

Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen.

Von

Hermann Farenholtz.

Die Verschiedenheiten, welche zwischen Laubblättern sonnigen Standorts („Sonnenblättern“) und solchen schattigen Standorts („Schattenblättern“) hinsichtlich ihrer Größe und ihres inneren Baues bestehen, sind seit den grundlegenden Arbeiten Stahl's wiederholt Gegenstand sorgfältiger Studien gewesen. Verhältnismäßig wenig ist dagegen die Frage untersucht worden, ob auch die Sproßachsen je nach der ihnen zuteil werdenden Lichtmenge Unterschiede der Gestalt und des Baues zeigen. Zwar finden sich auch hierüber einige Angaben; doch betreffen diese entweder nur krautige Pflanzen, oder sie beschränken sich auf Einzelfragen. Es erschien daher aussichtsreich, mit der gleichen Fragestellung, wie sie den Blättern gegenüber angewandt worden ist, an die Sproßachsen heranzutreten; und ich widmete mich auf den Rat meiner Lehrer, der Herren Geheimrat Reinke und Professor Nordhausen, dieser Aufgabe.

In erster Linie handelt es sich darum, Sproßachsen, die einerseits möglichst sonniger, andererseits möglichst schattiger Lage entstammen, anatomisch zu vergleichen. Dabei bieten die Holzpflanzen, auf die ich mich völlig beschränkte, den großen Vorteil, daß das Vergleichsmaterial stets ein und demselben Individuum entnommen werden kann. Bei solchem Vorgehen sind wir berechtigt, alle beobachteten Strukturunterschiede allein auf die Verschiedenheit der Beleuchtung und, in zweiter Linie, der Temperatur und Luftfeuchtigkeit zurückzuführen. Die Zuverlässigkeit der Ergebnisse wird also zweifellos größer sein als bei dem früher schon vielfach ausgeführten Vergleich von Pflanzen verschiedener Standorte; können doch bei einem solchen sowohl Verschiedenheiten der Bodenverhältnisse, vor allem der Bodenfeuchtigkeit, wie auch individuelle bzw. Rassenunterschiede zwischen den untersuchten Pflanzen störend mitwirken — ganz abgesehen von

dem noch bedenklicheren Vergleich verschiedener Arten. Ein Vorteil liegt in unserem Verfahren auch gegenüber der verschiedentlich vorgenommenen Vergleichung von Sonnen- und Schattenseite, bezw., bei plagiotropen Sprossen, von Ober- und Unterseite einer Achse: hier sind es die erblichen Merkmale eines dorsiventralen Sproßbaues, die in vielen Fällen an der Eindeutigkeit der Ergebnisse zweifeln lassen.

Die Untersuchung erforderte gewisse erschwerende und zeitraubende Vorsichtsmaßregeln. Insbesondere war es unerläßlich, den Einfluß innerer Faktoren, vor allem den sich durch Heterotrophien¹⁾ verschiedener Art kundgebenden Einfluß der Sproßdorsiventralität, ferner die spezifischen Unterschiede zwischen Langtrieben und Kurztrieben mit zu studieren. Ich durchforschte daher nur eine Pflanze, nämlich die Buche, vollständig und zog nur bei verschiedenen Einzelfragen andere Holzpflanzen zum Vergleich heran. — Es ergab sich gleichsam von selbst, daß auch die Winterknospen der Buche in den Bereich unserer Betrachtung gezogen wurden, wogegen die schon so häufig behandelte Anatomie der Blätter beiseite blieb. Jedoch erschien es erwünscht, einige auf die äußere Form von Sonnen- und Schattenblättern bezügliche Fragen neu zu prüfen, da betreffs ihrer in der jüngsten Literatur verschiedene Widersprüche zu Tage getreten sind. So habe ich insbesondere der Frage der Asymmetrie der Blätter meine Aufmerksamkeit zugewandt. Hierbei war es nicht angängig, daß ich mich auf die Buche beschränkte; ich zog daher andere Laubbäume, vor allem die Ulme, mit heran.

Historisches.

Sehr zahlreich sind die Abhandlungen, welche, ganz allgemein, die typischen Bewohner stark besonnener, trockener Standorte mit denen schattiger, feuchter Standorte vergleichen. Es erübrigt sich jedoch, auf diese umfangreiche Xerophyten- und Hygrophyten-Literatur im einzelnen einzugehen, da für unsere Zwecke schon die zusammenfassenden Darstellungen in den Werken von Warming und Schimper genügen. Denn für uns ist nur der eine Punkt von Interesse, daß wir erwarten können, die bei den soeben genannten ökologischen Grenztypen nachgewiesenen Charaktere in vermindertem Grade bei Sprossen, die unter verschiedenen Licht-, Wärme- und Feuchtigkeitsbedingungen erwachsen sind, wiederzufinden. Hierauf werde ich weiter unten zurückkommen.

¹⁾ Den von Wiesner eingeführten Ausdruck „Heterotrophie“ wende ich in weitestem Sinne an und verstehe darunter jede quantitative wie auch qualitative Verschiedenheit, die — gleichviel ob in primären oder sekundären Geweben — zwischen Ober- und Unterseite eines dorsiventralen Sprosses besteht.

Wichtiger sind diejenigen Untersuchungen, welche artgleiche Individuen, die unter verschiedenen Lebensbedingungen gewachsen sind, gegenüberstellen. Kohls Werk über die Transpiration kommt hier in erster Linie in Betracht. Kohl (S. 99 u. f.) fand bei Krautpflanzen erhebliche Unterschiede im Bau der Achsen artgleicher Individuen, je nachdem diese, unter sonst gleichen Umständen, in trockener oder feuchter Luft gehalten waren, d. h. je nachdem sie stark oder schwach transpiriert hatten. Die Stengel der stark transpirierenden Pflanzen zeigten eine kräftige Kutikula, radial gestreckte Epidermiszellen, mehrschichtiges, lückenloses, dickwandiges Kollenchym, quantitativ mächtig entwickeltes Sklerenchym, zahlreiche und weite Gefäße. Die schwach transpirierenden, in feuchter Luft lebenden Exemplare besaßen dagegen eine sehr dünne Kutikula, tangential gestreckte Epidermiszellen, wenigschichtiges, zartes, oft interzellularenhaltiges Kollenchym, wenig Sklerenchym, weniger zahlreiche und engere Gefäße.

Diese Abweichungen der Gewebestruktur spiegeln, sehr abgeschwächt, die Kennzeichen der Xerophyten und der Hygrophyten wieder. Denn der xerophile Achsenbau ist ja, nach Schimper (II, S. 7), unter anderem durch starke Kutikula, Reduktion der Interzellularen und Zunahme des Sklerenchyms und der Gefäße ausgezeichnet. Wenn Warming (S. 208) außerdem angibt, daß das Holz der saftarmen Xerophyten — in Wechselbeziehung zu deren schwacher Transpiration — enge Gefäße besitze, während Kohl in trockener Luft weite Gefäße fand, so erklärt sich dieser Gegensatz zweifellos daraus, daß Kohls Versuchspflanzen sämtlich einer verhältnismäßig größeren Bodenfeuchtigkeit als die typischen Xerophyten teilhaftig waren. Hierauf hinzuweisen erscheint deshalb wichtig, weil bei meiner Untersuchungsmethode die Dinge ganz ähnlich wie bei Kohl liegen, da die verschiedenen Sprosse eines Baumes von einem einheitlichen Wurzelsystem mit Wasser — und zwar in hinreichendem Maße — versorgt werden und sich nur hinsichtlich der atmosphärischen (klimatischen) Faktoren unterscheiden. Zu verschiedener Luftfeuchtigkeit tritt hier jedoch als weiterer sehr wesentlicher Faktor die Verschiedenheit der Lichtstärke hinzu, weshalb der Unterschied in dem Betrage des verdunsteten Wassers ganz besonders groß sein muß. In der Tat fand Hesselman (S. 441) bei Sonnensprossen eine gegen Schattensprosse um das sechs- bis zehnfache gesteigerte Transpiration. Demgemäß sind denn auch die Sonnensproßachsen viel dicker als Schattensproßachsen und enthalten, wie de Bois (S. 3) gefunden hat, weit mehr sekundäres Holz und somit Wasserleitungsbahnen als letztere. Die Arbeit von de Bois ist übrigens fast ausschließlich den Blättern gewidmet; sie enthält über Sproßachsen und Knospen nur wenige kurze Angaben.

Schließlich sei noch eine ernährungsphysiologische Angabe erwähnt. Schimper (I) fand, daß Kalziumoxalat in weit größerer Menge im Rindenparenchym von Sonnensproßachsen abgelagert wird als in dem von Schattensproßachsen.

Von den Arbeiten, die sich mit den anatomischen Unterschieden von Sonnen- und Schattenseite einer Achse beschäftigen, seien zunächst die das Assimilationsgewebe betreffenden genannt. Nach Pick zeigen die Achsen arm- bzw. kleinlaubiger Pflanzen, wie *Polygonum aviculare*, *Jasminum fruticans*, *Spartium*-Arten stets auf der hellbeleuchteten Seite palisadenförmige Assimilationszellen, auf der beschatteten aber rundliche. Ähnliches gibt A. Nielsson von anderen krautigen Pflanzen an.

Was das Periderm betrifft, so entdeckte Douliot (I und II), daß dasselbe bei vielen Holzpflanzen früher und reichlicher auf der besonnten als auf der beschatteten Seite der Achsen auftritt.

Mit Blütenstandachsen hat sich Ricôme beschäftigt. Er kommt auf Grund seiner Forschungen über deren Symmetrieverhältnisse zu dem Ergebnis, daß die vorhandenen Unterschiede zwischen der Oberseite und der Unterseite zum großen Teile vom Einflusse des Lichtes herrühren. Leider zeigt sich aber die Unmöglichkeit, den Anteil des Lichtes von dem der Schwerkraft abzugrenzen. Auch ist nicht immer zu entscheiden, welche Rolle die Stellungsverhältnisse der Achsen und die ihnen korrelativ verbundenen Strukturunterschiede spielen.

Dasselbe ist der Fall bei den ziemlich zahlreichen Studien, die sich mit dem exzentrischen Dickenwachstum der Baumäste beschäftigen. Ich erinnere nur an die Arbeiten Wiesners (I, III, IV), N. J. C. Müllers (S. 521 u. f.), Mers, Ursprungs. Wenngleich in einzelnen Fällen ein Einfluß des Lichtes als nachgewiesen gelten kann, so wirken doch fast immer äußere und innere Faktoren zusammen, weshalb wir von einer Klarheit in diesen Dingen noch weit entfernt sind.

Hiermit dürften die vorliegenden Angaben, soweit sie die Sproßachsen betreffen, erschöpft sein.¹⁾ So viel geht aus ihnen hervor, daß die anatomischen Unterschiede an der Sproßachse weit weniger in die Augen fallend sind als an den Blättern und offenbar auch deshalb so viel weniger Beachtung gefunden haben. Sagt doch schon Areschoug (S. 514): „Der Stamm scheint überhaupt, abgesehen von der Korkbildung und der Verholzung, keinen größeren vom Klima abhängigen Veränderungen unterworfen zu sein.“ Wenn gleich diese Äußerung heute nicht mehr ganz zutreffend erscheint, so kann ich doch auch hinsichtlich meiner eigenen Untersuchungen schon jetzt bemerken, daß die von mir gefundenen Unterschiede nicht immer sehr auffällig und vielfach nur bei genauer anatomischer Prüfung erkennbar sind.

Daß immerhin bei einzelnen Pflanzen auch äußerlich sichtbare Unterschiede auftreten, dafür gibt *Evonymus alata* ein Beispiel. Dieser Strauch trägt auf den jüngeren (ein- bis dreijährigen) Achsen sehr auffallende Peridermflügel. Man kann nun leicht die Feststellung machen, daß diese Flügel auf Achsen be-

¹⁾ Bezüglich der sich auf Knospen und Blätter beziehenden Einzelfragen soll die Literatur später, im Zusammenhange mit meiner Untersuchung, behandelt werden.

sonnter Sprosse unverhältnismäßig viel höher als auf Schattensprossachsen sind — eine Tatsache, auf die meines Wissens bisher nicht hingewiesen worden ist. Gleichwohl wählte ich nicht *Evonymus*, sondern die Buche als Untersuchungsobjekt, da dieser Baum in Bezug auf seine Anpassungsfähigkeit an Licht und Schatten eine der bestuntersuchten Pflanzen ist.

Material und Methode.

Als Material standen mir einige ältere Buchen im Kieler Botanischen Garten zur Verfügung; auch konnte, wenn nötig, auf die Buchen der Wälder Kiels zurückgegriffen werden. — Ich untersuchte einjährige Sprosse, einesteils im Frühsommer (Mitte Juni), zu einer Zeit, wo das Längenwachstum beendet ist, das Dickenwachstum aber noch andauert, anderenteils im Herbst, nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode. Bei bestimmten Fragen, insbesondere den auf den Holzteil bezüglichen, zog ich auch zwei- und mehrjährige Sprosse heran. Im Hinblick auf gewisse Punkte wurden sämtliche Internodien einzeln durchmustert; im allgemeinen aber genügte ein Querschnitt, der etwa in der Mitte des Sprosses — genauer in dem von den größten Blättern umschlossenen Internodium — entnommen wurde. Um hierbei dem störenden Einfluß der Blattspuren möglichst zu entgehen, führte ich den Schnitt ganz unten im Internodium und wählte, wenn es sich um Kurztriebe handelte, solche aus, deren Internodien immerhin einige Millimeter Länge hatten.

Sehr wichtig war es, die Oberseite und die Unterseite der Sprosse unterscheidbar zu machen. Denn alle Buchensprosse sind ausgesprochen dorsiventral gebaut, und diese Tatsache kommt nicht nur in ihrer eigenartigen, trapezförmigen Querschnittsgestalt, sondern, wie ich ausführen werde, auch in feineren histologischen Unterschieden zum Ausdruck. Obwohl nun die besagte Querschnittsgestalt es ermöglicht, die morphologische Oberseite eines Buchensprosses sofort herauszufinden, wurde doch, schon um eventuelle Internodiendrehungen als solche feststellen zu können, in allen Fällen die physikalische Oberseite des Sprosses durch einen Einschnitt gekennzeichnet. Nur solche Strukturabweichungen durfte ich ja auf Rechnung des Lichtes setzen, welche sich beim Vergleich von Ober- mit Oberseite, Unter- mit Unterseite ergaben. Dabei zeigte sich mehrfach, daß die zwischen der Ober- und der Unterseite desselben Sprosses vorhandenen Unterschiede denen ähnlich waren, die beim Vergleich von Sonnen- und Schattensprossen zu Tage traten, ein Ergebnis, das verständlich ist, da ja offenbar in beiden Fällen die gleichen Ursachen mit beteiligt sind.

Ein weiterer Punkt, der besondere Aufmerksamkeit erheischte und die Untersuchung etwas umständlich machte, betrifft die Tatsache, daß die Buchensprosse einen zwiefachen Typ zeigen, indem hier Langtriebe und Kurztriebe einen scharfen Gegensatz bilden. Während Langtriebe in den besonnten peripherischen Teilen der

Krone vorherrschen, sind Kurztriebe typisch für die beschatteten inneren Teile derselben. Dennoch treten auch in der Sonne — vornehmlich als Seitensprosse, aber auch von Zeit zu Zeit als Hauptsprosse — Kurztriebe auf, ebenso im Schatten — zwar selten, aber doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit — Langtriebe. Da nun Langtriebe und Kurztriebe, auch bei gleichen Beleuchtungsbedingungen, anatomische Unterschiede zeigen — eine Tatsache, die jedenfalls für Obstbäume seit langem bekannt ist —, so ist es nicht ausreichend, nur die vorherrschenden Typen, nämlich Sonnen-Langtriebe und Schatten-Kurztriebe mit einander zu vergleichen. Wir müssen vielmehr gesondert einerseits Langtriebe aus Sonne und Schatten, andererseits Kurztriebe aus Sonne und Schatten einander gegenüberstellen. Der Vergleich muß sich also, um es kurz zu sagen, in dreierlei Richtung bewegen:

1. Vergleich zwischen Ober- und Unterseite ein und desselben Sprosses.
2. Vergleich zwischen Langtrieb und Kurztrieb gleicher Beleuchtungsstufe.
3. Vergleich morphologisch gleichwertiger Teile aus sonniger und schattiger Lage.

Die Sprossachsen.

Ich wende mich nun der Besprechung der einzelnen Gewebe der Buchensproßachse zu¹⁾, wobei ich nach Möglichkeit die soeben angegebene Reihenfolge der Fragestellungen innehalten werde. Es handelt sich zunächst nur um Sprosse älterer Bäume („Folgesprosse“); die Keimlinge sollen alsdann, in einem besonderen Abschnitt, eine kurze Behandlung erfahren. Verschiedene an anderen Pflanzen, besonders an *Tilia*, *Acer palmatum*, *Evonymus alata* gemachte Beobachtungen werden an passender Stelle eingeschaltet werden.

A. Die Sproßachsen älterer Bäume.

1. Oberhaut.

Zwischen Ober- und Unterseite der einzelnen Sprosse ergeben sich hinsichtlich der Oberhaut keine erwähnenswerten Unterschiede. Lang- und Kurztriebe dagegen, gleichviel ob aus sonniger oder aus schattiger Lage, unterscheiden sich bezüglich ihrer Oberhautzellen scharf. Diese sind nämlich bei ersten von mehr oder weniger rechteckiger, in der Richtung der Achse langgestreckter Gestalt und in Längsreihen angeordnet, bei letzteren aber, wie die Achse selbst, gleichsam „gestaucht“, d. h. kaum oder gar nicht in die Länge gestreckt, ja — bei Sonnenkurztrieben — sogar kürzer als breit; die reihenweise Anordnung erscheint hier häufig verwischt.

¹⁾ Für genauere Information über die Anatomie der Buchensproßachse sei u. a. auf Büsgen (II, S. 41 u. f.) hingewiesen.

Zwischen Sonnen- und Schattensprossen ist ein besonders ausgeprägter Unterschied bei Kurztrieben vorhanden: bei solchen aus sonniger Lage sind nämlich die Oberhautzellen auf Flächenansichten wesentlich kleiner als bei beschatteten. Auch bei Langtrieben prägt sich, wenngleich nicht ebenso deutlich, ein Unterschied gleichen Sinnes aus: die Zellen sind in der Sonne noch länger und noch schmaler als im Schatten. Diese Feststellung steht in eigentümlichem Gegensatze zu dem bei den Blättern Gefundenen. Von diesen nämlich gibt Dufour (S. 381) an, daß, wie die Größe aller sonstigen Abmessungen, so auch die Größe der einzelnen Oberhautzellen in der Sonne beträchtlicher sei.

Weitere Aufschlüsse geben Querschnitte. Alle Sonnensprosse weisen eine kräftigere Kutikula und überhaupt dickere Zellwände auf als die Schattensprosse. Das Lumen hat an Sonnensprossen eine gerundete Form als an Schattensprossen. Dabei ist zu beachten, daß alle Langtriebe an sich schon ein mehr abgerundetes, alle Kurztriebe ein mehr tangential abgeflachtes Lumen zeigen. Am schärfsten tritt daher dieser Gegensatz bei der Gegenüberstellung von Sonnenlangtrieben und Schattenkurztrieben hervor.

2. Periderm.

Das Periderm der Buche entsteht aus der äußersten, unmittelbar an die Oberhaut anschließenden Zellschicht des Kollenchyms. Es überzieht schon im Laufe des ersten Sommers lückenlos sämtliche Sproßachsen. Die zuerst gebildeten Korkzellen bräunen sich bald und sterben ab; die noch lebenden erscheinen farblos.

Ich habe nun gefunden, daß weder die Menge noch die Beschaffenheit des Periderms der Buche irgendwie von der Sproßart abhängig ist. Der Unterschied von Lang- und Kurztrieb darf daher hier außer Betracht bleiben. Um so mehr muß derjenige zwischen Ober- und Unterseite desselben Sprosses beachtet werden: es bildet sich nämlich, ebenso wie nach Douliot bei einer Reihe anderer Holzpflanzen, das Periderm frühzeitiger und reichlicher auf der Ober- als auf der Unterseite der Sprosse aus. Ein gleichsinniger Unterschied besteht auch zwischen Sonnen- und Schattensprossen, so daß beides gemeinsam besprochen werden kann.

Fassen wir beispielsweise einen Sonnensproß nach Abschluß der ersten Vegetationsperiode ins Auge. Wir sehen an ihm, auf einem Querschnitt, oberseits 7—10 Korkzellschichten, unterseits nur 4—6. Davon sind oberseits die 3—4 inneren noch ungebräunt, unterseits die 2—3 inneren. Die Epidermis ist, besonders oberseits, bereits abgestoßen. Schattensprosse gleichen Alters zeigten sowohl ober- wie unterseits 4—5 Lagen von Korkzellen. Während also hier in der Zahl der Korkzellagen kein Unterschied bestand, war ein solcher doch insofern bemerkbar, als auf der Unterseite sämtliche Zellen noch farblos, d. h. lebend, auf der Oberseite dagegen schon einige Schichten abgestorben und braun waren. Die Epidermis war ringsherum noch vollständig erhalten. — Da bei

der Buche die Korkschicht mit steigendem Alter nur sehr langsam an Dicke zunimmt, konnte ich die beschriebenen Verhältnisse fast unverändert auch an älteren Sprossen beobachten. Ein dreijähriger Sonnenlangtrieb z. B. zeigte 8—10 Korkzelllagen, ein ebenso alter Schattenlangtrieb, bei zum Teil noch vorhandener Epidermis, nur 5—6 Lagen. An einem siebenjährigen Schattensproß war der Kork ebenfalls nur 5—7 Schichten stark.

Zu diesen quantitativen Unterschieden gesellen sich qualitative, die erstens die Breite (tangentiale Ausdehnung) der Korkzellen, zweitens die Dicke der tangentialen Wände betreffen. Die Breite der Korkzellen ist im allgemeinen auf der Oberseite der Achsen geringer als auf der Unterseite; sie hängt natürlich von der Breite der Phellogenzellen ab, weshalb wir bei der Besprechung des Kollenchyms diesen Punkt noch einmal werden berühren müssen. Nur undeutlich markiert sich ein Unterschied der Zellbreite beim Vergleich äquivalenter Sproßteile aus Sonne und Schatten, wengleich an Sonnensprossen eine Tendenz zu schmäleren Korkzellen zu bemerken war. Um so schärfer unterscheiden sich Sonnen- und Schattensprosse in dem anderen erwähnten Merkmal. Die tangentialen Wände nämlich, deren Dicke beim Buchenkork regelmäßig von außen nach innen, d. h. von den früher zu den später gebildeten hin zunimmt, erreichen bei Sonnensprossen eine bedeutend größere, oft mehr als doppelt so große Maximaldicke als bei Schattensprossen. Auch in den nächstfolgenden Jahren verschiebt sich dieses Verhältnis nicht.

Alle hier angeführten Tatsachen ordnen sich harmonisch der auch von Douliot vertretenen Auffassung unter, daß das Licht auf Menge und Eigenschaften des Periderms einen direkten Einfluß ausübe.

Andere Pflanzen zeigten Ähnliches. Bei *Ulmus* z. B. beginnt die Korkbedeckung oberseits bzw. auf der dem stärksten Lichteinfall zugekehrten Seite schon im Mai, unterseits wochenlang später. Wie unmittelbar der Einfluß des Lichtes hier wirkt, konnte man sehr schön daran sehen, daß Stellen der Sproßoberseite, die durch eine Blattbasis beschattet waren, sich merklich später mit Kork bedeckten als ihre dem Lichte ausgesetzte Nachbarschaft.

Als weiteres Beispiel für dieselbe Tatsache sei *Acer palmatum* angeführt. Der Strauch des Kieler Botanischen Gartens, der sich übrigens durch eine für diese Spezies ungewöhnliche Neigung zur Korkbildung auszeichnet,¹⁾ bildet an seinen Lichtsprossen schon im ersten Jahre Kork, an seinen Schattensprossen erst in späteren Jahren — stets aber zunächst nur auf der dem Lichte ausgesetzten Seite. Erst nach, bei Sonnensprossen 4—5, bei Schattensprossen

¹⁾ Die beiden Exemplare des Botanischen Gartens zu Bremen z. B., die ich durch die Güte des Direktors, Herrn Dr. Bitter, zu untersuchen Gelegenheit hatte, zeigten weit weniger Kork. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich Herrn Dr. Bitter für sein stetes Entgegenkommen herzlichsten Dank sagen. Insbesondere danke ich Herrn Dr. Bitter für die Gewährung der Erlaubnis, während der Osterferien 1912 die Hilfsmittel des ihm unterstehenden Instituts und Gartens benutzen zu dürfen.

8—10, Jahren schließt sich der Korkmantel rings um die Achse herum.

Aber nicht nur an seinen Achsen zeigt dieser Strauch die Neigung, einseitige Beleuchtung durch Korkbildung auf dieser Seite zu beantworten, sondern auch an vergänglichen Organen, nämlich den Blattstielen. Diese tragen, soweit sie sich in gut besonnener Lage befinden, regelmäßig auf ihrer zenithwärts gekehrten Seite — mag dies nun die morphologische Oberseite oder, wie an der Basis der Blattstiele häufig, eine Flanke desselben sein — eine dicke, schon Mitte Juni gut ausgebildete Korkschicht, die mit bloßem Auge an ihrer querrissigen Oberfläche zu erkennen ist. Am frühesten entsteht der Kork auf den oberseits beidseitig verlaufenden vorspringenden Leisten; von hier aus dringt er alsdann über die ganze Oberseite des Blattstieles vor. Er entsteht nicht, wie der Kork der Achsen bei *Acer*, aus der Oberhaut, sondern aus einer der darunterliegenden Kollenchymschichten, oft aus der äußersten, oft auch aus einer tiefer gelegenen. Letztere Fälle lassen den Vorgang gleichsam als eine Art Borkenbildung erscheinen. Die hierbei nach außen abgeschiedenen Kollenchympartien erweisen sich, ebenso wie das Korkgewebe selbst, als verholzt, letzteres außerdem, der Färbung mit Sudan III zufolge, als verkorkt. Den Schattenblattstielen geht die Korkbedeckung entweder ganz ab, oder sie ist nur in Andeutungen auf den oberseitigen Leisten vorhanden. Es handelt sich bei diesem Blattstielkork zweifellos nicht um eine pathologische Erscheinung, wie solche ja häufiger beobachtet worden sind (vgl. Sorauer, Pflanzenkrankheiten. Bd. I. S. 426 u. f.), sondern um eine Rasseneigentümlichkeit, die um so eigenartiger ist, als wir es hier mit einer laubabwerfenden Pflanze zu tun haben. Bisher ist Kork auf Blattstielen meines Wissens nur bei Treibhauspflanzen, die ja gewöhnlich mehrjährige Blätter tragen, beobachtet worden (Poulsen 1875).

Hier reiht sich auch meine schon in der Einleitung erwähnte Beobachtung an, daß bei *Evonymus alata* die Peridermflügel an besonnenen Achsen sehr viel höher und kräftiger sind als an beschatteten, wo sie vielfach sogar ganz unterdrückt sind. Diese Flügel bestehen übrigens, ebenso wie nach v. Höhnel (S. 604) diejenigen von *Evonymus europaea*, aus einem lockeren verholzten, aber nicht verkorkten Gewebe, dem sogenannten Phelloid. Um zu prüfen, inwieweit besagtes Merkmal auf Veränderungen der Beleuchtungsbedingungen direkt reagiere, stellte ich einige Versuche an. Ich umgab einen jungen Sproß sonniger Lage Anfang Mai, d. h. zu einem Zeitpunkt, wo die Flügelbildung noch nicht begonnen hatte, mit einer Umhüllung von gelblichem Stoff und ließ ihn in dieser künstlichen Beschattung den ganzen Sommer hindurch. Ferner umwickelte ich an anderen Sonnensprossen einzelne Internodien oder nur Teile solcher für die gleiche Zeitdauer mit Stanniol. Dabei ergab sich folgendes: Die Korkflügel hatten unter der Stanniolbedeckung die gleiche Höhe erreicht wie außerhalb. Dagegen zeigten die in der Stoffumhüllung erwachsenen Sprosse gegenüber den unverhüllt gebliebenen Nachbarsprossen eine geringe, aber

immerhin deutliche Verminderung der Höhe der Flügel; hier war also in der Tat eine Reaktion auf die verminderte Beleuchtung festzustellen. Daß eine solche bei ganz lokaler Verdunkelung nicht eintrat, ist nicht zu verwundern. Denn wir dürfen ja die Wirkung des Lichtes auf die Struktur von Pflanzenorganen nicht als eine unmittelbar, an Ort und Stelle sich äußernde Reizreaktion ansehen, sondern müssen annehmen, daß die Lichtstärke durch Abänderung der Ernährungsverhältnisse des Organs oder sonstwie indirekt die beobachteten Wirkungen herbeiführe — eine Auffassung, für die hinsichtlich der Laubblätter von mehreren Autoren (Goebel, Nordhausen u. a.) schon gewichtige Argumente beigebracht worden sind.

Daß in einzelnen Fällen eine ungleiche Ausbildung des Korks auf den verschiedenen Seiten einer Achse auch unabhängig vom Licht vorkommen kann, obwohl sie phylogenetisch betrachtet ursprünglich vielleicht davon abhängig zu denken ist: dafür gibt uns die Linde ein Beispiel. Bei unseren Lindenarten überzieht der hier aus der Oberhaut entstehende Kork im ersten Jahre nur die Oberseite der ersten Internodien, beschränkt sich auch im zweiten Jahre gewöhnlich auf die Oberseite der Achsen und nimmt erst im dritten Jahre den ganzen Umfang derselben ein¹⁾. An einer *Tilia alba* Aiton, die ich im Botanischen Garten zu Bremen untersuchte, zeigten nun nicht nur die plagiotropen Zweige, sondern auch annähernd orthotrope, frei emporragende Gipfelsprosse die Korkbedeckung in allen Fällen auf ihrer morphologischen Oberseite. Eine Bevorzugung der Südseite, wie sie Douliot an anderen Baumarten beobachtet hat, findet hier nicht statt; es scheint also die Korkbildung von inneren Faktoren, im besonderen von der bei *Tilia* äußerst stark erblich befestigten Sproßdorsiventralität abhängig zu sein. Die beschriebene Beobachtung steht in gutem Einklang mit der Angabe Lämmermayrs (S. 58), daß bei der Linde in Fällen, wo infolge des Einflusses der Mutterachse die Symmetrieebene einer Seitenachse von der Vertikalen abweicht, auch „die einseitige Peridermbildung genau in diesem Sinne“ erfolge. — Inwieweit der Einfluß der inneren Faktoren schließlich durch diejenigen der Außenwelt, insbesondere durch das Licht aufgehoben oder gar umgekehrt werden kann, bleibt noch zu untersuchen.

3. Die primäre Rinde.

Die primäre Rinde des Buchensprosses besteht aus einem außen kleinzelligen und lückenfreien, innen großzelligen und lockeren Chlorophyll-Parenchym. Wir betrachten dies Gewebe zunächst im Ganzen, seiner Quantität nach. Vergleichen wir in dieser Hinsicht die Ober- und die Unterseite ein und desselben Sprosses, so finden wir bei keiner der Sproßarten einen irgend belangreichen

¹⁾ Die korkbedeckten Flächen sind schon mit bloßem Auge leicht von den korkfreien zu unterscheiden, weshalb mit Leichtigkeit ganze Zweigsysteme zu durchmustern sind.

Unterschied. Dagegen tritt ein solcher in auffallender Weise hervor, wenn man Langtriebe mit Kurztrieben vergleicht. Alle Kurztriebe nämlich, gleichviel ob aus sonniger oder schattiger Lage, besitzen im Verhältnis zu ihrem Gesamtquerschnitt bei weitem mehr Rindenparenchym als Langtriebe. Einige Messungen ergaben für das Verhältnis der Breite des primären Rindenparenchyms (gemessen von außen bis an den Bastbelag der Leitbündel heran) zum Gesamthalbmesser bei Langtrieben den Wert 1:6, bei Kurztrieben 1:3. Genau die gleichen Verhältnisse beobachtete ich bei *Sorbus Aria*; schon Wigand (S. 67) erwähnt dasselbe von Apfelbaum, Birnbaum und Vogelbeere. — Da es sich in all diesen Fällen um Pflanzen handelt, deren Kurztriebe sehr stark gestauchte Internodien besitzen (im Gegensatz zu *Tilia*, *Ostrya* usw., wo diese auch an „Kurztrieben“ relativ gestreckt sind), so ist die Annahme naheliegend, daß die Vermehrung des Rindenparenchyms in enger Wechselbeziehung zu der dichten Aufeinanderfolge der Blattbasen stehe.

Eine ganz analoge Verschiedenheit findet sich übrigens nach Haberlandt (S. 669), Trautwein, Laborie zwischen Blütenstielen bzw. Blütenstandachsen und vegetativen Achsen. Erste weisen prozentual weit mehr Rindenparenchym auf.

Wie ich schon andeutete, ist zwischen Sonnen- und Schattensprossen bezüglich der Menge des Rindenparenchyms kein Unterschied zu erkennen; wohl aber gibt es solche hinsichtlich verschiedener Einzelheiten der Ausbildung, zu deren Besprechung wir nun gelangen.

a) Das Kollenchym.

Die äußeren Zellreihen des Rindenparenchyms sind kollenchymatisch verdickt. Die Anzahl dieser Kollenchymzellschichten nun ist auf der Oberseite der Buchensprosse größer als auf der Unterseite. Ein Sonnenlangtrieb z. B. zeigte oben, ungerichtet der äußersten, zum Phellogen werdenden Zellreihe, 3—4, unten 2—3 Reihen. Auch die Größe der einzelnen Zellen des Kollenchyms ist oben und unten verschieden, nämlich, bei allen Sproßkategorien in übereinstimmender Weise, oberseits meist geringer als unterseits. Vor allem an Sonnensprossen ist das oberseitige Kollenchym erheblich kleinzelliger als das unterseitige. — Langtriebe besitzen kaum mehr Kollenchym als Kurztriebe. Da nun zweifellos die ersteren einer bedeutend größeren Festigkeit bedürfen, so scheint diese Tatsache mit für die von Areschoug (S. 512) und Kohl (S. 114) vertretene Ansicht zu sprechen, daß das Kollenchym bei Holzpflanzen nicht Aufgaben der Festigung, sondern wahrscheinlich solche des Schutzes gegen die Kälte (Areschoug) oder gegen zu starke Transpiration (Kohl) zu erfüllen habe.

In Sonnensprossen zeigt das Kollenchym eine quantitativ etwas stärkere Ausbildung als in Schattensprossen. Dagegen ist die Zellgröße, wofern man Ober- mit Ober-, Unter- mit Unter-

seite vergleicht, in Sonne und Schatten dieselbe, so daß der in dieser Beziehung bestehende Unterschied von Ober- und Unterseite kaum mit der verschiedenen Beleuchtungsstärke zusammenhängen kann und eher als ein Ausdruck des dorsiventralen Baues der Buchensprosse zu deuten ist.

b) Steinzellen.

In der primären Rinde finden sich häufig Steinzellen eingelagert, gewöhnlich besonders da, wo das kollenchymatische Gewebe in lückenreiches, dünnwandiges Parenchym übergeht. Sie liegen daselbst einzeln oder zu Gruppen („Nestern“) vereinigt. Die außerdem vorkommenden, dem Sklerenchymring eingeschalteten Steinzellen bleiben hier außer Betracht.

Die Art der Verteilung erstgenannter Steinzellen um den Umfang der Sprosse herum läßt wiederum eine Heterotrophie erkennen, die jedoch nur bei Langtrieben hervortritt. Bei diesen nämlich liegen die Steinzellen vorwiegend oder gar ausschließlich in der oberen Hälfte des Querschnitts, von den Seiten nach oben hin an Zahl stetig zunehmend. Bei Kurztrieben hingegen findet man sie mehr oder weniger gleichmäßig um den ganzen Umfang herum verteilt. In diesem verschiedenen Verhalten prägt sich, wie wir sehen, ein typischer Unterschied zwischen Langtrieben und Kurztrieben aus. Des weiteren liegt ein solcher darin, daß die absolute Zahl der Steinzellen bei Kurztrieben meist geringer ist. Bei Sonnenkurztrieben konnte diese allerdings recht schwanken.

Sehr scharf charakterisiert der Unterschied der Zahl den Gegensatz zwischen Sonne und Schatten. Bei allen Schattensprossen nämlich ist diese ganz geringfügig gegenüber den bei Sonnensprossen vorkommenden Zahlen. Daß hier nun wirklich die Stärke der Beleuchtung, und zwar in direktester Weise, einwirkt, konnte ich an Sprossen einer Blutbuche des Kieler Botanischen Gartens nachweisen. Die Äste dieses Baumes befanden sich, da er vor zwei Jahren stark zurückgeschnitten worden war, seitdem in abnormen Ernährungsverhältnissen. Infolge des Saftüberschusses entwickelten sich auch im dunklen Kroneninnern genau so üppige Langtriebe wie sonst nur an der Peripherie der Krone. Dadurch war ich in die Lage versetzt, Sprosse mit einander vergleichen zu können, die — von gleicher Länge, Dicke und Blattzahl — sich einzig und allein durch die Menge des auf sie fallenden Lichtes unterschieden. Bei einem Vergleich derartiger Sprosse nun zählte ich beispielsweise auf einem Querschnitt eines mittleren Internodiums in der Sonne über 200 Steinzellen, davon 170 in der oberen Hälfte, im Schatten nur 4, welche sämtlich in der oberen Hälfte lagen. — Durchmustert man die einzelnen Internodien derartiger Sonnen- und Schattensprosse, so ergibt sich außer der Bestätigung dieses Befundes noch eine andere Tatsache, die sich ganz allgemein an Buchenlangtrieben wiederfindet. Die Anzahl der Steinzellen nämlich nimmt stets nach der Spitze der

Jahrestriebe hin ab. Meist findet man, selbst in Sonnensprossen, ihrer überhaupt keine in den letzten Internodien.

Nach dem Gesagten steht fest, daß die Bildung von Steinzellen als solche durch das Licht unmittelbar begünstigt wird. Ob aber ihr überwiegendes Vorkommen in der Sproßoberseite auf deren bessere Beleuchtung zurückzuführen ist, müssen wir vorläufig unentschieden lassen. Gegen diese Annahme spricht jedenfalls das Verhalten der Langtriebe im Schatten und das der Kurztriebe in der Sonne. Erste zeigten ja trotz der ziemlich diffusen Beleuchtung eine Bevorzugung der Oberseite, letzte trotz der größeren Beleuchtungsdifferenz nicht. Außerdem fand ich an annähernd senkrecht aufwärts wachsenden, allseitig beleuchteten Sonnenlangtrieben genau wie an plagiotropen, daß die an Steinzellen reichere Seite immer die morphologische Oberseite war. Es muß also auch hier wieder an eine auf inneren Ursachen beruhende Heterotrophie gedacht werden.

4. Sklerenchym.

Nach innen zu folgt auf das grüne Gewebe ein Sklerenchymring, der in jungen Sprossen der Hauptsache nach aus den sichelförmigen Bastfaserbelägen der Leitbündel, später auch aus sekundär zwischen diesen eingeschalteten Steinzellgruppen besteht. Unsere Betrachtung hat es ausschließlich mit den primären Elementen, den Bastzellen, zu tun. Vergleichen wir zunächst die verschiedenen Sproßttypen hinsichtlich der Quantität des auf ihrem Querschnitt vorhandenen Sklerenchyms, so sehen wir bei allen — entsprechend der durch die Anordnung der Leitbündel bestimmten Trapezform des Querschnitts — auf der Unterseite eine größere Anzahl von Bastzellgruppen als auf der Oberseite. Hierin haben wir also nur einen Ausdruck des dorsiventralen Sproßbaues zu sehen.

Lehrreicher ist in quantitativer Hinsicht ein Vergleich von Langtrieben und Kurztrieben: er zeigt eine sehr erhebliche Verminderung des Sklerenchyms bei den Kurztrieben. Selbst ein schwächlicher Schattenlangtrieb übertrifft einen gleich dicken Sonnenkurztrieb erheblich an Sklerenchymelementen. Jede Sichel ist bei dem Langtrieb kräftiger entwickelt als beim Kurztrieb — eine zweckmäßige Anpassung insofern, als ja Kurztriebe weit weniger als Langtriebe der Festigung bedürfen.

Zwischen Sprossen gleichen Typs, aber verschiedener Lichtlage waren nur absolute, keine relativen Quantitätsunterschiede festzustellen.

Wir wenden uns nun zur Einzelbetrachtung der Zellen. Hier enthüllte der Vergleich von oben und unten eigentümliche Verhältnisse, die ich zunächst an dem Beispiel eines Sonnenlangtriebes besprechen werde, um alsdann zu zeigen, in welcher Beziehung sich andere Sprosse abweichend verhalten. Der Querschnitt durch ein mittleres Internodium eines etwa wagerecht gewachsenen Sonnenlangtriebes zeigt folgendes Bild: Im oberseitigen Sklerenchym sind die Zellwände in der Regel so stark verdickt, daß das

Lumen ganz verschwunden ist. Sie bestehen aus drei durch ihr Lichtbrechungsvermögen unterscheidbaren Schichten: der sehr feinen Mittellamelle, der bedeutend dickeren, glänzend milchweiß erscheinenden ersten Anlagerungsschicht und einer den weitaus größten Teil der Zelle einnehmenden, durchsichtig-glasigen zweiten Anlagerungsschicht. Auf den Sproßflanken tritt aber, nach unten zu häufiger, ein anderer Zelltyp auf, der dann im Sklerenchym der Unterseite allein herrscht. Dieser unterscheidet sich vom ersten Typ dadurch, daß hier ein deutliches, mehr oder minder großes Lumen vorhanden ist und daß in den Wänden nur zwei Schichten zu unterscheiden sind, nämlich eine hier viel kräftigere Mittellamelle und eine meist einheitliche Anlagerungsschicht von ziemlich dichter Konsistenz. Zu diesen schon am ungefärbten Präparat erkennbaren Differenzen treten bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure weitere hinzu. Es zeigt sich nämlich dann, daß die obere Hälfte des Sklerenchymringes gar nicht oder sehr schwach, die untere aber stark verholzt ist. Genauer betrachtet, erweisen sich oberseits nur die feinen Mittellamellen als schwach rosa, die erste und zweite Anlagerung aber als gar nicht gefärbt, während unterseits die gesamte Zellwand, vor allem aber die dicke Mittellamelle eine tiefrote Färbung annimmt. Genau entsprechende Farbenintensitäten ergeben sich bei Anwendung von Anilinsulfat. — Die Durchmusterung der verschiedenen Internodien ein und desselben Sprosses lehrte, daß die Ausprägung der soeben beschriebenen Heterotrophie des primären Bastes nach der Spitze der Langtriebe hin abnimmt. Im letzten Internodium ist gewöhnlich auch in den Zellen der Oberseite ein wenn auch kleineres Lumen vorhanden; auch ist der Unterschied in der Verholzung geringer, indem diese oben stärker, unten schwächer ist als sonst. Immerhin blieben meist auch hier oben drei, unten nur zwei Lamellen unterscheidbar.

Üppige einjährige Schattenlangtriebe der schon früher erwähnten Blutbuche, sowie auch Schattenlangtriebe von Bäumen normalen Wachstums zeigen in all diesem die gleichen Verhältnisse wie Sonnenlangtriebe, nur daß die Wandverdickung hier oft nicht ganz so weit geht. Auch mehrjährige Langtriebe führten immer zu dem gleichen Befunde. Kurztriebe dagegen zeigten von den angeführten Eigentümlichkeiten in der Sonne nur Andeutungen, im Schatten gar nichts. Es war bei ihnen sowohl das Bastzelllumen oben und unten annähernd gleich groß, wie auch die Verholzung rings herum von gleichem Grade.

Aus dem übereinstimmenden Verhalten gleichartiger Sprosse, auch bei entgegengesetzten Beleuchtungsbedingungen, ersehen wir, daß die besprochenen Erscheinungen nicht, oder zum mindesten nicht direkt, mit der Beleuchtung, sondern zunächst mit der spezifischen Sproßgestalt zusammenhängen. Die Tatsache, daß sich gerade die Langtriebe durch eine so eigentümliche Heterotrophie des primären Bastes auszeichnen, läßt an eine Beziehung zu den Festigkeitsaufgaben dieses Gewebes denken. Wird doch ein geneigt wachsender Langtrieb durch sein Eigengewicht oberseits auf Zug,

unterseits auf Druck beansprucht, so daß eine verschiedene chemische und mechanische Ausbildung der oberseitigen und der unterseitigen Festigungsgewebe sehr wohl zweckmäßig erscheint. Bestärkt wird diese Auffassung durch die weitgehende Ähnlichkeit zwischen den hier vorliegenden Tatsachen und den Verschiedenheiten, die nach den Untersuchungen R. Hartigs und Sonntags (S. 78 u. f.) zwischen dem Rotholz und dem Weißholz der Fichte bestehen. Das Rotholz ist nach Sonntag stark verholzt und läßt in seinen Zellwänden nur zwei Schichten unterscheiden; das Weißholz dagegen ist viel schwächer verholzt, und seine Zellwände bestehen aus drei am Lichtbrechungsvermögen unterscheidbaren Schichten. Erstes kommt in der Unterseite, letztes in der Oberseite horizontaler Äste vor, und, was das Interessanteste ist, Weißholz ist in der Tat laut Versuchen bedeutend zugfester als Rotholz. Die Analogie ist, wie wir sehen, auffallend und macht es recht wahrscheinlich, daß die Bastbeläge der Leitbündel wesentlich an der Herstellung der Biegungsfestigkeit des jungen Buchensprosses mitwirken. Ein strenger Beweis hierfür würde freilich erst durch vergleichende Festigkeitsprüfungen des ober- und unterseitigen Bastes zu geben sein.

Im späteren Alter des Sprosses hat zweifellos der Sklerenchymring für die Biegungsfestigkeit keine Wichtigkeit mehr, sondern dient lediglich dem Schutze der Siebröhren gegen Druck und Verletzung, so daß man in diesem Sinne von einem Funktionswechsel des Sklerenchymringes reden kann.

Im Hinblick auf das Verhalten des Sklerenchymringes habe ich auch einige andere Pflanzen untersucht. Bei *Corylus* und *Quercus*, den nächsten Verwandten der Buche, fand ich jedoch keine Heterotrophie der Bastzellen, wohl dagegen bei dem schon früher, gelegentlich des Periderms, erwähnten *Acer palmatum*. Der auch hier vorhandene primäre Sklerenchymring zeigte sich bei Sonnensprossen auf der Lichtseite nur sehr schwach, und zwar in seinen Mittellamellen, auf der gegenüberliegenden Seite aber sehr stark verholzt. Schattensprosse, die bei dieser Pflanze gewöhnlich nur ein einziges, kurzes Internodium besitzen, weisen diesen Gegensatz nicht auf.

5. Holz.

Der Holzkörper der Buchensprosse ist infolge seiner zentralen Lage dem Einfluß von Lichtunterschieden wenig ausgesetzt und läßt daher Differenzen, die unmittelbar auf solchen beruhen, nur in geringem Maße erwarten.¹⁾ Um so klarer spiegelt er, wegen seiner Befähigung zu sekundärem Wachstum, die sehr bedeutenden Unterschiede wieder, die hinsichtlich des Ernährungszustandes der Sprosse durch die Verschiedenheit des Lichtgenusses geschaffen

¹⁾ Die Beobachtungen Mers, denen zufolge, bei Tanne und Fichte, das Licht selbst auf den Holzkörper dicker Stämme einen Einfluß ausübt, erscheinen hinsichtlich ihres ursächlichen Zusammenhanges noch wenig geklärt.

werden. Wir haben deshalb hier gerade von dem Vergleich etwas älterer Sprosse wesentliche Aufschlüsse zu erwarten. Auch empfiehlt es sich angesichts der bei Sonnen- und Schattensprossen so sehr verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit, nicht nur gleichalterige Teile, sondern daneben auch Sprosse von etwa gleicher Dicke, d. h. ältere Schattensprosse und jüngere Sonnensprosse, zu vergleichen.

Schon äußerlich zeigen die Buchensproßsysteme aus Sonnenlage infolge des Vorherrschens von Langtrieben und der reichen Verzweigung und Beblätterung ein üppiges Aussehen, wogegen die im Schatten vegetierenden Sproßsysteme infolge des völligen Zurücktretens der Langtriebe und der daher sehr spärlichen Verzweigung einen schwächtigen, kümmerlichen Eindruck machen. Diesen Verschiedenheiten in der Tracht der Sprosse entsprechen nun durchaus diejenigen des Holzkörpers, wie die Querschnitte ausweisen. In Sonnensprossen ist der Holzkörper, was schon de Bois hervorhebt, mächtig entwickelt und zeigt bedeutenden jährlichen Zuwachs; in Schattensprossen zeigt er weit kleinere Abmessungen und schmale, oft sogar äußerst schmale Jahresringe.

Wenn wir nun zunächst Sonnen- und Schattensprosse von etwa gleicher Dicke, z. B. einen 2—3jährigen Sonnensproß und einen 10—20jährigen Schattensproß gegenüberstellen, so sehen wir letzteren durch eine erheblich größere Zahl von Gefäßen gegenüber dem Sonnensproß ausgezeichnet, während die Libriformzellen gerade das umgekehrte Verhältnis aufweisen. Dies erklärt sich vor allem daraus, daß in der Sonne in jedem Jahre in ganz normaler Weise gefäßreiches Frühholz und libriformreiches Spätholz gebildet wird, im Schatten dagegen die überwiegende Mehrzahl der Jahresringe aus sehr wenigen Zellreihen, oft nur aus einer einzigen Reihe und zwar dann stets aus Frühholzelementen, d. h. Gefäßen besteht.¹⁾ Für das Holz der Schattensprosse ist der Wechsel zwischen derartigen ungemein schmalen Jahresringen und dazwischen eingeschalteten breiteren, welche Früh- und Spätholz in normaler Weise zeigen, charakteristisch. Er hängt nach meinen Beobachtungen mit der Aufeinanderfolge von Langtrieben und Kurztrieben an demselben Sproß insofern zusammen, als in der Regel einem bedeutenden Längenzuwachs jedesmal ein breiterer, einem geringen ein schmaler Jahresring in den älteren Sproßteilen entspricht. Bei Sonnensprossen habe ich, ebenso wie es Wigand (S. 82—91) ganz allgemein angibt, keine solche Verhältnismöglichkeit zwischen Längen- und Dickenzuwachs gefunden.

Wenn wir nicht die Zahl, sondern die lichte Weite der Gefäße ins Auge fassen, ändert sich das Bild. Diese nämlich ist in dem Holz der Sonnensprosse bedeutend größer, oft doppelt so groß. Da, bei gleichalterigen Sprossen, außerdem die Gesamtmasse

¹⁾ Die oft schwer erkennbaren Grenzen der Jahresringe heben sich bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure deutlich in dunkelroter Färbung ab. Eigentümlicherweise färben sich nämlich gerade diejenigen Zellschichten, welche die Grenze zweier Jahresringe bilden, bedeutend dunkler als das übrige Holz.

des Holzes in Sonnensprossen um ein Vielfaches größer ist als in Schattensprossen, so können wir zusammenfassend sagen, daß die Summe der lichten Querschnitte der Gefäße zwar im Verhältnis zum gesamten Holzquerschnitt des betreffenden Sprosses im Schatten größer ist, absolut genommen aber in der Sonne weit überwiegt. Letzteres ist in Anbetracht der in sonniger Lage viel lebhafteren Transpiration und der größeren Zahl von Blättern, die bei Sonnensprossen mit Wasser versorgt werden müssen, durchaus verständlich. Dieses Ergebnis stimmt auch mit dem Kohls (S. 99 u. f.) überein, wie ja dem früher (S. 7) Ausgeführten zufolge zu erwarten stand. Dagegen tritt eine Verengung der Gefäße, wie sie von Warming (S. 208) für echte Xerophyten angegeben ist, offenbar deshalb nicht auf, weil ein Wassermangel im Erdboden für die Buche nicht in Frage kommt.

Sehr häufig sind die Jahresringe der Buche exzentrisch gebaut, wobei es sich in der Mehrzahl der Fälle um Epitrophie, aber auch nicht selten um Hypotrophie handelt. (Vgl. N. J. C. Müller, S. 521, Ursprung, S. 260 u. f.) Alsdann war nach meinen Beobachtungen überall die geförderte Seite insbesondere durch mächtig entwickeltes Libriform ausgezeichnet, nicht, wie von Kny (1877) und Lämmermayr (S. 31) für andere Pflanzen angegeben worden ist, durch Vermehrung der Gefäße und Vergrößerung ihrer lichten Weite. Im Grade der Verholzung zeigte sich zwischen der geförderten und ihrer Gegenseite kein Unterschied, wie man ihn in Analogie zu dem bei den primären Bastzellen Beobachteten vielleicht hätte erwarten können. — Bei einer anderen Pflanze aber, nämlich dem schon mehrfach erwähnten *Acer palmatum*, lag ein solches analoges Verhalten von Rinde und Holz tatsächlich vor. Hier war — bei einjährigen Sonnensprossen — ebenso wie der Sklerenchymring der Rinde, so auch der Holzkörper auf der Sproßoberseite schwach, auf der Sproßunterseite stark verholzt.

6. Mark.

Das Mark der Buchensprosse zeigte im wesentlichen bei Sonnen- und Schattensprossen übereinstimmenden Bau. Jedoch enthielt es in Sonnensprossen, ihrer energischeren Assimilations-tätigkeit entsprechend, bedeutend mehr Stärke gespeichert.

7. Übersicht der Ergebnisse.

Überschauen wir kurz die bisherigen Ergebnisse, soweit sie die Buche betreffen!

Als echte Licht- und Schattenmerkmale sind die folgenden anzusehen: Sonnensproßachsen sind in jeder Beziehung üppiger, insbesondere dicker und länger als Schattensproßachsen, weshalb auch sämtliche Gewebe in ersteren eine, absolut genommen, mächtigere Entwicklung aufweisen. — An Sonnenachsen ist die

Epidermis kleinzelliger und dickwandiger als an Schattenachsen. Das Periderm bildet sich frühzeitiger und reichlicher in sonniger als in schattiger Lage aus und besitzt in der Sonne stärkere Tangentialwände. Steinzellen im grünen Rindenparenchym finden sich bei Sonnenachsen in großer Menge, bei Schattenachsen nur vereinzelt. Die primären Bastfasern besitzen in der Sonne oft noch etwas stärker verdickte Wände als im Schatten. Der Holzkörper ist in Sonnensprossen weit mächtiger entwickelt und besitzt bedeutend weitere Gefäße als in Schattensprossen. Der Zahl nach aber treten die Gefäße in Sonnensprossen mehr zurück, während die Holzfasern hier überwiegen.

Eine Anzahl weiterer anatomischer Unterschiede charakterisieren den Gegensatz zwischen Langtrieben und Kurztrieben. Langtriebe besitzen relativ wenig, Kurztriebe auffallend viel Rindenparenchym. Die Epidermiszellen der Langtriebachsen sind schmal und langgestreckt, in Längsreihen angeordnet, diejenigen der Kurztriebachsen von kurzer Form und meist ohne regelmäßige Lagerung. Steinzellen sind in Langtrieben gewöhnlich zahlreicher vorhanden als in den Kurztrieben gleicher Beleuchtungsstufe. Die Bastbeläge zeigen in Kurztrieben im Verhältnis zu Langtrieben eine auffallend schwache Ausbildung. Das Lumen der einzelnen Bastfasern ist bei Langtrieben, allerdings nur oberseits, meist geschwunden, während es bei Kurztrieben gewöhnlich auf dem ganzen Umfang des Sproßquerschnittes erhalten bleibt. Die Heterotrophie der primären Rinde, welche sich in der Verteilung der Steinzellen und in der Beschaffenheit der Bastfasern ausprägt, tritt nur bei Langtrieben deutlich hervor, fehlt dagegen, bis auf Andeutungen, den Kurztrieben. — Die Kurztriebe lassen in anatomischer Beziehung in manchen Punkten eine gewisse Tendenz zum Schattensproßcharakter erkennen, der auch ihrer Verteilung an der Pflanze — im schattigen Innern der Krone und an weniger günstig beleuchteten Teilen der Sonnensprosse — entspricht.

Schließlich stellten wir zwischen Ober- und Unterseite der stets dorsiventral gebauten Buchenachsen mannigfache anatomische Unterschiede fest. Das Periderm tritt auf der Sproßoberseite früher und reichlicher auf als auf der Sproßunterseite — insbesondere bei Sonnensprossen. Das Kollenchym läßt oberseits 1—2 Zelllagen mehr erkennen und ist kleinzelliger als unterseits. Steinzellen im Rindenparenchym finden sich bei Langtrieben in der oberen Querschnittshälfte in großer Menge, in der unteren Hälfte sehr spärlich, wogegen sie bei Kurztrieben um den ganzen Querschnitt herum nahezu gleichmäßig verteilt sind. Die primären Bastfasern besitzen, ebenfalls nur bei Langtrieben, in der oberen Hälfte des Querschnitts sehr weitgehend verdickte, schwach verholzte Wände, unterseits dagegen viel weniger verdickte, stark verholzte Wände. Auch diese Eigentümlichkeit tritt bei Kurztrieben wenig oder gar nicht hervor.

Die angeführten Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite dürften wohl nur zum kleineren Teile eine direkte Wirkung von

Beleuchtungsunterschieden sein, vielmehr zunächst mit der Dorsiventralität der Sproßachse zusammenhängen. Daß diese ihrerseits vom Lichte beeinflußt werde, ist allerdings aus verschiedenen Gründen wahrscheinlich.

B. Die Keimlingsachsen der Buche.

Die Keimlinge bieten, da sie unmittelbar aus den Samen hervorgehen, für unsere Untersuchung den Vorteil, von allen auf die vorangegangene Vegetationsperiode sich zurückführenden Einwirkungen frei zu sein, während bei allen anderen Sprossen, nach de Bois und Nordhausen (II), gerade diese Einwirkungen für die Ausbildung von Sonnen- und Schattenmerkmalen bedeutsam sind. Daher ist die Betrachtung von Keimlingsachsen von besonderem Interesse, wengleich uns hier der im Anfang besonders hervorgehobene Vorteil, das Vergleichsmaterial von ein und demselben Individuum entnehmen zu können, verloren geht.

Da in der freien Natur Buchenkeimlinge in stark besonnener Lage selten zu finden sind, wurden diese Beleuchtungsbedingungen künstlich geschaffen. Im Freien gekeimte Sämlinge wurden in frühester Jugend in Töpfe gepflanzt und, bei dauernd genügender Bodenfeuchtigkeit, an einer der Sonne gut ausgesetzten Stelle weiter kultiviert. Der Standort der Töpfe befand sich, um der feuchteren Bodenatmosphäre entrückt zu sein, einige Meter über dem Erdboden. Die Schattenkeimlinge wurden unmittelbar in einem alten Waldbestande eingesammelt.

Die Buchenkeimlinge besitzen ein gestrecktes Hypokotyl und daher oberirdische Keimblätter; das auf diese folgende erste Internodium schließt mit zwei opponiert stehenden Primärblättern ab. In Schattenlage nun stellen die Keimlinge mit der Anlage der diesen Primärblättern unmittelbar folgenden Winterknospe ihr erstjähriges Wachstum ein; bei starker Besonnung dagegen entwickeln sie — nach einer mehr oder minder langen Wachstumpause — noch einen unter günstigen Umständen recht viele Blätter tragenden, streng zweizeilig beblätterten Langtrieb.

Es wurde um Mitte Juli bei einer Anzahl von Keimpflanzen das erste Internodium (Epikotyl) etwa in der Mitte geschnitten.

Die Epidermis war um diese Zeit schon überall tot und, an Sonnensprossen, auch schon zum größten Teil abgestoßen. Ihr Bau ist bei Sonnen- und Schattenpflanzen fast gleich. Hier wie dort zeigen die Zellen eine tangential gestreckte Form und sind mit einer zarten Kutikula überzogen, ähnlich wie wir es bei den Schattensprossen der erwachsenen Pflanzen sehen. Bezüglich des Periderms verhalten sich die Keimlinge nicht anders als die Sprosse der erwachsenen Pflanze. Das primäre Rindenparenchym ist im allgemeinen bei den Sonnenpflanzen mächtiger entwickelt als bei den Schattenpflanzen. Das Kollenchym zeigt in Sonne und Schatten etwa gleiche und zwar ziemlich schwache Ausbildung. Steinzellen fehlen sowohl in der Sonne wie im

Schatten gänzlich, und zwar nicht nur im Epikotyl, sondern auch in den Internodien des bei Sonnenkeimlingen darauf folgenden Langtriebes.¹⁾ Die Bastbeläge der Leitbündel sind in Sonnen- und Schattenkeimlingen quantitativ völlig gleich entwickelt und unterscheiden sich nur in geringfügiger Weise dadurch, daß die Zellwände in der Sonne teilweise etwas stärker verdickt sind. Fast sämtliche Zellen weisen ein deutliches Lumen auf. Kalziumoxalat findet sich in der Rinde der Schattenkeimlinge sehr spärlich, in derjenigen der Sonnenkeimlinge massenhaft. Keine Beziehung zum Licht besitzen aber die großen Oxalattmengen, die die Bastbeläge außenseits gleichsam einhüllen. Der Holzkörper zeigte bei den Sonnenpflanzen schon reichlich sekundär gebildetes Holz, während bei den Schattenpflanzen die Kambiumtätigkeit kaum begonnen hatte. Die Wandungen der Holzelemente waren in der Sonne dicker und von dichter Konsistenz, die Gefäße weitlumiger als im Schatten. Das Mark erschien im Schatten ein wenig, aber unerheblich großzelliger und wies hier etwas schwächere Wände auf. Die Markzellen der Sonnenpflanzen waren vollgepfropft mit großen, eckigen Stärkekörnern, wogegen im Mark der Schattenpflanzen nur kleine, runde Stärkeköerner in weit geringerer Zahl vorhanden waren.

Überblicken wir kurz diese Befunde, so müssen wir die zwischen den Achsen von Sonnen- und Schattenkeimlinge zutage getretenen Bauunterschiede zum einen Teil (Holzkörper, Stärke, Kalziumoxalat) auf die besseren Assimilationsbedingungen und den regeren Stoffwechsel der Sonnenlage, zum andern Teil (Periderm) wohl, wie bei der erwachsenen Pflanze, auf direktere Einwirkung des Lichts zurückführen. — In den primären Geweben aber sind die Unterschiede auffallend gering. Einzig das Rindenparenchym zeigt erheblichere Abweichungen. Hinsichtlich der Oberhaut, des Kollenchyms, der Steinzellen, der Bastbeläge fehlten die bei den Sprossen des älteren Baumes gefundenen Licht- und Schattenunterschiede so gut wie ganz. Hierin liegt eine weitere Stütze für die schon hinsichtlich der Blätter durch de Bois und Nordhausen (II) experimentell begründete Behauptung, daß die Fähigkeit der Buchensprosse, direkt auf die Bedingungen der Umwelt zu reagieren, ziemlich eng begrenzt ist und daß wir deshalb die an den Sprossen des erwachsenen Baumes gefundenen Unterschiede wesentlich auf die vorhergehende Vegetationsperiode zurückführen müssen.

Beachtenswert ist aber weiterhin, daß der in Sonnen- und Schattenlage nahezu gleichartige Bau der Keimlingsachsen sehr viele Anklänge gerade an den Bau der Schattensproßachsen der älteren Pflanze zeigt: ich erinnere nur an die Form der Oberhautzellen, die Ausbildung des Kollenchyms und der Bastfasern und, vor allem, an das Fehlen der Steinzellen. Diese Tatsache ist deshalb von besonderem Interesse, weil in zwei kürzlich

¹⁾ Diese Tatsache bestätigte sich auch an sehr üppigen Baumschulkeimlingen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte.

erschienenen Arbeiten (Schramm und Nordhausen III) die gleiche Übereinstimmung hinsichtlich der Blätter dargetan worden ist. Beide Autoren haben unabhängig voneinander gezeigt, daß Keimlingsblätter auch bei sonnigem Standort den Bau der typischen Schattenblätter aufweisen; und daß deshalb in den Schattenblättern eine Wiederholung, gleichsam ein durch mangelhafte Existenzbedingungen hervorgerufener Rückschlag zur Jugendform zu sehen ist. Es steht nach meinen Befunden nichts im Wege, diese Auffassung auch auf die Sproßachsen auszudehnen.

Die Knospen der Buche.

Auch die Knospen der Buche zeigen, ebenso wie die übrigen Teile des Sprosses, gewisse, durch die Verschiedenheit des Lichtgenusses bedingte Bauabweichungen. De Bois macht hierüber schon einige Angaben, die ich im Folgenden in einigen Punkten ergänzen möchte.

Sofort fällt in die Augen, daß Sonnenknospen erheblich größer sind als Schattenknospen. Hierzu trägt zunächst die bei ersten erheblichere Größe des Vegetationskegels bei. Ferner wirkt die in Sonnenknospen meist größere Anzahl von jungen Laubblättern mit, wenn auch in der Größe derselben ein von der Lichtlage abhängiger Unterschied nicht besteht. Besonders maßgebend hierfür sind aber die Knospenschuppen, deren Zahl und Abmessungen in der Sonne beträchtlich größer sind. Die Knospenschuppen, die bei der Buche den Wert von Nebenblättern haben, stellen ja den eigentlichen Knospenschutz dar; und es ist verständlich, daß dieser in freier Lage, wegen der hier viel größeren Gefahr des Austrocknens durch Hitze und Wind, ein besserer ist. — Daß die Zahl der Schuppen unter dem Einflusse besserer Beleuchtung sich vergrößert, tritt besonders klar hervor, wenn man Knospen, die die gleiche Zahl von Laubblättern enthalten, gegenüberstellt. Beim Vergleiche von Knospen mit je 4 Blättern z. B. zählte ich in der Sonne 2—3 Paar Schuppen mehr als im Schatten, was übrigens den von de Bois angegebenen Durchschnittswerten entspricht.

Die Knospenschuppen bestehen in ihren frei an die Außenluft grenzenden Teilen aus dickwandigen, verholzten Sklerenchymfasern, während die nach innen zu gelegenen Teile oder ganzen Schuppen mehr und mehr zartwandig werden. Fertigt man im Laufe des Winters Querschnitte durch die derbwandigen Teile an — die zartwandigen bieten kaum Vergleichspunkte — so lehrt deren Betrachtung Folgendes: Die Gesamtdicke der Schuppen ist bei Sonnenknospen doppelt, ja mehr als doppelt so groß als bei Schattenknospen, was durch Vergrößerung der einzelnen Zellen sowie, in geringerem Maße, durch Vermehrung ihrer Anzahl bewirkt wird. Die Wanddicke behält zur Größe der Zellen immer dasselbe Verhältnis bei. Die Schuppen sind stets von rudimentären Leitbündeln durchzogen, welche gleichfalls in der Sonne einen

größeren, oft doppelt so großen Durchmesser besitzen. Eine dichtere Verteilung derselben bei den Schuppen der Sonnenknospen — etwa entsprechend dem dichteren Adernetz der Sonnenlaubblätter — war jedoch nicht nachzuweisen.

Die Asymmetrie der Buchen- und Ulmenblätter.

Was den Einfluß des Lichtes auf die Laubblätter betrifft, so berücksichtige ich diesen nur hinsichtlich einer Sonderfrage; und zwar werde ich — insbesondere unter Bezugnahme auf eine neuerdings zutage getretene Meinungsverschiedenheit — einige die Asymmetrie der Buchen- und Ulmenblätter betreffende Punkte kurz besprechen.

Nordhausen (I) hat die, bei Buche und Ulme, zwischen den verschiedenen Sprossen eines Baumes bestehenden, bereits von Wiesner (I) erkannten Unterschiede im Asymmetriegrade der Blätter auf Verschiedenheiten der Beleuchtungsintensität zurückgeführt. Er stellte fest, daß der Unterschied der Blatthälften bei der Ulme in besonnener, bei der Buche in beschatteter Lage ein größerer sei als unter den entgegengesetzten Beleuchtungsbedingungen. Daneben war sowohl Wiesner wie Nordhausen nicht entgangen, daß gleichzeitig auch zwischen den verschiedenen Blättern ein und desselben Sprosses Unterschiede des Asymmetriegrades bestehen. Diesen letzteren Unterschieden geht nun Boshart in einer unlängst erschienenen Arbeit (I) mit besonderer Sorgfalt nach; und auf Grund der Tatsache, daß „die Blätter desselben Sprosses an der Basis asymmetrische, an der Spitze symmetrische Gestalt besitzen, obwohl sie gleicher Beleuchtung ausgesetzt sind“ (I, S. 109), glaubt er jeglichen Einfluß des Lichtes auf den Asymmetriegrad der Blätter leugnen zu dürfen. Diese Schlußfolgerung Bosharts ist jedoch nicht berechtigt. Denn in gleicher Weise würde man auch jeden Einfluß des Lichtes bzw. Schattens auf die Größe der Blätter bestreiten müssen, da ja zwischen den einzelnen Blättern eines Sprosses neben den Asymmetrieunterschieden auch erhebliche Größenunterschiede bestehen. Und doch wird niemand hierdurch veranlaßt werden, den gerade bei der Buche längst allgemein anerkannten Einfluß des Beleuchtungsgrades auf die Blattgröße in Zweifel zu ziehen. Da Boshart aber den Vergleich korrespondierender Blätter verschiedener Sprosse ganz unterlassen hat und auch die Anwendung von Meßmethoden, obwohl schon Wiesner (I) solche mit großer Sorgfalt zur Anwendung gebracht hatte, für überflüssig hält (II, S. 31), so wird man seinem Einwand nicht allzuviel Gewicht beimessen können.

Gleichwohl schien es mir von Interesse zu sein, die Frage durch erneute Messungen zu prüfen. Wenn auch die von Nordhausen (I, 18) zum Zwecke der Gewinnung zuverlässiger Durchschnittswerte angewandte Maßnahme, das erste und die letzten Blätter der Sprosse bei der Messung unberücksichtigt zu lassen, einwandfreie Ergebnisse verbürgt, so wandte ich doch mit

Rücksicht auf den erwähnten durch Boshart in das Problem eingeführten neuen Gesichtspunkt eine noch weitergehende Vorsicht an. Ich verglich nämlich — zahlenmäßig — bei der Buche nicht nur Langtriebe und Kurztriebe gesondert, sondern auch in jedem einzelnen Falle die ersten und die letzten Blätter der Sprosse für sich. Dabei bediente ich mich meist der von Wiesner (I) eingeführten Methode des Auswägens der Blatthälften, zum Teil auch der unmittelbaren Flächenausmittlung der Blatthälften mit Hilfe des Planimeters.¹⁾ Letzte Methode wurde bei der Ulme ausschließlich angewandt. Natürlich können zahlenmäßig nur Größenunterschiede, nicht Formunterschiede dargestellt werden; dessen ungeachtet aber geben unsere Ziffern für die Buche ein recht genaues, für die Ulme ein zum mindesten hinreichendes Bild der tatsächlichen Asymmetrieverhältnisse. — Den Vergleichen wurden selbstverständlich — mit Rücksicht auf die gerade hinsichtlich der Asymmetrie sehr erheblichen individuellen Verschiedenheiten der Pflanzen gleicher Spezies — stets Sprosse ein und desselben Individuums zugrunde gelegt.

Buche (*Fagus silvatica* L.).

a) Langtriebe.

1. Die ersten drei Blätter je eines Sprosses (Wägung).²⁾

Sonne (10 Blätter am Sproß) 1 : 1,20
Schatten (4 „ „ „) 1 : 1,38

2. Endblätter einer größeren Anzahl von Sprossen (Wägung).

Sonne (7 Endblätter) 1 : 1,012
Schatten (6 „ „) 1 : 1,06

3. Sämtliche Blätter je eines Sonnen- und Schattensprosses einzeln (Planimeter).

Es verhält sich die kleinere Blatthälfte zur größeren wie 1 zu den folgenden Ziffern:

Blatt	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sonne	1,075	1,13	1,04	1,10	1,046	1,005	1,052	1,038	sehr klein	
Schatten	1,195	1,192	1,287	1,286	1,11	1,032				

b) Kurztriebe.

1. Die drei ersten Blätter je eines Sprosses (Wägung).

Sonne (5 Blätter am Sproß) 1 : 1,238
Schatten (4 „ „ „) 1 : 1,322

¹⁾ Für die lebenswürdige Überlassung des Planimeters spreche ich Herrn Privatdozenten Dr. Neuendorff meinen verbindlichsten Dank aus.

²⁾ In der Regel wurden die einander entsprechenden Blatthälften mehrerer Blätter gemeinsam gewogen; die Ziffern geben also das durchschnittliche Verhältnis der kleineren zur größeren Blatthälfte an.

2. Je 4 Endblätter (Wägung).

Sonne 1 : 1,111
 Schatten 1 : 1,196

3. Sämtliche Blätter einzeln planimetriert.

	1	2	3	4
Sonne	1,1	1,098	1,16	1,05
Schatten	1,29	1,10	1,29	1,057

Ulme.

Sämtliche Messungen mittels Planimeters. Es verhält sich die kleinere Blatthälfte zur größeren wie 1 zu den folgenden Ziffern.

Blatt	<i>Ulmus scabra</i> Miller Drei verschiedene Bäume						<i>Ulmus campestris</i> L.	
	So	Sch	So	Sch	So	Sch	So	Sch
1	1,88	1,30	1,57	1,40	2,64	1,53	1,32	—
2	1,37	1,20	1,50	1,21	1,55	1,45	—	—
3	1,34	1,18	1,33	1,12	—	1,26	1,39	0,91
4	1,64	1,17	1,10	1,00	1,36	1,13	—	1,11
5	1,29	1,14	1,14	0,95	—	1,19	1,21	1,04
6	1,54		Im Mittel:		1,27		—	1,09
7	1,11		1,33	1,14	—		1,16	
8	1,39				1,21		—	
9	1,38						1,31	
10							—	
11							1,08	
12							—	
13							1,14	
14							—	
15							1,44	

Jede einzelne der vorstehenden Messungen bestätigt die Feststellung Nordhausens, daß die Beleuchtungsverhältnisse einen modifizierenden Einfluß auf die Blattasymmetrie ausüben. Und zwar ist — in Übereinstimmung mit Nordhausens Angaben — der Unterschied der Blatthälften, bei der Buche stets im Schatten, bei der Ulme in der Sonne ein größerer. Dabei wurden die der Messung unterworfenen Sprosse beliebig gewählt; sie entsprechen dem Durchschnitt und stellen nicht etwa Ausnahmefälle dar. Bei der Ulme wurden jedoch streng alle diejenigen Sprosse ausgeschlossen, welche den Charakter von Adventivsprossen zeigen, wie Wasserreiser, Wurzelschosse usw. Denn diese zeigen ganz abweichende Blattformen (vgl. Nordhausen I, S. 15). — Im einzelnen betrachtet, lehren die Messungen, was zunächst die Buche betrifft, daß die ersten Blätter der Langtriebe den Gegensatz zwischen Sonne und Schatten viel deutlicher zeigen als die letzten. Das ist angesichts der schon an sich sehr geringen Asymmetrie der Endblätter nicht zu verwundern. Bei den Kurztrieben, die diese Abnahme der Asymmetrie nach der Sproßspitze hin in viel ge-

ringerem Maße aufweisen und außerdem für uns den Vorteil einer in Sonnen- und Schattenlage gleichen Blattzahl besitzen, ist der Gegensatz an sämtlichen Blättern deutlich. Ebenfalls ist er bei der Ulme überall klar ausgeprägt; der Vergleich der einzelnen Zahlenaufnahmen läßt aber zugleich die starken individuellen Schwankungen erkennen.

Die Planimetraufnahmen veranschaulichen auch die von Boshart hervorgehobenen Gradunterschiede der Asymmetrie am einzelnen Sproß in klarer Weise. Wir sehen, daß bei der Buche in der Regel nicht die ersten, sondern die diesen folgenden, bestausgebildeten Blätter das Maximum der Asymmetrie aufweisen. Alsdann sinkt der Asymmetriegrad bei Langtrieben bis zu annähernder Symmetrie. — Die Ulme verhält sich in mancher Hinsicht anders, zunächst insofern, als hier das erste Blatt jedes Sprosses im allgemeinen die stärkste Ungleichseitigkeit zeigt; des weiteren darin, daß die Abnahme des Asymmetriegrades nach der Spitze des Sprosses zu nicht annähernd so weit geht wie bei der Buche. Dieselbe ist überhaupt nur in groben Umrissen festzustellen, während im einzelnen viele regellose Schwankungen das Bild trüben. In einem Falle (Zahlenaufnahme 4) stellte sich zufällig sogar das allerletzte Blatt als das allerungleichseitigste heraus! — Jedenfalls wird Bosharts Angabe, daß das letzte Blatt bezüglich seiner Symmetrieverhältnisse keine Sonderstellung einnehme, durch unsere Messungen bestätigt.

Als Ursachen der letztbesprochenen Erscheinungen werden wir — mit Boshart — nur innere Faktoren ansehen können, ebenso wie ja die mit asymmetrischer Blattform stets verbundene Sproßdorsiventralität als solche zweifellos auf innere Faktoren zurückgeführt werden muß. Boshart stellt nun (z. B. II, S. 30) die am einzelnen Buchen- und Ulmenjahrestrieb auftretenden Änderungen des Asymmetriegrades unmittelbar in Parallele zu der von *Acer* bekannten Tatsache, daß Seitensprosse im Laufe der Jahre von dem ihre Dorsiventralität bedingenden Einflusse ihrer Mutterachse unabhängig und infolgedessen mehr und mehr radiär werden. In der Tat aber liegen bei der Buche die Dinge ganz anders. Denn mögen Buchensprosse auch noch so viele Jahre fortwachsen: sie werden doch nie radiär bzw. ihre Blätter symmetrisch, sondern jeder neue Jahrestrieb, mag er einen älteren Zweig fortsetzen oder aus einer Achselknospe hervorgehen, beginnt stets wieder in der bekannten Weise mit stark asymmetrischen Blättern, um mit weniger asymmetrischen zu schließen. Möglicherweise allerdings geht Boshart, ohne freilich in seiner Arbeit irgendwie darauf hinzuweisen, von der Voraussetzung aus, daß die Jahrestriebe der Buche in gleicher Weise wie die der Ulme ihren Sproßgipfel frühzeitig abwerfen und durch Seitentriebe ersetzen, d. h. ausnahmslos den Charakter von Seitensprossen besäßen. Diese insbesondere in Wiesners Schriften (II, S. 3; III, S. 676; V, S. 85) mehrfach wiederkehrende Ansicht ist jedoch,

wie mich eingehende Nachprüfungen gelehrt haben, irrig: die Buche besitzt im Gegenteil dauernd tätige Vegetationspunkte; ihre Sprosse sind — normalerweise — sämtlich Monopodien.¹⁾ Da sich somit Haupttriebe und Seitentriebe völlig gleich verhalten, darf man vielleicht eher annehmen, daß in der jährlichen Periode der Asymmetrie ein ähnlicher Jahresrhythmus zum Ausdruck komme wie z. B. in dem gesetzmäßigen Zu- und Abnehmen der Blattgröße an den einzelnen Jahrestrieben.

Wenig einleuchtend dünkt mich bezüglich der Buche auch die Ansicht Bosharts (I, Zsfssg.), daß die in der Blattasymmetrie zum Ausdruck kommende Dorsiventralität auf einer „Schwächung“ des Seitensprosses durch den Muttersproß, der Übergang zum radiären Bau bzw. die Abnahme der Asymmetrie nach der Spitze des Sprosses zu aber auf einer besseren Ernährung beruhe. Denn daß gerade der Gipfel eines Buchensprosses, wo die Achse am schwächtesten ist und die Blätter am kleinsten sind, der besternährte Teil desselben sei, dürfte doch recht schwer zu begründen sein. Hiergegen spricht auch bei *Ulmus* das regelmäßige Abfallen des Sproßgipfels, welches manche Autoren, z. B. N. J. C. Müller (S. 300) geradezu auf Nahrungsmangel zurückführen.

Endlich konnte ich auch nicht finden, daß — wie Boshart (z. B. II, S. 27 und 29) angibt — zwischen der Blattasymmetrie und dem dorsiventralen Bau der Sproßachsen ein strengerer Parallelismus bestehe. Bei *Fagus* zeigt die Sproßachse an der Spitze der Langtriebe trotz fast symmetrischer Blätter genau den gleichen, typisch dorsiventralen Trapezquerschnitt wie an der mit stark asymmetrischen Blättern besetzten Basis. Und bei *Ulmus* konnte ich auch an Sprossen, deren Blätter eine inverse Asymmetrie besaßen, nämlich an Wurzelschossen (vergl. Nordhausen I, S. 16), den gleichen hypotrophen Bau wie an normalen Ulmensprossen nachweisen.

Ergebnisse.

Die anatomische Struktur der Buchensproßachsen wird in mehreren Punkten, ähnlich wie die der Blätter, durch den Einfluß verschiedener Beleuchtungsstärke abgeändert. Zwischen Langtrieben und Kurztrieben bestehen außerdem eine Reihe von anatomischen Unterschieden, die zum Teil gewisse Licht- und Schattenmerkmale andeutungsweise widerspiegeln.

Bei den Keimlingsachsen der Buche bewirken Beleuchtungsunterschiede nur geringe anatomische Bauabweichungen. Die Achsen auch der im Licht gewachsenen Keimlinge weisen in ihrem Bau Anklänge an den Bau der Schattensprosse älterer Pflanzen

¹⁾ Nachträglich fand ich bei zahlreichen älteren Autoren Angaben, die mit meinem Befunde übereinstimmten; so bei Henry (S. 316), Wigand (S. 56), Döll (S. 541), Th. Hartig (S. 223), N. J. C. Müller (S. 428 u. 497). Nur Wigand (an anderen Stellen seines Buches, S. 66 u. S. 139) und in daran anklingender Weise Büsgen (I, S. 3; II, S. 50) und L. Klein (S. 209) geben an, daß neben monopodialer Sproßfortpflanzung auch ein Abwerfen der Endknospen „oft“ bzw. „nicht selten“ vorkomme.

auf, ähnlich wie dies erst kürzlich durch Schramm und Nordhausen (III) für die Primärblätter nachgewiesen wurde.

Die Knospen der Buche weichen in besonnener Lage nach Zahl, Größe und innerem Bau der Knospenschuppen von denen des Schattens ab.

Gegenüber Boshart konnte der Einfluß der Beleuchtung auf den Grad der Blattasymmetrie, wie er von Nordhausen behauptet wurde, durch genaue Messungen erneut festgestellt werden.

Diese Arbeit ist in den Jahren 1911 bis 1912 im Botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt worden. Es gereicht mir zu besonderer Freude, meinen verehrten Lehrern, Herrn Geheimrat Professor Dr. Reinke und Herrn Professor Dr. Nordhausen für die mir in reichem Maße gewährte Anregung und Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zitierte Literatur.

- Areschoug, Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die Anatomie der Blattorgane. (Englers Bot. Jahrb. Bd. 2. 1882.)
- de Bois, Het bepalen der gevoelige periode van den invloed van het licht op de structuur der bladschijf. (Handelingen van het vijfde Vlaamsch Natuur- und Geneeskundig Congres. Brugge 1901.)
- Boshart, I. Beiträge zur Kenntnis der Blattasymmetrie und Exotrophie. (Flora, N. F. Bd. 3. 1911.)
- II. Über die Frage der Anisophyllie. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)
- Büsgen, I. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.
- II. Cupuliferen. In Kirchner, Loew, Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II. Stuttgart 1911.
- Döll, Flora des Großherzogtums Baden. Bd. II. Karlsruhe 1859.
- Douliot, I. Influence de la lumière sur le développement du liège. (Journ. de Bot. 1889.)
- II. Recherches sur le périderme. (Ann. des sc. nat. Botanique. Sér. 7. T. 10. 1889.)
- Dufour, Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. (Ann. des sc. nat. Botanique. Sér. 7. T. 5. 1887.)
- Goebel, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
- Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. (In Schenks Handbuch der Botanik. Bd. II.)
- Hartig, R., Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.
- Hartig, Th., Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin 1878.
- Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. (Beihfte zum Bot. Zentralbl. 1904.)
- Henry, Knospenbilder, ein Beitrag zur Kenntnis der Laubknospen. (Nova Acta Acad. Carol. Leop. Bd. 22. T. 1. 1846.)

- v. Höhnel, Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. (Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. 76. 1. 1877.)
- Klein, L., Forstbotanik. Tübingen 1903. (Sonderabdruck aus Loreys Handbuch der Forstwissenschaft. 2. Aufl.)
- Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers etc. (Sitzungsber. der Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin. 1877.)
- Kohl, Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.
- Laborie, Sur l'anatomie des pédoncules, comparée à celle des axes ordinaires. (Comptes rend. de l'Acad. des Sc. Vol. 99. Nr. 24. 2. sem. 1884.)
- Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 110. 1. 1901.)
- Mer, Influence de l'exposition sur l'accroissement du bois des sapins. (Journ. de Bot. Bd. 2. 1888.)
- Müller, N. J. C., Botanische Untersuchungen. Bd 1. Heidelberg 1877.
- Nilsson, Das Assimilationssystem des Stammes. (Bot. Zentralbl. Bd. 27. 1886.)
- Nordhausen, I. Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1901.)
- II. Über Sonnen- und Schattenblätter. [1. Mitt.] (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 21. 1903.)
- III. Über Sonnen- und Schattenblätter. [2. Mitt.] (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 30. 1912.)
- Pick, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. (Bot. Zentralbl. Bd. 11. 1882.)
- Poulsen, Om Korkdannelse paa Blade. (Videnskabelige meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. 1875.)
- Ricôme, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. d. sc. nat. Botanique. Sér. 8. T. 7. 1898.)
- Schimper, A. F. W. I. Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. (Bot. Zeitg. 1888.)
- II. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- Schramm, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. (Flora. N. F. 4. 1912.)
- Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904.)
- Stahl, I. Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. (Bot. Zeitg. 1880.)
- II. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standorts auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 16. N. F. 9. 1883.)
- Trautwein, Über Anatomie einjähriger Zweige und Blütenstandsachsen. (Diss. Halle 1883.)
- Ursprung, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Beih. z. Bot. Zentralbl. Abt. I. Bd. 19. 1906.)
- Warming, Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896.
- Wiesner, I. Beobachtungen über den Einfluß der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 58, 1. 1868.)

Wiesner, H. Der aufsteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. (Bot. Zeitg. 1889.)

— III. Untersuchungen über den Einfluß der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abh.: Die Anisomorphie der Pflanze. (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 101, 1. 1892.)

— IV. Experimenteller Nachweis paratonischer Trophieen beim Dickenwachstum. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 14. 1896.)

— V. Biologie der Pflanzen. 2. Aufl. Wien 1902.

Wigand, Der Baum. Braunschweig 1854.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [BH_31_1](#)

Autor(en)/Author(s): Farenholtz Hermann

Artikel/Article: [Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. 90-118](#)