

Über die Anatomie des Laubblattes.

Von R. Paulmann.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Von allen Organen der Pflanze ist zweifellos das Laubblatt anatomisch am genauesten untersucht. Systematische, physiologische wie auch ökologische Gesichtspunkte haben das Blatt immer wieder zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht. Namentlich die Beziehungen zur Außenwelt und ihr Einfluß auf die Struktur des Laubblattes sind in zahlreichen Arbeiten nachgewiesen und zu erklären versucht worden. Erwähnt seien nur die enormen Strukturverschiedenheiten der unter ganz verschiedenen Lebensbedingungen wachsenden Xero- und Hygrophyten. Aber auch feinere Unterschiede in Gestalt und Bau des Blattes konnten auf äußere Einflüsse zurückgeführt werden. Beispielsweise ist das Blatt befähigt, selbst auf geringe Differenzen im Lichtgenuß in außerordentlich feiner Weise zu reagieren, wie das in den Strukturverschiedenheiten von den sogenannten Sonnen- und Schattenblättern zum Ausdruck kommt.

Für derartige vergleichende Untersuchungen ist nicht jedes beliebige Laubblatt einer Pflanze in gleicher Weise geeignet. Erst neuerdings ist durch Goebel, Yapp, Schramm und Nordhausen nachgewiesen worden, daß nach dem Alter und der Insertionshöhe des Blattes selbst an derselben Pflanze der Bau des Laubblattes unabhängig von äußeren Einflüssen bedeutend variieren kann. Ähnliche Einschränkungen gelten für die Beobachtungen an dem einzelnen Blatt. Wenn man für gewöhnlich nur ganz bestimmte Stellen bevorzugte, — die mittlere Partie eines Blattes dürfte dies meist sein — so ging man von der richtigen Erfahrung aus, daß das Blatt nicht in allen seinen Teilen gleichgebaut ist. Wie aber derartige Unterschiede beschaffen sind, ist meines Wissens nicht genauer festgestellt. Es schien mir daher lohnend, in systematischer Weise die einzelnen Regionen des Blattes anatomisch zu untersuchen und außerdem zu prüfen, inwieweit eine Abhängigkeit von inneren und äußeren Faktoren nachweisbar ist. Schon der ganze morphologische

Charakter des Blattes als eines dorsiventralen, symmetrischen und polaren Organs läßt voraussetzen, daß nicht allein Unterschiede zwischen Oberseite und Unterseite, sondern auch zwischen Mitte und Rand, sowie Basis und Spitze existieren. Es läßt sich ebenfalls nicht bezweifeln, daß diese Unterschiede mit äußeren und inneren Faktoren im Zusammenhang stehen, von denen nur die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse sowie die Transpiration und Wasserzufuhr erwähnt seien. Da es mir auch auf den Nachweis innerer Ursachen ankam, so wurde großer Wert darauf gelegt, Verschiedenheiten bzw. Zufälligkeiten in der Wirkung der äußeren Faktoren auszuschalten. Es braucht nicht betont zu werden, daß hierdurch mit einer Abschwächung der zu beobachtenden Strukturverschiedenheiten gerechnet werden mußte.

Literatur.

Von gelegentlichen Äußerungen abgesehen kommen nur folgende Arbeiten für meine Untersuchungen in Betracht: Als erste sei die von Köhler erwähnt, der im Anschluß an seine Beobachtungen über das Verhalten der Blätter aus verschiedenen Höhenregionen der Pflanze das Verhalten der einzelnen Teile eines Blattes prüft. Schon allein der Umstand, daß er je ein Hoch-, Boden-, Deck-, Laub- und Blütenblatt noch dazu von ganz verschiedenen Pflanzen miteinander vergleicht, also ein ganz heterogenes und dürftiges Material verarbeitet, läßt seine Resultate wenig brauchbar erscheinen. Dazu kommt, daß Beziehungen zu Funktion und Außenwelt von ihm weder gesucht noch berücksichtigt werden.

Nur mit der Verteilung von Spaltöffnungen auf der Blattspreite beschäftigt sich die Arbeit von Espe. Er fand Verschiedenheiten in der Art der Verteilung der Stomata zwischen den einzelnen Teilen des Blattes, ohne allerdings allgemeine Gesetzmäßigkeiten feststellen zu können. Bemerkenswert ist, daß er hier ähnlich — wie schon andere Autoren für ganze Blätter — nachweist, daß an ein und demselben Blatt mit zunehmender Dicke die Zahl der Stomata häufig wächst.

Besonders wichtig ist die Arbeit von Yapp, die sich mit *Spiraea Ulmaria* befaßt. Ähnlich wie Köhler vergleicht er morphologisch und anatomisch die einzelnen Blätter einer Pflanze. Gelegentlich untersucht er auch das einzelne Blatt und findet, daß die Spitzenregion Sonnenblatt-, die Basis Schattenblattcharakter aufweist. Er führt diesen Umstand lediglich auf äußere Einflüsse zurück.

Als letzte Arbeit kommen die Untersuchungen von Sierp in Betracht. Er hat sich die Aufgabe gestellt, verschieden große Pflanzenteile bezüglich ihrer Zellgröße zu vergleichen, und bestimmt zu diesem

Zweck zunächst die mittlere Größe der Zellen eines Gewebes, z. B. die der oberen Epidermis verschiedener Blätter. Er konstatiert, daß die Zellen in der Nähe des Randes immer kleiner sind als die der mittleren Partien; sonst vermag er regelmäßige Schwankungen in der Zellgröße der Epidermis zwischen Basis und Spitze nicht nachzuweisen.

Material und Arbeitsmethode.

Die Untersuchungsobjekte sind mit Ausnahme einer Ficus-Art Laubblätter baum- und strauchartiger Freilandgewächse. Die Stellen, die zur Untersuchung gelangten, wurden nach einem bestimmten Schema angeordnet, das sich am besten an einer einfachen elliptischen Blattfläche erläutern läßt. Es schien mir zweckmäßig, sie mit den Buchstaben des Alphabets zu bezeichnen, die auch späterhin im speziellen Teil zu ihrer Kennzeichnung dienen. In der Richtung von der Basis nach der Spitze wurden als a, b, c, d, e fünf Stellen auf einer Spreitenhälfte so verteilt, daß a in der Nähe der Basis, e in der Nachbarschaft der Spitze liegt und c die Mitte des Spreitenteils einnimmt. Die Punkte b und d halten genau die Mitte der benachbarten Stellen und zwar in gleicher Entfernung von Mittelnerv und Rand. Zur Orientierung in der Querrichtung wurden in gleicher Höhe links und rechts von c die Punkte c_1 und c_2 noch so hinzugefügt, daß sie die Entfernung der Marke c von Mittelnerv (c_1) und Rand (c_2) halbieren.

Es erwies sich nicht für jeden Fall notwendig, alle Punkte zu untersuchen bzw. dort, wo sie untersucht waren, sie durch Zahlen zu belegen. In den meisten Fällen konnte ich mich auf die Untersuchung von Basis (a) und Spitze (e) beschränken. Als strenge Regel gilt es, daß sich alle Marken von größeren Nerven und dem Rande so weit entfernt halten, daß deren Struktureigentümlichkeiten auf den Bau der Spreite ohne Einfluß sind. Zum Beispiel sei erwähnt, daß die Palisaden in größerer Nachbarschaft der Hauptnerven ihren Charakter mehr oder weniger verlieren können.

Für den Fall, daß es sich um kompliziertere Blattformen handelte, wie z. B. um ein gelapptes oder am Grunde tief eingeschnittenes Blatt, schien mir eine kleine Änderung in der Verteilung der Marken angebracht. Während Punkt a in der Nähe der Ansatzstelle des Blattstieles blieb, wurde b in den Spitzenteil des nach hinten gerichteten Blattlappens gerückt. Bei gefiederten und gefingerten Blättern beschränkte ich meine Untersuchung auf die einzelnen Fiedern in der Weise, daß von der ersten an der Basis der Spreite bis zum Endblättchen fortschreitend je die mittlere Partie einer jeden Blättchenhälfte geprüft wurde. Bei dem

doppeltgefiederten Blatt von *Aralia spinosa* wurde dieser Modus der Beobachtung auch auf die Seitenfiedern erster Ordnung ausgedehnt.

Die Feinheit der Unterschiede, um die es sich in den folgenden Untersuchungen handelt, machte es nötig, daß in den meisten Fällen Messungen vorgenommen wurden. Hinsichtlich ihrer Auswahl schien es mir vorteilhaft, mich an die einzelnen Beobachtungsdaten der neuesten Arbeiten über Sonnen- und Schattenblätter zu halten. So wurden neben der Größe und Beschaffenheit der Epidermiszellen, der Zahl und Größe¹⁾ der Stomata, die Länge und Zahl der Palisadenschichten sowie die Dicke des Schwammparenchyms untersucht. Ferner wurde das Vorkommen von Kristallen, Cystolithen und die Länge der Nervatur²⁾ für das Quadratmillimeter als Flächeneinheit zahlenmäßig bestimmt. In allen Fällen ist die Längeneinheit das Mikron. Um das Verhältnis der Dicke des Assimilationsgewebes zum Schwammgewebe auszudrücken, wurde der sogenannte Mesophyllquotient berechnet. Es bedarf keiner Betonung, daß sämtliche Werte Durchschnittswerte darstellen, die von einer großen Anzahl von Messungen herkommen. Außerdem wurden von jeder Pflanzenart stets mehrere Blätter untersucht.

Im allgemeinen sind die einzelnen Teile der Blattspreite in verschiedener Weise den äußeren Einflüssen ausgesetzt. So wird meist, abgesehen von lokalen Abdeckungen durch die Nachbarblätter, die Blattspitze mehr vom Licht getroffen als die Basis, wodurch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft und damit die Transpiration ebenfalls ungleich werden. Tatsächlich spiegeln sich die eben erwähnten Verhältnisse, wie ich als Resultat vorweg bemerken möchte, auch im Bau des Blattes wieder, ja sie können auch, was besonders hervorzuheben ist, unabhängig von jenen äußeren Faktoren auftreten. Um dies nachweisen zu können, mußten die letzteren möglichst ausgeschaltet werden. Zu diesem Zweck wurden nur solche Blätter gewählt, die in ihrer fixen Lichtlage und während ihrer Entwicklung vom Lichte gleichmäßig getroffen wurden, zum mindesten nicht im Sinne jener Unterschiede. Photometrische Messungen, die während der Entwicklung eines Blattes andauernd hätten wiederholt werden müssen, ließen sich praktisch nicht durchführen. Dagegen bot die Eigenart in der Entwicklung und Anordnung der Blätter zur Sproß-

1) Die Größe der Stomata wurde bei mittlerer Öffnung durch Messen der Länge der Schließzellen und der des Porus bestimmt — letzterer findet sich in der Tabelle in eckiger Klammer beigefügt.

2) Nachdem die Blätter mit Chloralhydrat aufgehellt waren, wurden sie mit Phloroglucin und Salzsäure gefärbt und die Länge der Nervatur mit Hilfe des Zeichenapparates gemessen.

achse eine Handhabe zu Auswahl. Das gilt z. B. für solche Blätter, die zweizeilig oder durch Torsion der Internodien gut in einer Ebene angeordnet sind, durch frühzeitige Streckung der Internodien voneinander fortgerückt werden und deren Sproßachse zu dem einfallenden Licht sehr stark geneigt ist.

Auch erweist sich die Beleuchtung der Blätter im tiefen Schatten vielfach gleichförmiger als im Sonnenlicht. Im übrigen waren, wie späterhin noch auszuführen ist, in jedem einzelnen Falle ganz spezielle Eigenheiten, z. B. die Lage des einzelnen Blattes und sein Entwicklungsmodus zu berücksichtigen. In einigen Fällen wurde noch durch experimentelles Eingreifen und zwar durch Wegschneiden störender Blätter und ganzer Sproßstücke in ganz jungen Stadien der Lichtgenuß des Untersuchungsobjektes korrigiert. Besonderes Interesse beanspruchen einige vereinzelte Beobachtungen, bei welchen ich bereits Strukturverschiedenheiten an den noch in der Knospe sich befindenden Blättern feststellen konnte.

Spezieller Teil.

Ficus elastica.

Die Untersuchungsobjekte stammen von einer Topfpflanze des Gewächshauses, die so plaziert war, daß speziell die untersuchten Blätter unbeschattet von den benachbarten ihre ganze Oberfläche senkrecht zum stärksten Lichteinfall eingestellt hatten. Wenn auch angenommen werden konnte, daß auch während der Entwicklung ihre Oberfläche gleichartig belichtet war, so wurde doch ein weiteres Blatt, das im Begriff stand die Knospenhülle zu sprengen, während seiner Entwicklung ganz genau beobachtet und durch eventuelles Umstellen des Topfes immer gleicher Beleuchtung ausgesetzt. Die Resultate der Untersuchung des letzten Blattes, die in der folgenden Tabelle zum Ausdruck kommen, waren die gleichen wie bei den ersten Blättern. Überall treten trotz der gleichen Belichtung der einzelnen Spreitenteile von der Knospe bis zur fixen Lichtlage bemerkenswerte Unterschiede in ihrer Struktur auf.

Ein Querschnitt an den verschiedenen Stellen der Spreite zeigt, daß die Gesamtdicke des Blattes, das Speichergewebe, die Stärke des Schwammparenchym und ebenso die Größe der Interzellularen von der Basis zur Spitze hin abnehmen. Umgekehrt wächst die Länge der Palisaden in gleicher Richtung, so daß der Mesophyllquotient
$$= \frac{\text{Länge der Palisaden}}{\text{Dicke des Schwammparenchym}}$$
 bis zur Spitze sich verdoppelt.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Speicher-gewebe	Zahl der Epi-dermiszellen (Oberseite 1 qmm)	Zahl der Stomata (1 qmm)	Zahl der Cystolithen (1 qmm)	Länge der Nervatur (1 qmm)
(Basis) a	563	72	308	0,23	132	3263	109	8	7,9
b	475	74	273	0,27	130	3316	—	—	—
c ₁	502	72	273	0,26	118	3158	—	—	9,7
c	475	75	234	0,32	110	3578	—	—	11,6
c ₂	440	75	207	0,36	108	3668	—	—	12,0
d	440	82	206	0,40	106	3684	—	—	—
(Spitze) e	440	84	195	0,43	101	4000	93	14 (15)	12,7

Im Flächenbilde nehmen die Zellen der ober- und unterseitigen Epidermis an Größe wie die Spaltöffnungen an Zahl zur Spitze hin ab. Die Größe der Stomata ließ sich infolge ihrer eingesenkten Lage nicht feststellen. Auffällig zeigt sich im aufgehellten Präparat die ungleiche Verteilung der Cystolithen, die von der Basis zur Spitze immer häufiger werden. Ihre verschiedene Lagerung im Mesophyll beeinträchtigte nicht die Genauigkeit der Zählung, da sie wegen ihres starken Lichtbrechungsvermögens immer deutlich zu erkennen waren. Die bereits makroskopisch mögliche Feststellung, daß das Nervennetz zur Spitze hin dichter wird, wurde durch genaue mikroskopische Untersuchung bestätigt.

Vom Mittelnerv zum Rande ändern sich, wenn auch in geringerem Grade, die Strukturverhältnisse für alle Beobachtungspunkte in gleichem Sinn wie von der Basis zur Spitze.

Da das Ficus-Blatt bis zu einer ziemlich hohen Entwicklungsstufe in der Knospenhülle verharret, war es möglich, die Struktur der einzelnen Regionen des Blattes bereits zu erkennen, bevor äußere Einflüsse wirksam wurden. Eine Lichtwirkung durch die Knospenhülle kann insofern nicht stören, weil die Spreite in der Knospe zusammengerollt ist. Die folgenden Zahlen zeigen bereits recht gut die Unterschiede an, die am ausgewachsenen Blatt festgestellt wurden.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
Basis	428	48,0	222	0,2
Spitze	340	55,2	189	0,29

Vinca minor.

Die dekussiert angeordneten Blätter sind kurzgestielt, fast sitzend, so daß mit einer teilweisen Beschattung ihrer Spreite immerhin gerechnet werden muß. Eine Ausnahme machen nur die letzten Blätter freistehender orthotroper Sprosse, die in ihrer fixen Lichtlage eine vom Lichte gleichmäßig getroffene Ebene bilden. Um auch von der Knospelage an, in der sie aufrecht stehen und sich mit ihren Blattoberseiten vollkommen decken, bis zu dieser endgültigen Stellung eine gleichmäßige Belichtung ihrer Spreite zu erzielen, wurde eins der beiden noch unentwickelten Blättchen frühzeitig entfernt.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	290	85,8	152,6	0,56	421	26,4 [7,2]	6,4
Spitze	290	101,4	132,0	0,76	737	24,0 [5,0]	8,9

Im Querschnitt ist die Gesamtdicke des Blattes an der Basis und Spitze gleich. Die Struktur des Mesophylls zeigt im Prinzip die schon bei *Ficus elastica* festgestellten Unterschiede. Die Außenwand der ober-

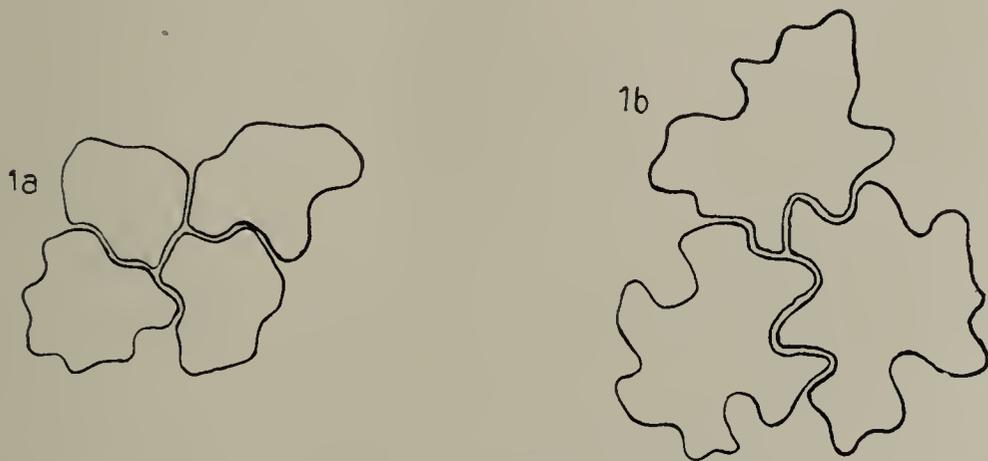


Fig. 1 a¹⁾). Obere Epidermis von der Spitze eines Blattes von *Vinca minor*.

Fig. 1 b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes.

seitigen Epidermiszellen nimmt akropetal an Dicke zu. Von der Fläche gesehen ist außerdem in gleicher Richtung eine deutliche Abnahme der Größe der Zellen und der Wellung ihrer Seitenwände zu konstatieren. Die Verteilung der Spaltöffnungen ist ziemlich gleichmäßig, jedoch sind sie an der Basis der Spreite größer als in dem Spitzenteil. Auf die

1) Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenapparat entworfen.

bedeutenden Unterschiede in der Dichte der Nervatur sei besonders hingewiesen.

Rhododendron ponticum.

Die letzten Blätter von freistehenden Sprossen sind in ihrer fixen Lichtlage fast rosettenartig in einer Ebene angeordnet und dementsprechend überall gleichmäßig beleuchtet. Während ihrer Entwicklung stehen sie steil aufgerichtet, sodaß die Basis eines jeden Blattes mehr oder weniger beschattet wird. Um nun ein auch während der Entwicklung gleichartig belichtetes Blatt zu erlangen, wurden die letzten Blätter eines Sprosses, der oben frei aus dem Strauch herausragte, sehr frühzeitig bis auf eins entfernt, dessen Oberfläche dadurch dem Lichte gleichmäßig ausgesetzt war. Auf andere Weise konnte eine ziemliche Gleichmäßigkeit der Beleuchtung dadurch erzielt werden, daß eine soeben sich öffnende Knospe durch Biegen des Sprosses in das beschattete Innere des Strauches und zwar in eine inverse Lage gebracht und in dieser Stellung bis zur vollen Ausbildung der zur Untersuchung bestimmten Blätter festgehalten wurde. Die Untersuchung dieser Blätter bestätigte die Resultate der ersten Beobachtungen, die in der Tabelle wiedergegeben sind.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Länge der Nervatur
Basis	322,8	101,4	175	0,57	2175	9,1
Spitze	347,0	120,9	175	0,69	2825	10,9

In bezug auf die Struktur des Mesophylls, der Größe der oberseitigen Epidermiszellen und der Maschenenge des Adernetzes herrscht im Prinzip volle Übereinstimmung mit dem Blatt von Ficus. Eine Ausnahme macht die Gesamtdicke, die bei Rhododendron und noch einigen anderen Beispielen an der Spitze ihr Maximum erreicht. Außerdem ist noch zu erwähnen, daß die Außenwand der oberen Epidermis nach der Spitze hin verstärkt wird.

Um die Art der Einwirkung äußerer Faktoren während der Entwicklung des Blattes insbesondere des Lichtes auf dessen Strukturverhältnisse zu erkennen, wurde noch eins der letzten Blätter eines Sprosses untersucht, das zwar in seiner fixen Lichtlage nicht aber während seiner

Entwicklung gleichmäßig beleuchtet war. Es ergaben sich hierbei folgende Zahlen:

	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient
Basis	108	197	0,56
Spitze	161	139	1,2

Die Zunahme der Palisadenlänge von Basis zur Spitze übersteigt hier erheblich den früher festgestellten Unterschied. Demzufolge nimmt auch das Schwammparenchym zur Spitze hin bedeutend ab, während dort seine Mächtigkeit konstant bleibt.

Quercus Ilex.

Die Untersuchungsobjekte stammen von aufrechten Sprossen eines niedrigen Strauches. Eine gleichmäßige Beleuchtung des zu untersuchenden Blattes während seiner Entwicklung und im ausgewachsenen Zustand wurde künstlich dadurch erzielt, daß das ganze darüber befindliche Sproßstück in jugendlichem Zustand vorsichtig weggeschnitten wurde.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	214	94	97	0,97	2400	24,0 [9,6]	10,45
Spitze	253	120	97	1,23	3500	21,6 [7,0]	15,7

Zu den wenigen einfachen Blättern, deren Gesamtdicke akropetal wächst, gehört auch das Blatt von *Quercus Ilex*. Die Dicke des Schwamm-

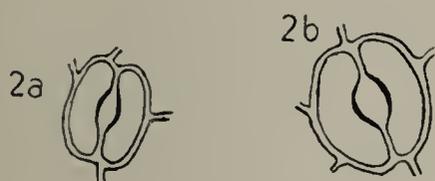


Fig. 2 a. Stomata von der Spitze eines Blattes von *Quercus Ilex*.

Fig. 2 b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes. (Natürliche Größenverhältnisse siehe Tabelle).

parenchyms bleibt konstant und nur die Längenzunahme der Palisaden bewirkt das Anwachsen des Mesophyllquotienten von der Basis zur Spitze hin.

In den Flächenbildern treten im Prinzip dieselben Unterschiede auf wie bisher. Die Verschiedenheit in der Dichte der Nervatur von Basis und Spitze war die größte, die ich überhaupt beobachten konnte. In der Querrichtung vom Mittelnerv zum Rande entsprechend der Punkte c_1 und c_2 differierte dagegen die Nervenlänge nur zwischen 11,9 und 13,2.

Quercus Robur.

Es wurden nur die Blätter einer 2jährigen Keimpflanze untersucht. Hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse sei erwähnt, daß die durch Fortschneiden der übrigen isolierten Blättchen von frühem Jugendzustand an durch Umstellen des Topfes, in dem die Pflanze sich befand, immer einer gleichmäßigen Beleuchtung ausgesetzt wurden.

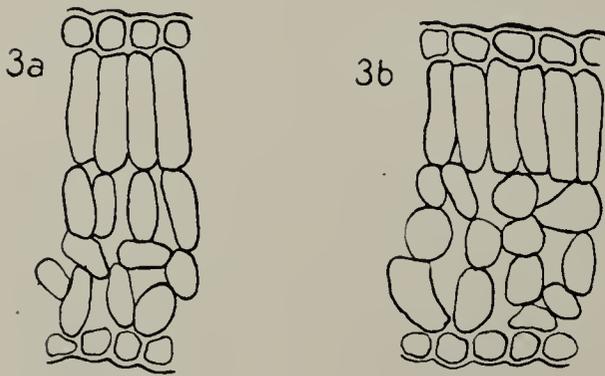


Fig. 3a. Blattquerschnitt von der Spitze eines Blattes einer 2jährigen Keimpflanze von *Quercus Robur*.

Fig. 3b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes.

Die Unterschiede zwischen Basis und Spitze sind im Prinzip die gleichen wie bisher. An der Spitze des Blattes sind die Zellen der zweiten Palisadenreihe deutlich gestreckt, während sie an der Basis der Spreite abgerundet bzw. trichterförmig erscheinen.

Fagus silvatica.

Die Blätter der Buche sind zweizeilig und bei geneigt- und freihängenden Sprossen dem Licht gegenüber gut in einer Ebene angeordnet. Die Spreite eines jeden Blattes wird also ziemlich gleichmäßig belichtet, vorausgesetzt, daß sie sich nicht infolge zu starker Beleuchtung einrollt. Die Einwirkung der Nutation des zur Erde gerichteten Sproßgipfels auf die Beleuchtungsverhältnisse ist insofern für meine Untersuchungen günstig, als durch sie nicht die Spitze, sondern die Basis der jungen Blättchen in eine günstigere Lichtlage gelangen. Untersucht wurden auch Blätter aus dem beschatteten Innern der Baumkrone, die Struktur-differenzen in gleichem Sinn erkennen ließen. Da die ersten und letzten Blätter eines jeden Sprosses, die sich bekanntlich auch der äußeren Form nach abweichend verhalten, die geringsten Unterschiede aufweisen, werden in der folgenden Tabelle die Resultate von Blättern aus mittlerer Lage (viertes Blatt) eines Sprosses der Blutbuche wiedergegeben.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	180	86,4	72	1,2	1200	375	8,9
Spitze	163	91,2	48	1,9	1600	221	10,5

Die Unterschiede zwischen Spitze und Basis der Spreite sind im Prinzip dieselben wie bei den vorhergehenden Beispielen. Bemerkenswert ist die auffällige Größenabnahme der Interzellularräume zur Blattspitze hin.

Pirus pinnatifida.

Durch frühzeitige Torsion der Internodien wird die Blattstellung sehr schnell zu einer ungefähr zweizeiligen. Bei frei- und geneigthängenden Sprossen ordnen sich die Blätter wie bei der Buche senkrecht zum stärksten Lichteinfall an, so daß ihre Oberfläche gleichartig beleuchtet ist. Um eine etwaige Beschattung durch die zur Sproßspitze hin folgenden Blätter ganz sicher zu vermeiden, wurden als Beispiel die letzten Blätter eines Sprosses gewählt, obwohl wie bei *Fagus silvatica* die ersten und letzten Blätter eines Sprosses weniger extreme Unterschiede zwischen Spitze und Basis aufweisen als die dazwischen liegenden.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermiszellen
Basis	167,7	66	62,0	1,06	710
Spitze	175,5	78	54,6	1,4	816

Der Querschnitt zeigt zwei Reihen von Palisaden, von denen die zweite an der Basis der Spreite durch die Kürze und lockere Anordnung ihrer Zellen den Übergang zum Schwammparenchym andeutet. Bei einem Blatt aus mittlerem Schatten verloren die Zellen der zweiten Reihe zur Basis hin sogar vollständig den Palisadencharakter.

Der dichten Behaarung wegen war eine genaue Zählung der Spaltöffnungen unmöglich. Aus gleichem Grunde wurde von einer zahlenmäßigen Feststellung der Nervenlänge abgesehen.

Salix pentandra.

Der Sproß, dessen Blätter in ihrer Entwicklung beobachtet wurden, hing stark zur Erde geneigt aus der Peripherie der Baumkrone heraus. Die einzelnen herunterhängenden Blätter wurden, sofern sie nicht auf der vom Licht abgekehrten Seite des Sprosses inseriert waren, an allen Teilen vom Lichte ziemlich gleichmäßig getroffen. Nur vorteilhaft für meine Untersuchungen ist der Umstand, daß durch die geneigte Lage der jungen Blätter und durch das Bestreben der Blattspitze sich etwas vom Licht fortzukrümmen, die Beleuchtung der Blattbasis zum Teil eine bessere ist. Übrigens ist wie Nordhausen II (pag. 491) festgestellt hat, das Reaktionsvermögen der Blätter gegenüber direkten Beleuchtungsdifferenzen hier besonders gering.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	187	84	72	1,17	1300	24,0 [14,4]	6,2
Spitze	179	96	60	1,6	1650	21,6 [12,0]	6,9

Außer den von früher her bekannten Tatsachen ist noch hervorzuheben, daß die Wölbung der Außenmembran der oberseitigen Epidermis zur Spitze hin geringer wird.

Neben denen von *Salix pentandra* wurden noch Blätter von *Salix hastata* untersucht, die besonders deutliche Unterschiede zwischen Basis und Spitze erkennen ließen. Leider konnten die Beleuchtungsverhältnisse während ihrer Entwicklung nicht beobachtet werden. Es wurde deshalb auf eine zahlenmäßige Aufstellung ihrer Strukturverhältnisse verzichtet, wenn auch als sehr wahrscheinlich anzunehmen war, daß die Blätter, die in ihrer fixen Lichtlage dem Lichte ihre Oberfläche gleichmäßig darboten, auch während der Entfaltung gleichbelichtet waren.

Cotoneaster multiflora.

Durch frühzeitige Torsion der Internodien wird die Blattstellung ebenso wie bei *Pirus pinnatifida* zu einer ungefähr zweizeiligen. Es wurde daher auch die schon bei dem erwähnten Beispiel geschilderte Methode der Auswahl angewandt und die Resultate der Untersuchung in der folgenden Tabelle niedergelegt.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	156	69,6	60,0	1,16	925	210	7,3
Spitze	144	76,8	45,6	1,6	1275	275	10,4

Die Größe der Spaltöffnungen schwankt hier schon auf kleinem Raume, und zwar sind sie an der Basis der Spreite durchschnittlich etwas größer als an der Spitze.

Forsythia suspensa.

Die Blätter der überhängenden Zweige werden aus der dekussierten Stellung durch frühzeitige Torsion der Internodien zweizeilig angeordnet. Es ist daher mit Hinweis auf die vorhergehenden Beispiele und namentlich mit Rücksicht auf die vertikale Richtung der Sprosse unnötig, nochmals die Art der Auslese eines geeigneten Objektes zu schildern.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata	Länge der Nervatur
Basis	234	62,4	117,0	0,53	763	144	6,9
Spitze	234	85,8	105,3	0,8	869	161	7,8

Erwähnt sei nur die zunehmende Stärke der Außenwand der oberseitigen Epidermis zur Spitze hin.

Actinidia polygama.

Besondere Beachtung verdiente bei den Blättern dieses windenden Strauches die Vorläuferspitze, die schon im ausgewachsenen Zustand sich befindet, wenn nach der Basis zu noch embryonales Gewebe in Tätigkeit ist. Bezüglich der Beleuchtungsverhältnisse ist zu erwähnen, daß bei Langtrieben, die der Stütze entbehren und frei aus dem Strauch herausragen, die Blätter unter Mitwirkung der Torsion der Internodien dem Lichte schon gleichmäßig ausgesetzt waren, wenn die eigentliche Spreite sich erst bildete. Untersucht wurde außer der Basis und Vor-

läuferspitze noch der obere Teil der Spreite direkt unterhalb der Vorläuferspitze (in der Tabelle mit d gekennzeichnet).

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Raphidenbündel
(Basis) a	179,0	54,6	78,0	0,7	474	6
d	195,0	85,8	78,0	1,1	631	13
(Vorläuferspitze) e	202,8	66,3	89,7	0,73	549	6

Von den bisherigen Beobachtungen abweichend, zeigt das Blatt von *Actinidia polygama* die größte Länge der Palisaden, die größte Anzahl Epidermiszellen und Raphiden für die Einheitsfläche nicht in dem Spitzenteil, also der Vorläuferspitze, sondern unterhalb in dem oberen Teil der Spreite. Die Vorläuferspitze selbst ähnelt in ihrer Struktur dem basalen Teil der Spreite.

Ricinus communis.

Die Spreite ist handförmig in neun Lappen geteilt. Abgesehen von dem Spitzenteil eines jeden Lappens, der nach unten zurückgebogen war, bot sie dem Lichte annähernd eine Ebene dar. Da die Beleuchtungsverhältnisse während der Entwicklung sehr kompliziert sind, wurde zum Vergleich ein Blatt untersucht, das eben im Begriff war, seine Spreite zu entfalten. Es zeigte die im Prinzip gleichen Strukturverschiedenheiten, wie sie von einem ausgewachsenen Blatt in der Tabelle angeführt sind¹⁾.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Länge der Nervatur
(Basis) a	199	78,0	89,7	0,87	3,4
b	195	81,9	78,0	1,05	3,7
(Spitze) e	183	97,5	62,4	1,56	5,8

Die Gesamtdicke der Spreite und des Schwammparenchyms nehmen von der Ansatzstelle des Blattstiels sowohl in dem nach hinten

1) In Anbetracht der subpeltaten Form des Blattes wurde Punkt a so gewählt, daß er sich zwischen der Ansatzstelle des Stieles und dem hinteren Blattrande befindet.

gerichteten Blattlappen (b) wie nach der Spitze des ganzen Blattes hin ab. Umgekehrt verhält sich nach beiden Richtungen das Palisadengewebe und der Mesophyllquotient. Besonders wichtig ist die Struktur der hinteren Blattlappen insofern, als sie ihrer ganzen räumlichen Anordnung nach und durch das Zurückbiegen des untersuchten Spitzenteils normalerweise ungünstiger beleuchtet sind als die Region der Ansatzstelle des Blattstiels.

Infolge der ungleichen Verteilung der Spaltöffnungen sowohl auf der Blattunterseite wie -oberseite variiert die Zahl der Epidermiszellen auf kleiner Fläche, so daß ihre genaue zahlenmäßige Feststellung unterblieb.

Hedera Helix.

Die untersuchten Blätter stammen von Sprossen, die frei an einem Abhang herabhängen. In ganz jungem Stadium lagen die Blättchen dem Vegetationspunkt an und kehrten sich mit diesem vom Lichte ab, sodaß die Blattbasis jedenfalls von der Rückseite her besser beleuchtet war als die Blattspitze. Alsdann wendeten sie mit weiterem Wachstum ihre ganze Oberfläche dem Lichte zu. Ein wesentlicher Einfluß ungleicher Beleuchtungsverhältnisse auf die Struktur während dieser Zeit ist nicht möglich, da wegen der Länge des Blattstiels die Einnahme der fixen Lichtlage sehr schnell erfolgt. Überdies ließen sich Unterschiede in gleichem Sinne, wie sie von einem ausgewachsenen Blatte in der Tabelle zum Ausdruck kommen, an einem noch unentwickelten Blättchen feststellen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
a	247,0	48,0	180	0,27	948	36 [19,0]	2,3
b	201,6	57,6	127	0,45	1263	36 [19,0]	3,1
e	204,0	72,0	96	0,74	1421	33 [16,8]	3,5

Die Strukturunterschiede der Blattbasis und des hinteren Blattzipfels (b) sind die gleichen wie von Basis und Blattspitze, wenn auch weniger extrem. Beispielsweise ändert sich die Größe der Spaltöffnungen nach dem hinteren Blattlappen zu nicht bemerkbar. Die Anzahl der Stomata ist an der Basis etwas größer als an der Spitze. Indessen ist zu

beachten, daß die größeren Nerven, deren Netz an der Spitze dichter ist, eine spaltöffnungsfreie Zone begleitet (Fig. 4a u. 4b.)



Fig. 4 a. Stomata von der Spitze eines Blattes von *Hedera Helix*.

Fig. 4 b. Desgleichen von der Basis desselben Blattes. (Natürliche Größenverhältnisse siehe Tabelle pag. 241).

Acer Pseudo-Platanus.

In der fixen Lichtlage bildeten namentlich die letzten Blätter der ausgewählten Sprosse annähernd eine Ebene, sodaß sie gleichmäßig beleuchtet waren. Wenn sie sich aus der Blattknospe isolieren, stehen sie zunächst aufrecht, und ihre Spreite ist gefaltet. Erst kurz bevor sie ihre fixe Lichtlage erreichen, was infolge der Länge ihres Blattstiels schnell vor sich geht, entfalten sie sich vollständig, so daß etwaige Beleuchtungs-differenzen bis dahin kaum wesentlich für die in der Tabelle folgenden Strukturverhältnisse sind.

	Gesamt- dicke	Palisaden- länge	Schwamm- paren- chym	Meso- phyll- quotient	Zahl der Epider- miszellen	Länge der Nervatur
a	183,0	78,0	78,0	1,0	1263	6,5
b	163,8	74,0	58,5	1,22	1263	6,95
e	171,6	89,7	54,6	1,64	1474	10,4

Gesamtdicke, Palisaden, Schwammparenchym ändern sich in gleichem Sinne wie bei *Hedera Helix*. Zu betonen ist, daß nicht nur die Größe der oberseitigen Epidermiszellen, sondern auch die Wellung ihrer Seitenwände nach deren Spitze hin abnimmt. Die genaue Feststellung der Zahl der Spaltöffnungen ist wegen ihrer unregelmäßigen Verteilung und der papillösen Ausbildung der unteren Epidermis sehr erschwert.

Die Blätter einer Keimpflanze, deren Beleuchtungsverhältnisse ebenso wie bei *Quercus Robur* korrigiert wurden, zeigten geringe, jedoch prinzipiell gleiche Unterschiede zwischen Basis und Spitze wie bisher.

Zusammengesetzte Blätter.

Juglans regia.

Die zur Untersuchung gewählten Blätter waren in horizontaler Lage und zwar tangential zur Baumkrone an frei herausragenden Sprossen angeordnet. Von den Fiedern, die sich bekanntlich basifugal entfalten

und während ihrer Entwicklung vertikal herunterhängen, richteten die paarigen ihre Oberfläche nach Süden, die zugehörigen Endblättchen nach Osten. Bei dem Fehlen einer Beschattung durch andere Blätter war das Endblättchen nicht vorteilhafter dem Lichte ausgesetzt, weither durch seine Anordnung im Lichtgenuß beeinträchtigt. Ein Vergleich zweier opponiert stehender Fiedern, von denen das nach innen der Baumkrone gerichtete Blättchen deutliche Beschattung aufwies, ergab trotzdem keine bedeutende Unterschiede in ihrem Bau im Vergleich zu den Strukturdifferenzen des ersten und des Endblättchens, die in der folgenden Tabelle zum Ausdruck kommen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Kristalldrüsen	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	195,0	88,8	91	0,97	2210	281	8,5
(3.) Endblättchen	198,9	108,0	84	1,29	3369	345	10,6

Die Blattdicke nimmt von dem ersten bis zum letzten unpaaren Blättchen zu, während Schwammparenchym und die Größe der Interzellularen wie bei den meisten einfachen Blättern abnehmen. Besonders wichtig werden die Ergebnisse der Untersuchung dieses Blattes dadurch, daß nicht wie bisher nur eine Längenzunahme der Palisaden zu konstatieren war, sondern daß der Unterschied zwischen Spitze und Basis des Blattes eine volle Palisadenreihe beträgt.

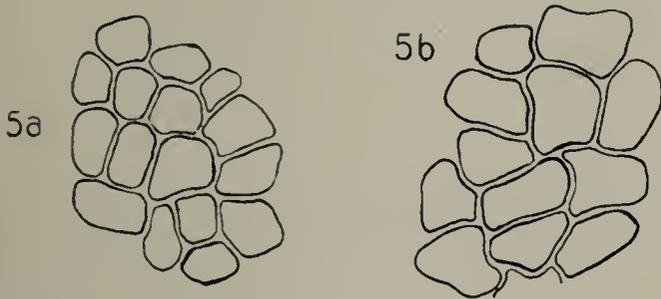


Fig. 5 a. Obere Epidermis des Endblättchens eines Fiederblattes von *Juglans regia*.

Fig. 5 b. Desgleichen von der ersten Fieder desselben Blattes.

Auf dem Flächenbilde ist die Zahl der Spaltöffnungen des Endblättchens kleiner als die des ersten. Ein Unterschied in ihrer Größe ließ sich nicht feststellen, da große und kleine direkt nebeneinander vorkommen. Neben der dichteren Nervatur ist noch die größere Anzahl von Kristalldrüsen des Endblättchens hervorzuheben.

Carya porcina.

Die Art der Entwicklung und Entfaltung ist ähnlich der von *Juglans regia*; daß eine gleichmäßige Beleuchtung des Blattes in der fixen Lichtlage Voraussetzung war, bedarf keiner Erwähnung.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Kristalldrüsen	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	156,0	66,3	70,2	0,94	1125	105	28,8 [19]	7,0
(3.) Endblättchen	163,8	85,8	50,7	1,69	1525	221	26,4 [17]	8,7

Auch hier zeigt sich bemerkenswerterweise, daß wie bei *Juglans* der Unterschied zwischen dem ersten und letzten Fiederblättchen eine ganze Palisadenreihe beträgt. Die übrigen Beobachtungen ergaben gleichfalls Differenzen in gleichem Sinne wie bisher.

Rhus typhina.

Die Entwicklung und Entfaltung der Blätter ist sehr ähnlich denen der vorhergehenden Fiederblättern. Es sei deshalb bezüglich der Beleuchtungsverhältnisse und der Art der Auswahl auf die oben schon angeführten Beispiele hingewiesen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata
1. Blättchen . .	120	57,8	40,8	1,4	1575	297
(6.) Endblättchen	140	81,6	36,0	2,26	1925	253

Die Wölbung der Außenmembran der oberseitigen Epidermiszellen nimmt zum letzten Blättchen hin ab. Die Nervatur des Endblättchens erscheint makroskopisch dichter als die des ersten. Eine zahlenmäßige Feststellung mußte unterbleiben, da die dichte Behaarung der Blattunterseite die Genauigkeit der Messungen in Frage stellte.

Cedrela sinensis.

Die Entfaltung und Orientierung der jungen Teilblättchen vollzieht sich in ähnlicher Weise wie bei den zuletzt besprochenen Fieder-

blättern. Die fixe Lichtlage der zur Untersuchung gewählten Blätter entsprach der von *Juglans regia*.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient	Zahl der Epidermiszellen	Zahl der Stomata	Größe der Stomata	Länge der Nervatur
1. Blättchen . .	168,0	67,2	76,8	0,87	1425	625	24,0 [12,0]	9,7
6. Blättchen . .	148,8	69,6	52,8	1,3	1553	575	24,0 [12,0]	9,5
(14.) Endblättchen	146,4	76,8	45,6	1,7	1677	495	21,6 [10,8]	12,3

Während bei den bisher untersuchten Fiederblättern die Gesamtdicke in dem Endblättchen ihr Maximum erreicht, nimmt sie bei *Cedrela akropetal* ab. Die übrigen Zahlen stimmen mit den bisherigen Resultaten im Prinzip überein. Besonders zu erwähnen ist nur die unterschiedliche Dicke der Außenwand der oberseitigen Epidermiszellen, die beim letzten Blättchen am größten ist.

Es schien von Interesse auch ein Teilblättchen in entsprechender Weise wie das ganze Blatt zu untersuchen. Es wurde ein solches ausgewählt, das bei tangentialer Orientierung der Blattspindel direkt nach außen gerichtet war. Infolge der steil abwärts gerichteten Lage während seiner ersten Entwicklung war es an der Basis besser beleuchtet gewesen als an der Spitze, hingegen fehlten in der fixen Lichtlage Beleuchtungsunterschiede. Die folgenden Zahlen zeigen nur geringe Differenzen zwischen Basis und Spitze an, die aber prinzipiell mit den bisher am ganzen Blatte festgestellten übereinstimmen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
(Basis) a	146	60,0	60,0	1,0
c	144	60,5	57,6	1,04
(Spitze) e	129	65,0	48,0	1,35

Um ebenso wie bei *Rhododendron ponticum* den Einfluß äußerer Faktoren auf die gefundenen Strukturverhältnisse des ganzen Blattes zu prüfen, wurden noch ein paar Blätter untersucht, die in radialer Richtung mit ihrer Spindel in die Baumkrone hineinragten und eine zu-

nehmende Beschattung nach der Spitze hin erfuhren. Es ergaben sich hier folgende Resultate:

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient
1. Blättchen	156	62,4	67,0	0,9
7. „	148	69,6	50,4	1,3
8. „	146	72,0	50,4	1,4
11. „	137	60,0	52,8	1,1
(13.) Endblättchen . .	120	45,6	45,6	1,0

Deutlich ist zu sehen, daß anfänglich die gleiche Tendenz herrscht, nach der Spitze des ganzen Blattes die Palisaden zu strecken wie bei dem ersten Blatt. Durch die fortschreitende Belaubung und demzufolge steigende Beschattung der Blattspitze kehren sich die Verhältnisse um. Von der Mitte des Blattes, wo der Mesophyllquotient seinen höchsten Wert erreicht hat, fällt er allmählich wieder, sinkt jedoch trotzdem nicht bis auf den Ausgangswert zurück.

Ailanthus glandulosa.

Der Entfaltungsmodus und die Beleuchtungsverhältnisse sind ähnlich denen der zuletzt besprochenen Fiederblätter. Besondere Umstände machten es leider unmöglich, außer der Struktur des Mesophylls noch weitere Einzelheiten festzustellen. Wie aus den folgenden Zahlen hervorgeht, bestehen hier ähnliche Unterschiede zwischen Basis und Spitze des Blattes wie in den früher beobachteten Fällen.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyllquotient
1. Blättchen	146,4	60	60	1,0
4. „	144,0	60	57	1,04
(7.) Endblättchen . .	132,0	65	48	1,35

Akebia quinata.

Die fünfzähligen Blätter stammen von einer Pflanze, die die Wand eines Gebäudes bedeckte, wodurch sich die Kontrolle der Beleuchtungsverhältnisse vereinfachte. Zur Untersuchung gewählt wurden Blätter,

die mit der Spitze zur Wand hin gerichtet waren. Während der Entwicklung sind die Teilblättchen steil abwärts gerichtet, so daß die der Basis des einfachen Blattes entsprechenden Blättchen (in der Tabelle unter 1. Blättchen) besser belichtet waren als das Endblättchen. In der fixen Lichtlage bildeten sie eine zum Licht gleichartig angeordnete Ebene.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwammparenchym	Mesophyllquotient	Zahl der Epidermiszellen
1. Blättchen	153	72,0	53	1,35	975
Endblättchen	168	88,8	58	1,54	1273

Besonders erwähnt sei nur die Abnahme der Wellung der Seitenwände der oberseitigen Epidermiszellen vom ersten zum letzten Blättchen.

An gefingerten Blättern wurden noch die Blätter von *Aesculus parviflora*, *flava* und *Hippocastanum* untersucht, die prinzipiell gleiche Unterschiede erkennen ließen.

Aralia spinosa.

Aralia spinosa nimmt eine besondere Stellung ein, da wir es hier mit sehr großen und doppelt gefiederten Blättern zu tun haben. Die Hauptspindel trägt außer dem Endblättchen eine größere Anzahl Fiedern erster Ordnung, von denen die drei unteren ihrerseits ebenfalls mit einem Endblättchen und einer wechselnden Zahl Fiederblattpaaren besetzt sind. Die bisherige Orientierung der zu untersuchenden Stellen mußte dementsprechend etwas geändert werden. Die erste Tabelle enthält die Resultate der Untersuchung der Endblättchen a, b, c, d, von den Spindeln erster Ordnung in akropetaler Reihenfolge bis zum Endblättchen (d) des ganzen Blattes. Letzterem wurde, um einen Vergleich längs der Hauptspindel von unten nach oben zu ermöglichen, außerdem in der zweiten Tabelle die Basalfiedern¹⁾ b₁ und c, der zweiten und dritten Spindel erster Ordnung gegenübergestellt.

In bezug auf die Beleuchtungsverhältnisse sei erwähnt, daß es trotz der Größe des Blattes gelang, ein in seiner fixen Lichtlage gleichmäßig belichtetes zu finden. Während der Entwicklung bleiben Beleuchtungsdifferenzen ohne wesentliche Bedeutung, da die Fiederchen

1) Absichtlich nicht berücksichtigt wurden die „Stipular“bildungen der Hauptspindel selbst, die sonst durchaus Fiedercharakter tragen.

während dieser Zeit abwärts gerichtet sind und sich außerdem erst kurz vor der Einnahme der fixen Lichtlage entfalten.

		Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym	Mesophyll-quotient
Tab. I.	a	132,0	58,5	58,5	1,0
	b	132,0	62,0	54,6	1,14
	c	132,0	62,0	50,7	1,23
	d	136,5	66,3	46,8	1,4
Tab. II.	b ₁	129,0	46,8	64,3	0,79
	c ₁	136,5	58,5	54,6	1,07
	d	136,5	66,3	46,8	1,4

Von der Basis zur Spitze nimmt die Länge der Palisaden zu, die Dicke des Schwamm-parenchyms dagegen ab und zwar längs des Randes (Tab. I) sowie längs der Hauptspindel (Tab. II). Stellt man wieder das Endblättchen von den Spindeln I. Ordnung mit dessen ersten Fiederpaar gegenüber, also z. B. b₁ und b, so zeigt sich auch hier eine Zunahme der Palisadenlänge ähnlich wie beim ganzen Blatt.

Die Größe der Epidermiszellen und Länge der Wasserbahnen zeigen im Prinzip die gleichen Unterschiede wie bisher. Genauere Messungen waren daher nicht nötig.

Schwimblätter.

Gegenüber den Laubblättern der Landpflanzen besitzen die Schwimblätter einige besondere Eigentümlichkeiten. Einerseits zeigen sie infolge der veränderten Lebensbedingungen abweichende Struktur, andererseits sind die Beleuchtungsverhältnisse bei dem ausgewachsenen Blatt außerordentlich gleichartig. Wichtig ist noch, daß die Blätter erst in fast entwickeltem Zustande an der Wasseroberfläche auftauchen und sich entfalten, sodaß eine ungleichartige Einwirkung äußerer Faktoren während der Zeit der Entwicklung nicht anzunehmen ist.

Potamogeton natans.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm-parenchym ¹⁾	Mesophyll-quotient	Zahl d. Spaltöffnungen
(Basis) a	257	105,3	117,0	0,9	127
(Spitze) e	257	128,7	93,6	1,38	102

1) Siehe Anmerkung nächste Seite.

Die Strukturunterschiede zwischen Spitze und Basis sind im Prinzip die gleichen wie die bei den Blättern der Landpflanzen. Besonders auffällig ist die verschiedene Größe der Interzellularen. Die oberseitigen Epidermiszellen sind an der Basis wesentlich größer als die an der Spitze der Spreite. Genauere Messungen wurden nicht vorgenommen.

Nymphaea alba.

	Gesamtdicke	Palisadenlänge	Schwamm- parenchym ¹⁾	Mesophyll- quotient	Zahl der Stomata
a	1200	273	660	0,41	47
a ₁	960	285	606	0,46	44
a ₂	700	225	312	0,7	35
c	920	292	616	0,47	40
d	860	300	545	0,55	37
e	700	253	322	0,79	33
b	680	234	405	0,5	44

Die Gesamtdicke wie die Dicke des Schwammparenchyms nimmt nach der Stelle des Stengelansatzes hin zu. Die Länge der Palisaden wächst im entgegengesetzten Sinne, um in geringer Entfernung vom Blattrande ihr Maximum zu erreichen. Die Zahl der Spaltöffnungen steigt meist mit der Gesamtdicke, das gleiche gilt von der Größe der Interzellularräume. Das Nervennetz und die Verteilung der hier vorkommenden Spicularzellen schien nach meinen Beobachtungen nach der Blattspitze bzw. nach dem Rande zu wesentlich dichter zu sein. Genauere Messungen waren wegen der erheblichen Blattdicke nicht möglich.

Allgemeiner Teil.

Der spezielle Teil zeigt, daß von der Basis zur Spitze hin fortschreitend sowohl das einfache wie das zusammengesetzte Blatt seine Struktur in gesetzmäßiger Weise ändert. Nur die Gesamtdicke unterbricht diese Gesetzmäßigkeit insofern, als sie bei dem einfachen Blatt gewöhnlich zur Spitze hin abnimmt, bei *Quercus Ilex*, *Pirus pinnatifida* und den meisten Fiederblättern jedoch in gleicher Richtung anwächst. Bei allen Beispielen ist zur Spitze hin eine Zunahme des Palisaden-

1) Als Schwammparenchym habe ich bei den Schwimmblättern nach Abzug des Palisadengewebes den Rest des Mesophylls inkl. der großen Interzellularräume bezeichnet.

gewebes zu konstatieren, da die Zellen entweder akropetal gestreckt oder sogar in ihrer Schichtenzahl vermehrt werden. Das Schwammparenchym erscheint in gleicher Richtung reduziert und weist gleichzeitig an der Basis der Spreite die größten Interzellularen auf. Außerdem zeigen seine Zellen zur Spitze hin fortschreitend das Bestreben, aus ihr ursprünglich mit der Blattfläche parallel verlaufender Streckung eine mehr zur Blattoberfläche senkrecht gerichtete Orientierung einzunehmen. Die regelmäßige Änderung der Struktur der Spreite ist ferner in dem Bau der oberseitigen Epidermis zu erkennen. Die Größe ihrer Zellen nimmt akropetal ab und mit ihr die Wellung ihrer Seitenwände, soweit eine solche vorhanden ist. Ihre Außenwand erscheint an der Spitze weniger gewölbt, doch dicker als an der Basis der Spreite. Prinzipiell gleiche Unterschiede zwischen Basis und Spitze zeigt die mehrschichtige Epidermis des Ficus-Blattes, außerdem verliert sie akropetal an Mächtigkeit. Auf der Blattunterseite wurde bei einigen Beispielen zur Spitze hin eine Abnahme der Zahl sowie Größe der Spaltöffnungen festgestellt. Bei den Blättern, die kohlsauren oder oxalsauren Kalk zur Absonderung bringen, nimmt die Menge der abgeschiedenen Substanz zur Spitze hin zu. Bei sämtlichen Beispielen zeigt sich in gleicher Richtung eine regelmäßige Zunahme der Dichte des Nervenetzes.

In der Querrichtung ist der Bau des Blattes, abgesehen von der Partie unmittelbar am Hauptnerv und Rande, im allgemeinen wenig verschieden. Wo Unterschiede vorkommen, sind sie in gleichem Sinne wie von der Basis zur Spitze. So nimmt z. B. die Dichte der Nervatur vom Hauptnerv zum Rande, wenn auch in geringem Maße, so doch deutlich zu. Außer Betracht bleibt dabei wieder die äußerste Randzone, die ein sehr dichtes und ebenso die Partie unmittelbar am Hauptnerv, die ein verhältnismäßig weites Adernetz aufweist.

Bei dem Versuche, die funktionelle Bedeutung der angeführten Strukturverhältnisse festzustellen, haben wir zunächst das mechanische Prinzip zu berücksichtigen. Die größere Tragfähigkeit der Hauptnerven wie auch die nach der Basis der Spreite hin zunehmende Dicke, die übrigens nur auf Vermehrung des Schwammparenchyms beruht, dienen dazu den besonderen Festigkeitsansprüchen an dieser Stelle des Blattes zu genügen. Auch die Epidermis kann dem gleichen Zweck dienen. Die reichlichere Ausbildung der mehrschichtigen Epidermis und eventuell auch die stärkere Verzahnung der Oberhautzellen, die durch die Wellung ihrer Seitenwände bewirkt wird, sind als Mittel anzusehen, die Festigkeit des basalen Teiles zu erhöhen.

In der Querrichtung fällt der Nervatur fast ausschließlich die Versteifung der Spreitenfläche zu. Daß im übrigen der Blattrand in besonderer Weise gegen das Einreißen geschützt ist, braucht nicht besonders ausgeführt zu werden.

Bei den Schwimmblättern scheinen zwar die Verhältnisse, äußerlich betrachtet, etwas anderes zu liegen, sind jedoch prinzipiell ähnlich. Auch hier dient die erhebliche Blattdicke an der Ansatzstelle des Blattstieles, die wiederum auf einer Vermehrung des Schwammparenchyms beruht, dazu, die Verbindung der Blattspreite mit dem Blattstiel zu befestigen. Gleichzeitig ist an dieser Stelle die mit der Zunahme des Schwammparenchyms verbundene besonders reichliche Ausbildung der mächtigen Interzellularräume, als ein Mittel die Schwimmfähigkeit der Spreite zu erhöhen, gegenüber einer Zugwirkung des Blattstiels verständlich.

Neue und wichtige Gesichtspunkte ergeben sich für die Betrachtung der festgestellten Strukturverhältnisse, wenn wir sie mit den Strukturveränderungen vergleichen, die die Blätter ganz allgemein unter dem Einfluß äußerer Bedingungen annehmen können. Es zeigt sich nämlich, daß die Unterschiede, die wir zwischen Spitze und Basis des Blattes konstatierten, im Prinzip identisch sind mit den sogenannten Sonnen- und Schattenblattmerkmalen, d. h. mit Struktureigentümlichkeiten, die die Blätter der gleichen Pflanze in stärkerer oder schwächerer Beleuchtung aufweisen. In bezug auf die einzelnen Regionen des Blattes konnte festgestellt werden, daß die Spitze die Tendenz zum Sonnenblatt, die Basis dagegen mehr oder weniger Schattenblattcharakter zeigt.

Unter Hinweis auf die neuere Literatur (Nordhausen, Kny, Schuster, Yapp, Schramm) möchte ich die einzelnen Merkmale an der Hand meines Beobachtungsmaterials der Reihe nach durchgehen. Hinsichtlich der Gesamtdicke verhält sich die Spitzenregion einiger Blätter zur Basis ihrer Spreite wie das Sonnenblatt zum Schattenblatt; die Ausnahmefälle sollen an späterer Stelle näher besprochen werden. Die Größe der Epidermiszellen nimmt von der Basis zur Spitze in gleicher Weise wie von dem beschatteten zum besonnten Blatt ab. Außerdem wird ihre Außenwand akropetal verstärkt und erscheint wie beim Sonnenblatt an der Spitze weniger gewölbt als an der Basis. Besonders möchte ich als Schattenblattmerkmal die stärkere Wellung der Epidermisseitenwände an der Basis der Spreite hervorheben. In Parallele mit der Größe der Oberhautzellen steht, wie auch Schramm (pag. 288) beobachtete, die Größe der Spaltöffnungen. Dagegen stimmt die Verteilung der Stomata

scheinbar nicht mit den bisher beobachteten Ähnlichkeiten überein; hierauf komme ich nochmals zurück.

Die Charakterisierung der einzelnen Regionen des Blattes als dem Sonnen- und Schattenblatt ähnlich wird besonders durch die Struktur des Mesophylls gestützt. An der Spitze des Blattes sind die Zellen des Palisadengewebes nicht nur gestreckter, in einigen Fällen so bei *Juglans regia* und *Carya porcina* um eine volle Palisadenreihe vermehrt, sodaß an der Spitze statt zwei deren drei Reihen vorhanden sind. Außerdem deutet auch sonst die unterste Palisadenreihe in dem basalen Teil der Spreite durch ihr lockeres Gefüge und die trichterförmige Gestalt ihrer Zellen häufig den Übergang zum Schwammparenchym an, das hier wie beim Schattenblatt besonders reichlich ausgebildet ist und große Interzellularen einschließt. Der Verteilung der beiden Gewebearten gemäß ist an der Spitze einiger Blätter der Mesophyllquotient, d. h. das Verhältnis der Dicke des Palisadengewebes zu der des Schwammparenchyms fast oder sogar noch mehr als doppelt so groß als an der Basis. So beträgt z. B. bei *Hedera Helix* der Wert des Mesophyllquotient an der Blattspitze 0,74, an der Basis der Spreite jedoch nur 0,26; es liegt also das Verhältnis 3 zu 1 vor.

Das reichlichere Vorkommen von kohlsaurem und oxalsaurem Kalk in der Spitze einiger Blätter ist wieder eine Eigentümlichkeit des Sonnenblattes (Schimper, pag. 138). Dem gleichen Prinzip dürfte auch das Vorkommen von ätherischem Öl, das bei *Juglans regia* beobachtet wurde, zugrunde liegen.

Deutlich zeigt sich auch der Sonnenblatt- resp. Schattenblattcharakter der Blattspitze bzw. Blattbasis in dem verschiedenen Ausbau der Nervatur. Bei allen Beispielen wird sie zur Spitze hin bedeutend dichter¹⁾. Teilweise ist der Unterschied in der Dichte von Basis und Spitze fast gleich dem, den Schuster (pag. 216) für typische Sonnen- und Schattenblätter der gleichen Pflanzenart angibt. So führt er beispielsweise bei *Hedera Helix* für das erstere den Wert 3,6 mm pro Quadratmillimeter, für das letztere 2,8 mm an, während die Länge der Nervatur auf gleicher Fläche an der Spitze eines Blattes 3,5 mm, an der Basis 2,9 mm beträgt. Auch bei den Fiederblättern zeigt sich eine gleiche Verengung der Nervenmaschen von der hintersten Fieder bis zum Endblättchen. Zieht man dabei in Betracht, daß das Endblättchen bei *Juglans regia* und *Carya porcina* erheblich größer ist als das erste — in meinem

1) Von welchen weiteren Prinzipien die Verteilung der Nervatur des Blattes beherrscht wird, haben Gerresheim und Rippel neuerdings untersucht.

Fall war es doppelt so groß — so ist die größere Dichte seiner Nervatur gegenüber dem ersten besonders bemerkenswert. Aber selbst wenn die Nervenmaschen des Endblättchens nicht enger, sondern sogar weiter wären, so würde das der Zunahme der Nervenlänge von Basis zur Spitze nicht ohne weiteres widersprechen, da ja nach Schuster (pag. 223)¹⁾ die Dichte der Nervatur in umgekehrtem Verhältnis zur Größe des Blattes steht.

Scheinbar nicht im Einklang mit der bisher festgestellten Ähnlichkeit der einzelnen Regionen des Blattes mit dem Sonnen- und Schattenblatt erwiesen sich einige Punkte, auf die ich hier etwas näher eingehen möchte. Die Tatsache, daß die Gesamtdicke entgegen dem Verhalten des Schattenblattes bei einigen Beispielen an der Basis größer ist, läßt sich, soweit das einfache Blatt in Frage kommt, durch das früher besprochene mechanische Prinzip ohne weiteres verstehen. Tatsächlich ist die Gesamtdicke an der Basis größer als an der Spitze bei den Blättern, die groß oder relativ zart gebaut sind, während derbe und nicht zu große Blätter entweder gleich dick oder in der Spitzenregion dicker erscheinen. Bei dem Ficus-Blatt, das infolge seiner Größe ein bedeutendes Gewicht hat, ordnet sich der Bau der mehrschichtigen Epidermis gleichfalls dem mechanischen Prinzip unter, während sie entsprechend ihrer Ausbildung beim Sonnen- und Schattenblatt (Kny, pag. 505) zur Basis hin abnehmen müßte. Wenn bei den Fiederblättern akropetal eine Abnahme der Durchschnittsdicke der einzelnen Fiederabschnitte zu konstatieren war, so stand sie stets zu einer Reduktion der Größe der einzelnen Teilblättchen in Beziehung.

Ferner ist an dieser Stelle noch die Verteilung der Spaltöffnungen zu berücksichtigen, die im allgemeinen nur eine geringe Gesetzmäßigkeit erkennen ließ, wie auch bereits Espe (pag. 83) festgestellt hat. Ich fand entweder keine auffälligen Unterschiede oder bei einigen Blättern an der Spitze weniger als an der Basis, während umgekehrt bei dem typischen Sonnenblatt die Anordnung der Spaltöffnungen tatsächlich eine dichtere ist als beim Schattenblatt. In bezug auf die Verteilung der Spaltöffnungen von Sonnen- und Schattenblatt gilt zunächst dasselbe wie für die Dichte des Nervennetzes (vergl. pag. 35), beide sind abhängig von der Flächengröße des Blattes, zu der sie in umgekehrtem Verhältnis stehen. Die niederen Zahlenwerte, wie sie Schramm für das Schattenblatt angibt, sind für unsere Vergleiche daher nicht zu verwerten, solange nicht

1) Auf die Behauptung Schuster's (pag. 199), daß die Dichte eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche wesentlich konstant ist, werde ich am Schluß meiner Arbeit zurückkommen.

auch die Größe des Blattes berücksichtigt ist¹⁾. Zweifellos liegen Ungleichheiten auch im Flächenwachstum der einzelnen Blattregionen vor, ohne daß wir sie allerdings zahlenmäßig konstatieren können.

Für die Beispiele, wo nach meinen Beobachtungen die Blattdicke an der Basis größer ist als an der Spitze, kommt noch ein neues Moment hinzu. Nach Brenner (pag. 417), Anheisser (pag. 81) und Espe (pag. 85) wächst nämlich die Zahl der Stomata mit der Gesamtdicke, ein Prinzip, auf dem offenbar auch die große Anzahl der Stomata des Sonnenblattes mit beruht.

Bisher wurde nur die äußere Ähnlichkeit der festgestellten Unterschiede mit dem Sonnen- und Schattenblatt betont. Was die Bedeutung der Sonnen- und Schattenblattmerkmale im allgemeinen anbetrifft, so kann zweifellos angenommen werden, daß ihnen der Hauptsache nach eine bestimmte Zweckmäßigkeit zugrunde liegt. Diese Annahme ist auch für unseren speziellen Fall, d. h. für die Basis- und Spitzenregion des Blattes insofern berechtigt, als die Basis der Spreite meist durch die Nachbarschaft des Sprosses und die zur Sproßbasis hin folgenden Blätter beschattet ist. Die Blattspitze ist dagegen dem Lichte und der Luftbewegung, die außerdem auch besonders auf die Region des Blattrandes einwirkt, in stärkerem Maße ausgesetzt und demnach anderen Beleuchtungs- und Transpirationsbedingungen unterworfen, als der basale Teil der Spreite.

Die Frage kompliziert sich, wenn wir nun der Ursache der Erscheinung nachgehen. Wir werden annehmen dürfen, daß ein Teil dieser Erscheinung auf Differenzen in der Beleuchtung, Luftfeuchtigkeit bzw. Transpiration beruht. Allerdings spielen dabei die Einwirkungen dieser Faktoren, soweit sich das Blatt in der fixen Lichtlage befindet, keine besondere Rolle, sondern es handelt sich um eine Einwirkung, die zum mindesten in der jugendlichen Entwicklung des Blattes erfolgt (vgl. Nordhausen I). Ganz allgemein vollzieht sich aber die Entwicklung infolge der Anordnung der jungen Blätter von der Knospelage an bis zur völligen Entfaltung so, daß in normaler Weise die Basis beschattet zu sein pflegt, auch dann, wenn späterhin die fixe Lichtlage eine durchaus gleichmäßige Beleuchtung der Spreite mit sich bringt. Wie weit dieser Einfluß gehen kann, hatte ich ja bei *Rhododendron ponticum* und *Cedrela sinensis* verfolgt.

1) Es sei daran erinnert, daß im allgemeinen das Schattenblatt eine größere Flächenausdehnung zeigt als das Sonnenblatt.

In Übereinstimmung mit der Feststellung Nordhausens II. (pag. 488 u. 491), daß der Einfluß äußerer Faktoren auf die Individualentwicklung überhaupt nur gering ist, fand ich, daß selbst bei völligem Ausschluß von Beleuchtungsdifferenzen sowohl während der Entwicklung wie auch in der fixen Lichtlage der Sonnen- und Schattenblattcharakter von Blattspitze und -basis mehr oder weniger ausgeprägt ist. Dieses nachzuweisen, betrachte ich als meine spezielle Aufgabe. Wir müssen annehmen, daß in letzter Linie innere Ursachen bei der Ausbildung der erwähnten Struktur-differenzen eine Rolle spielen.

Welcher Art diese inneren Ursachen sind, läßt sich allerdings nicht ohne weiteres feststellen. Man könnte geneigt sein, die festgestellten Struktur-differenzen mit Entwicklungsvorgängen in Beziehung zu bringen. Über die Entwicklung des einzelnen Blattes sind wir im allgemeinen gut orientiert (Eichler, Goebel, Prantl).

Das Wachstum des Blattes erfolgt nicht einheitlich, sondern je nach der Lage der am stärksten wachsenden Zone in verschiedener Weise. Zum Beispiel schreitet nach Prantl (pag. 282) und meinen eigenen Beobachtungen bei *Vinca minor* und *Actinidia polygama* die Streckung und definitive Ausbildung des Blattes von der Spitze nach der Basis fort; der Spitzenteil ist also der älteste. Bei *Rhus typhina* und *Ailanthus glandulosa* dagegen liegen nach Eichler (pag. 18) die Verhältnisse umgekehrt. Die Ausbildung erfolgt von der Basis zur Spitze, der Spitzenteil ist hier also der jüngste. *Acer Pseudo-Platanus*, *Ricinus communis* und *Aralia spinosa* entwickeln sich nach Eichler (pag. 20) in noch anderer, hier nicht näher auszuführender Weise. Hieraus geht hervor, daß schlechthin die Entwicklung des einzelnen Blattes nicht für die von mir gefundenen Struktur-differenzen verantwortlich gemacht werden kann.

Einen gewissen Anhaltspunkt gewinnen wir vielleicht, wenn wir eine Parallele zu der Entwicklung eines Sprosses suchen. Nach Schäffer ändern die Blätter von der Basis zur Spitze eines Sprosses hin fortschreitend ihre morphologischen Eigenschaften. Nordhausen II. stellte weiterhin fest, daß sie trotz gleicher Belichtung einer gesetzmäßigen Veränderung nicht nur der Form, sondern auch der Struktur unterworfen sind und zwar derart, daß die ersten Blätter jedes Sprosses selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen. Weiterhin konstatierte er, daß diese Schattenblattbildung an der Sproßbasis durch innere Ursachen veranlaßt wird, und wie jede Schattenblattbildung der erwachsenen Pflanze nach seinen und den gleichzeitigen Untersuchungen Schramms eine Rückkehr

zur Primärblattform darstellt. Stellt man sich auf den Standpunkt, in den Blättern Auszweigungen der Sproßachse zu sehen, das, was sie tatsächlich auch sind, so werden wir in den von mir beobachteten Struktur-differenzen eine Art Wiederholung der Erscheinungen sehen, die sich an jeder Sproßachse vollzieht, nämlich eine Wiederholung des Primärstadiums, das wie wir wissen, nicht nur in den Eigenschaften des Blattes, sondern auch selbst in der Sproßachse (Farenholtz) zum Ausdruck kommen kann.

Bei einem Blatt, daß äußerlich betrachtet, keine Strukturänderungen innerhalb der Spreite vermuten läßt, sind wie aus dem Vorhergehenden zu ersehen ist, die Verschiedenheiten im Bau der einzelnen Regionen recht beträchtliche. Es ist daher durchaus notwendig, bei vergleichenden Untersuchungen dieses Moment besonders zu berücksichtigen, um so mehr, als unter gewöhnlichen Umständen, d. h. bei Außerachtlassen der Beleuchtungsverhältnisse usw., wie es hier geschehen war, die Struktur-differenzen stärker ausfallen.

Welche Konsequenzen sich bei Nichtbeachtung der erwähnten Strukturveränderungen ergeben, glaube ich an der Hand einer Arbeit von Schuster über die Nervatur des Dicotyledonenblattes, unter anderem auch von Sonnen- und Schattenblatt nachweisen zu können. Schuster geht von der Behauptung (pag. 199) aus, daß die Dichte der Nervatur eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche „wesentlich konstant“ ist. Nur in unmittelbarer Umgebung des Mittelnerves findet nach seinen Beobachtungen eine Erweiterung der Nervatur statt, die sich auch auf die spitz zulaufende Basis erstrecken kann. Andererseits zeigt sich meist nach seiner Ansicht eine „unbedeutende“ Verengung des Nervennetzes am äußersten Rande sowie an der Spitze des Blattes.

Dieser Behauptung muß ich durchaus widersprechen. Von den vielen Beispielen, die ich hier anführen könnte, möchte ich bloß *Quercus* *Ilex* an dieser Stelle berücksichtigen. Von der Basis zur Spitze, in gleichem Abstände vom Hauptnerv und Rande, beträgt die Länge der Wasserbahnen für das Quadratmillimeter an der Basis der Spreite 11,3 mm, um nach und nach die Werte 12,1, 13, 13,6 und schließlich an der Spitze den Wert 15,7 zu erreichen. In der Querrichtung vom Hauptnerv und Rande ergeben sich folgende Zahlen: 11,9 mm, 13 mm und in einiger Entfernung vom Rande 13,2 mm, die eigentliche Randzone war noch wesentlich dichter. Also nicht einzelne Partien wie der äußerste Blatt-rand, die unmittelbar dem Hauptnerv benachbarte Zone und schließlich die äußerste Blattspitze und -basis unterbrechen die Konstanz in

der Dichte der Nervatur, sondern eine Konstanz in dem Sinne, wie sie Schuster behauptet, ist nicht vorhanden.

Berücksichtigt man, daß nach den Angaben von Nordhausen II. bei den Blättern eines Sprosses die Dichte der Nervatur sich unabhängig von äußeren Faktoren und, wie ich mich selbst überzeugt habe, meist auch unabhängig von der Größe der Blätter in gesetzmäßiger Weise ändert, so wird die von Schuster behauptete Konstanz für die Aderdichte der Blätter der einzelnen Pflanzen ebenfalls hinfällig.

Wie wenig Allgemeingültigkeit die Beobachtungen Schusters beanspruchen können, geht aus folgendem hervor. Während für gewöhnlich die Länge der Nervatur des Schattenblattes die des Sonnenblattes nur soweit an absoluter Länge übertrifft als zahlenmäßig seiner größeren Flächenausdehnung entspricht (oft wird sogar dieser Wert nicht einmal erreicht), soll nach Schuster (pag. 220) bei *Prunus persica*, *Fraxinus excelsior*, *Convolvulus sepium*, *Prunus mahaleb*, *Syringa vulgaris* und *Mahonia aquifolium* die Nervatur des Schattenblattes nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zur Größe erheblich ausgedehnter sein.

Meine Untersuchung der Dichte des Adernetzes gleichgroßer Sonnen- und Schattenblätter von *Prunus persica* und *Syringa vulgaris* an gleicher Stelle der Spreite ergab für die erste Pflanze das Verhältnis 10,9 zu 8,6, für die zweite die Werte 7,9 zu 5,8, während nach Schuster das Verhältnis umgekehrt sein müßte. Noch weniger stimmen die Resultate meiner Messungen an dem Endblättchen eines Sonnen- und Schattenblattes von *Fraxinus excelsior* (vgl. auch Schramm, pag. 259) mit der Behauptung Schusters überein. Die Nervenlänge eines größeren Endblättchens vom Sonnenblatt beträgt 11,8 mm pro Quadratmillimeter, die eines kleineren Endblättchens vom Schattenblatt nur 9,3 mm. Auch bei *Prunus mahaleb*, wo das untersuchte Schattenblatt (1221 qmm) größer war als das Sonnenblatt (1046 qmm), beträgt nach meinen Messungen das Verhältnis der Nervenlänge für das Quadratmillimeter 6,4 zu 8,2, so daß sich die Nervatur der größeren Fläche des Schattenblattes nicht entsprechend verlängert hat, noch viel weniger nach Schuster die des Sonnenblattes übertrifft.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Kiel angefertigt.

Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke, sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen fühle ich mich für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit förderten, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- Anheisser, R., Über die aruncoide Blattspreite. Flora 1910, Bd. LXXXVII.
- Brenner, W., Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. Flora 1910, Bd. LXXXVII.
- Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Marburg 1861.
- Espe, W., Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite. Diss., Göttingen 1911.
- Farenholtz, H., Über den Einfluß von Licht und Schatten auf Sprosse von Holzpflanzen. Diss., Kiel 1913.
- Gerresheim, E., Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. Bibliotheca Botanica, Stuttgart 1913, Heft 81.
- Goebel, K., I. Organographie der Pflanzen. Jena 1898. 2. Aufl. 1913.
- Ders., II. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.
- Hinze, G., Über die Blattentfaltung bei dikotylen Holzgewächsen. Beihefte z. botan. Zentralbl. 1910, Bd. X.
- Kny, L., Text zu den botanischen Wandtafeln CXIII und CXIV. Berlin 1909.
- Kühlhorn, J., Zur Kenntnis des Baues der Laubblätter der Dikotyledonen. Diss., Göttingen 1908.
- Nordhausen, M., I. Über Sonnen- und Schattenblätter. (1. Mitt.) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1903, Bd. XXI.
- Ders., II. Über Sonnen- und Schattenblätter. (2. Mitt.) Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1912, Bd. XXX.
- Prantl, K., Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1883, Bd. I.
- Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Laubblätter mit besonderer Berücksichtigung des handnervigen Blattes. Diss., Marburg 1913.
- Schäffer, C., Über die Verwendbarkeit des Laubblattes der heute lebenden Pflanzen zu phylogenetischen Untersuchungen. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwiss., herausgeg. v. Naturwiss. Verein in Hamburg, 1895, Bd. XIII.
- Schimper, A. F. W., Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Botan. Ztg. 1888.
- Schramm, R., Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.
- Schuster, W., Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Ber. d. Deutsch. botan. Ges. 1908, Bd. XXVI.
- Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jahrb. f. wiss. Botan. 1913, Heft 1.
- Yapp, Spiraea Ulmaria L. and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants. Annals of botany 1912, Vol. XXVI.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [107](#)

Autor(en)/Author(s): Paulmann R.

Artikel/Article: [Über die Anatomie des Laubblattes 227-258](#)