem medianen Gefäßbündel oder mit getrenntläufiger Nervatur und frei endigenden Nerven versehenen, von der zygomorphen Lamellenform nicht oder wenig abweichenden, einjährigen oder sommergrünen, nicht bewehrten und nicht durch verschiedene Vorrichtungen gegen Wind, Kälte, übermäßige Beleuchtung und Verdunstung etc. geschützten, und die nicht jährlich abfallenden symmetrischen Blattformen mit isolateralem Bau die ursprünglichen phyllogenetisch älteren (primären); die zusammengesetzten, geteilten, gelappten, langgestielten, mit parallelnerviger oder sich verzweigter und anatomosierender Nervatur ausgestatteten, mehrjährigen oder immergrünen, behaarten oder schülferigen, mannigfaltig bewehrten, perforierten, zerschlitzen, fächer- oder fiederförmigen, durch verschiedene Trocken-, Kälte- und ähnliche Schutzvorrichtungen versehenen, bilateralen, dorsiventralen und asymmetrischen Laubblätter, die durch allmähliche phyletische Variation und direkte progressive Anpassung (Selbstregulierung), durch Vererbung in zahlreichen Generationen fixierten, an sterilen Pflanzen jedoch öfters in höherem Grade abweichenden, die abgeleiteten (phyllogenetisch jüngeren, sekundären) Formen der Laubblätter darstellen.

Durch regressive Phylogenie und infolge von Verkümmern oder durch Latentwerden vorhandener Eigenschaften sind wieder die kleinen, schuppenartigen, chlorophyllarmen Blätter der Epiphyten, Saprophyten und Parasiten sowie die Phyllocladien und Phyllocladien

der aphyllen Xerophyten und ähnliche Bildungen entstanden, welche oft habituell den normal entwickelten Blättern ähnlich sind.

Die Weiterentwicklung der einfachen, primitiven, auf einer niedrigen phyllobiologischen Stufe stehenden Blattformen der Bryophyten, Pteridophyten und ähnlichen foliosen Asiphonogamen erfolgte, wie man an den ältesten fossilen Pflanzen nachweisen kann, schon in älteren geologischen Perioden und ging, den großen Umwandlungen, resp. dem wiederholten Wechsel der Existenzbedingungen auf der Erdoberfläche, entsprechend, in mehreren Reihen und verschiedenen Richtungen divergierend vor sich, und zwar nicht in allen Familien und Gattungen gleich, sondern nur bei den polymorphen Pflanzen, welchen größere Mutationsfähigkeit inne wohnte, energischer, so z. B. bei vielen Pteridophyten und Anthophyten mit höchst organisierten, doppelt gefiederten, zusammengesetzten und ähnlichen, mit verschiedenen mannigfaltig kombinierten Schutzeinrichtungen versehenen Blattformen der Aëro-, Helo- und Hydrophyten.

Der fortschreitenden Entwicklung der biologischen Blatttypen entsprechend sind die höher und höchst entwickelten und vielfach kombinierten ökologischen Blattformen der Wind-, Regen-, Lianen-, Nektar-, Schattenblätter u. ä. größtenteils erst in den letzten geologischen Perioden zur Ausbildung gelangt.

Doch bleibt es, da die Übergangsformen sich vielfach nicht erhalten haben, noch weiteren Forschungen vorbehalten, festzustellen, welche von den noch jetzt vorherrschenden biologischen Formen der Leder-, Roll-, Dick-, Wind- und Regenblätter, der zoophilen und zoophoben Blätter u. ä. die älteren und welche die später entstandenen (abgeleiteten) sind.

Schließlich möge hier noch hervorgehoben werden, daß die an variablen Pflanzenarten durch äußere, klimatische und edaphische Einflüsse und durch innere individuelle Anlagen (auch durch seelische Eigenheiten) der Pflanzen zur Entwicklung gelangten Anpassungsformen der Laubblätter von Wasser-, Sumpf- und Landpflanzen, welche Formen, insofern sie im wesentlichen miteinander übereinstimmen im Vorhergehenden zu einheitlichen phyllobiologischen Typen vereinigt werden, durch Vererbung oder phylogenetische Reproduktion aller Lebensprozesse des Mutterwesens zu konstanten Charakteren geworden sind, welche wie die ähnlichen nützlichen (nie völlig nutzlosen) Eigenschaften oder Charaktere der jungen Blätter, Keimblätter u. a. in einzelnen Familien in verschiedenen Progressionen vorkommen und vielfach auch für die Systematik gute diagnostische Merkmale abgeben.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [BH\\_25\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Hansgirg Anton

Artikel/Article: [Grundzüge zur Biologie der Laubblätter. 137-182](#)