

# Ueber das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten, mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen. Eine kritische pflanzenbiologische Untersuchung.

Von

Dr. K. O. E. Stenström.

Die teleologische Anschauungsweise. — Die Abhängigkeit der epidermalen Gewebebildung und der Blattstellung von äusseren Factoren. — Verdickung der Aussenwände, Lage und Vertheilung der Spaltöffnungen. — Papilionaceen, Gramineen, Juniperus-Arten u. a. — Hydrophile Pflanzen mit xerophiler Ausbildung und verschiedene Erklärungsversuche dieses Verhältnisses. — Subarktische Pflanzen, die das feuchte westnorwegische Klima scheuen. — *Pyrola*-Arten. — Blytt's subarktisches Pflanzenverzeichnis. — „C-Pflanzen“ (*Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia* u. a.). — Wesshalb meiden die „C-Pflanzen“ das westlichste Norwegen? — Das arktische Klima. — Angaben über die Trockenheit etc. des arktischen Klimas. — Die xerophile Ausbildung der arktischen Pflanzen. — Vergleich mit alpinen Gewächsen (*Lycopodium*-Arten u. a.). — Gründe, die für das Bedürfniss eines Transpirationsschutzes bei arktischen Pflanzen sprechen. — Steht die xerophile Ausbildung in irgend welcher Beziehung zu dem verschiedenen lokalen Auftreten der Pflanzen in verschiedenen Klimaten? — Der Kampf um's Dasein. — *Picea excelsa* und *Pinus silvestris*. — Klimatologische Factoren. — Wie verhält sich eine „fixirte“ Pflanze beim Wechsel des Klimas aus einem continentalen zu einem insulären und umgekehrt? — *Salix livida*, *Betula nana*, *Alnus incana* u. a. — Nicht-plastische („fixirte“) Pflanzen und ihr Entstehen. — Das Vorkommen derselben Arten auf Berggipfeln und am Meeresstrande. — Ueber die Transpiration der Pflanzen. — Aeussere und innere Kräfte. — Die Feuchtigkeit der Luft und des Bodens und ihr Einfluss auf die Transpiration. — Paradoxie. — Kihlman's und anderer Deutungsversuche der xerophilen Ausbildung der hydrophilen Pflanzen. — Huminstoffen. — Absorptionsvermögen des Humus. — Von Pflanzengeographen gegebene Erklärung einiger Verbreitungserscheinungen. — Noch einmal der Kampf um's Dasein. — Blytt's Erklärung der Erscheinung, dass einige Pflanzen das Bergener Klima scheuen. — Ueber die Bildung von Torfmooren oben auf den Bergen. — Die epiphytische Vegetation. — Norwegisch-atlantische, -boreale u. a. Floren. — Vergleich zwischen den Floren Grönlands, Islands und der norwegischen Westküste. — Gegenseitige Ausbreitung der Birkenbäume, der Fichte und der

Kiefer, sowie verschiedene Erklärungen derselben. — **Das alpine Gebiet.** — Das alpine Klima und sein Einfluss auf die Vegetation. — Ueber die Ursache der Entwicklung des Palissadenparenchyms. — Gletscherpflanzen. — Ueber Flächenvergrößerung und Papillenbildung bei Alpenblättern. — Formelberechnung für Verdunstung. — Der Feuchtigkeitsgrad des Bodens. — Verschiedene Verhältnisse in verschiedenen Alpengegenden. — Sonnen- und Schattentemperaturen. — Prüfung der Gründe, die (von Wagner) dafür angeführt werden, dass die Alpengewächse einer starken Transpiration nicht ausgesetzt seien. — Die Bedeutung der Interzellarräume. — Wassergewebe und Verschleimung. — Die Ursache der Ausbildung von verschiedenen Arten Transpirationsschutz. — Häufigkeit der Spaltöffnungen und Vertheilung derselben. — Isolateralität und Blattstellung. — Gründe, die für vermehrte Transpiration in den Alpengegenden sprechen.

### Die teleologische Anschauungsweise.

Da ich im Folgenden an mehreren Stellen die von Vielen scharf getadelte teleologische Anschauungs- und Ausdrucksweise gebrauchen werde, so dürfte es nicht unzweckmässig sein, zuerst etwas näher auf diese Frage einzugehen.

Im Gegensatz zu Kohl<sup>1)</sup> kann ich nichts Anstössiges darin finden, wenn man sagt, dass eine Pflanze, die an einem trockenen, sonnigen Standorte wächst, sich durch Verdickung der Membranen etc. gegen Verdunstung schützt. Was hingegen die Ursache (*Causa efficiens*) der Verdickung der Membran betrifft, so ist das eine andere Frage, und zwar eine Frage von oft oder vielmehr immer äusserst complicirter und schwieriger Beschaffenheit. Man hat also zwischen zwei Dingen zu unterscheiden, erstens den Veränderungen, die von gewissen äusseren Factoren bedingt werden und die man wohl auch künftig wie bisher mit vollem Recht als eine Anpassung der Pflanze an äussere Verhältnisse (Reaction oder Schutz gegen solche, oder wie man es nennen will) betrachten kann, wenn es sich nämlich zeigt, dass sie denselben entgegenarbeiten, und zweitens den mechanischen Ursachen dieser Veränderungen.

Kohl sagt auf S. 21 seiner Abhandlung über die Transpiration der Pflanzen: „Die directe und die indirecte Wirkung eines äusseren Factors erscheinen immer entgegengesetzt gerichtet. Beleuchtung einer Pflanze ruft direct Steigerung der Transpiration hervor, indirect aber Concentration der Zellinhalte, Verdickung der Membranen, Verkleinerung der Interzellarsysteme und Bildung von ganzen Geweben aus dickwandigen Gewebeelementen, alles Mittel, die Trans-

1) Kohl, F. G., *Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe.* Braunschweig 1886.

spiration in der Folge herabzudrücken. Diese Erscheinungen, welche bisher noch nicht von diesem Standpunkt aus betrachtet wurden, thun dar, woher die Möglichkeit und Neigung stammt, sich mit anatomischen Daten durch teleologische Auslegung abzufinden“.

In Uebereinstimmung mit dieser Anschauungsweise müsste man dann also auch sagen, dass die Kälte auf die Thiere direct durch Wärmeverlust wirkt und indirect durch die gesteigerte Eigenschaft ihrer Bekleidung die Wärme zu bewahren, sei es in der Form von reichlicherem Haarwuchs, Fettbildung oder irgend etwas anderem, ja man müsste noch weiter gehen und sagen, dass man, wenn man ein Gefühl von Kälte empfindet und deshalb einen dickeren Rock anzieht, dieses nicht thut, um sich vor der Kälte zu schützen oder die Körperwärme zu bewahren (denn das wäre ja eine teleologische Erklärung), sondern man müsste dies als die indirecte Wirkung der Kälte erklären, die einen Nervenreiz hervorruft, der sich bis ins Gehirn fortpflanzt, wodurch die motorischen Nerven afficirt und schliesslich diejenigen Bewegungen ausgeführt werden, die zu dem Anziehen des Rockes führen — oder etwas Aehnliches. Aber in diesem Falle findet man bald, dass man entweder jedes Wort, das mit Schutz gleichbedeutend ist, aus dem Sprachgebrauch ausmerzen muss, oder auch muss man mit gleichem Recht solche Ausdrucksweisen sowohl in dem einen wie in dem anderen Falle gebrauchen können.

Dies dürfte Vielen ein hartes Wort zu sein scheinen und man dürfte dafür halten, dass die „bewusste“ Handlung des Menschen, wenn er einen Rock anzieht, etwas ganz anderes ist, als das unbewusste Auftreten von reichlicherer Behaarung u. s. w. Es scheint jedoch, als ob alle möglichen Uebergänge zwischen diesen beiden Arten existirten. Die Kälte lässt den Kettenhund sich in das Stroh seiner Hütte verkriechen, und dieselbe dürfte wenigstens in einigen Fällen die Ursache sein, dass Pflanzen ihre Blumen schliessen. Für letzteres sucht man die mechanische Erklärung, für ersteres begnügt man sich damit, dasselbe als eine bewusste, eine absichtliche Bewegungsäusserung anzusehen; aber es darf wohl gefragt werden, ob man nicht ebenso gut in jenem Falle eine mechanische Erklärung suchen muss, obgleich sie viel schwerer zu erbringen sein dürfte.

Der Hunger nöthigt die höheren Thiere, ihre Nahrung zu suchen und sich dieselbe mit grösserer oder geringerer List und Anstrengung zu verschaffen, und wo geht die Grenze zwischen ihnen und den niedersten Thieren, die nur diejenige Nahrung nehmen können, welche der Zufall ihnen zuführt, und wo ist wiederum die Grenze zwischen

diesen und den Pflanzen, und wo kann also eine Grenze gezogen werden z. B. zwischen dem Herabstürzen eines Raubvogels auf seine Beute und der Entwicklung von Blättern oder Wurzelsystem (in der zweckdienlichsten Richtung) bei einer Pflanze, um ihr Nahrung zu verschaffen?

Aber man kann sagen, dass es doch etwas anderes ist, wenn der Hund einerseits ein dichteres Haarkleid erhält und wenn er andererseits sich in das Stroh hineinbohrt, oder wenn die Pflanze einen reichlicheren Haarschutz erhält und wenn sie Wurzeln und Wurzelhaare entwickelt. — Wir wissen ja doch, wie zahlreiche Uebergänge es zwischen unbewussten und bewussten Bewegungen gibt, wie zwischen Bewegungen, die im Schlaf und in wachem Zustand ausgeführt werden, die unwillkürlichen Schläge des Herzens, die aber dennoch vom Bewusstsein beeinflusst werden können, die ersten durchaus bewussten Griffe des Klavierspielers beim Einüben eines Stückes und der späteren mechanischen (wenigstens in Einzelheiten unbewussten) Wiedergabe desselben u. s. w., was alles der Physiolog aus der Reflexthätigkeit erklären wollen dürfte. Ja, auch thatsächliche äussere Veränderungen können durch den Willen herbeigeführt werden, wie wenn durch hypnotische Suggestion rothe Flecken an gewissen begrenzten und vorherbestimmten Stellen der Haut hervorgerufen worden sind; und vielleicht würde auch eine kräftigere Haarbildung stattfinden können, im Falle die Suggestion während einer hinreichend langen Frist andauern könnte (um der Neubildung genügend Zeit zu lassen).

Von mechanischem Standpunkt aus wäre man versucht, die willkürliche Bewegung, die den Hund veranlasst, sich in das Stroh zu verkriechen, als die Folge eines schneller entstehenden oder stärker wirkenden oder in Bezug auf Wirkung (verschieden für verschiedene davon beeinflusste Gegenstände) modificirten und von der Kälte veranlassten Impulses zu erklären. Wenn wiederum der Reiz während einer längeren Zeitdauer so zu sagen ausportionirt wird (oder auf irgend eine andere verschiedenartige Weise wirkt), so erfolgt das unwillkürliche Entstehen der Haarbekleidung oder dgl.

In beiden Fällen lässt sich denken, dass die Kälte einen gewissen Reiz auf die Haut ausübt, wodurch die Gefühlsnerven afficirt werden, was eine Thätigkeit der motorischen Nerven zur Folge hat; dieses führt wiederum im ersteren Falle zu einer Ortsveränderung des ganzen Thieres, in letzterem Falle zu einer auf die Muskeln in den Wänden der Blutgefässe beschränkte Bewegung, wodurch ein reichlicherer Blutzudrang zu den äussersten Körperpartien stattfindet, und die Folge hiervon ist schliesslich ein reichlicherer Haarwuchs.



Hiermit vergleichbar dürfte einerseits die Bewegung sein, die man bei einer auf einem Zweige kletternden Raupe zu sehen pflegt, wenn sie an dem Ende des Zweiges angelangt ist, wie sie nämlich den vorderen Theil des Körpers aufrichtet und denselben im Kreise dreht, um eine neue Stütze zu suchen; und andererseits die ähnliche Bewegung, welche eine Schlingpflanze ausführt, um Halt zu gewinnen. Der einzige Unterschied scheint der zu sein, dass die Bewegung im letzteren Falle bedeutend langsamer von Statten geht, und zwar deshalb, weil sie durch Zuwachs geschieht, im ersteren Falle aber durch Muskelthätigkeit; aber was ist die Ursache, dass sich der Zuwachs und die Muskelthätigkeit in dieser Weise äussern, und was würde man sagen, wenn die Bewegung der Schlingpflanze bedeutend an Schnelligkeit zunähme? Vergl. Haberlandt, G., *Eine Botanische Tropenreise (Leipzig 1893) S. 152*: „Man denkt sich unwillkürlich, welch einen phantastischen, unheimlichen Anblick es bieten müsste, wenn alle diese weit vorgestreckten Schlingäste (bei *Combretum latifolium*) plötzlich mit hundertfacher Geschwindigkeit ihre grossen Kreise beschreiben würden“.

Auch ein paar andere neulich in der Litteratur (Haberlandt, a. a. O.) angeführte Beispiele mögen hier erwähnt sein, nämlich die Haftwurzeln der epiphytischen *Anthurium*- und *Philodendron*-Arten, von welchen H. (S. 162) sagt: „Das Merkwürdigste und Räthselhafteste beim Wachstum dieser Rankenwurzeln liegt aber darin, dass sie nicht in beliebiger Richtung den Stamm allmählich umwinden, sondern den kürzesten und mit Rücksicht auf ihre mechanische Aufgabe auch zweckmässigsten Weg senkrecht zur Stammaxe einschlagen; daher denn auch der Anschein, als sei die Pflanze mit Stricken angebunden worden“.

Ganz umgekehrt verhalten sich dagegen die grünen assimilirenden Wurzeln des *Taeniophyllum Zollingeri* (H. a. a. O. S. 170), die nämlich „bei ihrem Wachstum eine zur Längsaxe des Zweiges annähernd parallele oder schwach spiralförmige Richtung einschlagen“. — Wenn man nun das Suchen der Larve nach einer Stütze aus dem Instinkt und das der Schlingpflanze als eine „rotirende Nutation“ und schliesslich die beiden zuletzt angeführten Fälle als „Transversal“- bzw. „Longitudinalgeotropismus“ erklären will, — ist man dadurch bedeutend klüger geworden, oder werden die Erscheinungen durch die Belegung mit solchen Namen so sehr viel begreiflicher? Erst wenn wir an den sichtlichen Zweck der Bewegungen denken, fällt etwas Licht auf sie. Haben wir denn hinreichende Gründe, um solchen und

ähnlichen Benennungen ängstlich aus dem Wege zu gehen? — Fänden wir auch bei den Pflanzen Gehirn und Nervensystem, was wäre dadurch gewonnen? Keine annehmbare Theorie für eine mechanische Erklärung des Gehirns und seiner Thätigkeit ist bisher aufgestellt worden, und wenn es andererseits den Pflanzen an einem Nervensystem fehlt, so dürfte niemand mit Bestimmtheit zu sagen vermögen, dass nicht bei ihnen Vorrichtungen oder Organe existiren können, die in ihrem Leben eine dem Nervensystem der Thiere entsprechende Aufgabe erfüllen.

Schliesslich müsste man es bei consequenter Nutzenanwendung der Kohl'schen Auffassung für kindisch und thöricht halten, wenn jemand sagte, dass der Wolf laufe, um seine Beute einzuholen, d. h. um sich Nahrung zu verschaffen (was ihm ohne Zweifel nützlich, um nicht zu sagen nothwendig wäre — eine teleologische Erklärung!), sondern man müsste nach den mechanischen Bedingungen dafür suchen, dass der Wolf dahinstürmt, dass er denselben Weg wie sein Raub einschlägt, und dass er eben sein Opfer ergreift und nicht irgend einen anderen Gegenstand im Wege u. s. w.

Richten wir nun unsere Aufmerksamkeit auf einige Seiten in Kohl's oben angeführter Schrift, die mir besonders wegen der Behandlung von theilweise denselben Gegenständen, die unten berührt werden, in die Hände gefallen ist. S. 9 sagt K.: „Die (durch starke Transspiration zur Ausbildung gekommenen) Gewebe sind gebildet worden, damit die Pflanze sich vor Austrocknung schütze, oder das (bei sehr schwacher Transspiration stets vorhandene) Auftreten zarter Gewebe, das Fehlen oder auffallende Zurücktretten dickwandiger Zellen ist erklärlich, denn unter den die Transspiration vermindernenden Umständen ist ein besonderer Schutz vor zu grosser Wasserabgabe durch die Pflanze in Gestalt dickwandiger Zellen etc. nicht nöthig! Es ist hohe Zeit, derartige teleologische Scheinerklärungen, mit denen sich nur Anfänger begnügen können, die aber eine gesunde Forschung hemmen und hindern, aus der Naturforschung hinauszustossen und den Versuch zu machen, an ihre Stelle eine auf dem Causalitätsprinzip basirende Erklärung zu setzen. Einen solchen Versuch habe ich im letzten Abschnitt dieses Schriftchens mitgetheilt“.

Sehen wir nun zu, wie es hier auf S. 115 heisst: „In engem Zusammenhang mit den Wassermengen, welche eine Pflanze aus ihren Blattflächen verdampft, steht die Ausbildung der Gefässe in Bezug auf Zahl und Weite, so dass man mit der Kenntniss des Standorts und der Grösse der transspirirenden Blattflächen ausgestattet, schon

annähernd die Gefässmenge zu bestimmen vermag. Sehr grossblättrige Pflanzen mit verhältnissmässig dünnem Stengel, die sich mit ihren Blattorganen hoch in die Luft erheben und mit diesen den Luftströmungen ausgesetzt sind, haben immer weite, ziemlich zahlreiche Gefässe (*Aristolochia*, *Vitis*, *Menispermum* etc.), Bäume und Sträucher dagegen mit sehr kleinen Blättern meist wenige und enge Gefässe etc. . . . Dass die Intensität der Transspiration der Pflanzen, welche im Wesentlichen einestheils von Standortsverhältnissen, anderntheils von der Grösse der transspirirenden Fläche abhängt, die Menge (und beziehentlich auch Weite) der Gefässe bestimmt, geht aus solchen vergleichenden Studien hervor“.

Mir scheint es schwierig, einen wesentlichen Unterschied zwischen diesen beiden Erklärungsweisen zu finden. In letzterem Falle heisst es, dass die Transspiration es ist, die die Menge der Gefässe etc. bestimmt, im vorigen (S. 9), dass dickwandige Gewebe sich bilden, damit sich die Pflanze gegen Austrocknung, d. h. gegen Verdunstung, Transpiration, schütze. Es ist dies ja thatsächlich die nämliche Erklärung, obgleich die Ausdrucksweise verschieden ist. In beiden Fällen wird die mehr oder weniger bewiesene Thatsache constatirt, dass die Ausbildung der Pflanze mit der Transspiration in Beziehung steht, aber durch welche Kräfte oder auf welche Weise die Transspiration die Vergrösserung der Gefässe an Zahl und Weite oder die Verdickung der Wände bewirkt hat, das wird ebenso wenig oder ebenso gut (wenigstens in den angeführten Beispielen) erklärt, gleichgültig, ob man den einen oder den anderen Ausdruck gebraucht.

Es sei fern von mir, befürworten zu wollen, dass man sich mit der teleologischen Erklärung begnügen und dann die Hände in den Schoss legen sollte. Denn es ist ja das Bestreben der wissenschaftlichen Forschung, immer tiefer und tiefer in das Wesen der Dinge einzudringen und alles durch bekannte Naturgesetze zu erklären. Man untersuche daher, was es eigentlich ist, das die Substanzvermehrung einiger Partien der Pflanzengewebe bewirkt, und warum gerade diese Partien zunehmen und auf welche Weise, welches die mechanischen Ursachen der verschiedenen Verhältnisse der Blüthe sind, deren Farbe, die Lage und Richtung der Honigzeichen u. s. w., und dabei darf man sich nicht entmuthigen lassen, wenn man auch nicht einer jeden Frage auf den Grund kommen kann, sondern der Horizont sich immer mehr erweitert und der Untersuchung neue Felder eröffnet.

Wie soll man sich nun die teleologische Erklärungsweise vorstellen? Ist ihre mechanische Formel im Kampf ums Dasein zu

suchen<sup>1)</sup> und dadurch der Wissenschaft gerettet, oder kann man behaupten, dass sie so zu sagen auf eigenen Füßen steht?

Die den Kampf ums Dasein begleitende natürliche Auswahl beruht wie bekannt auf der Variationsfähigkeit der organischen Wesen. Man darf natürlich nicht voraussetzen, dass diese Variation nur nach einer gewissen vorausbestimmten Richtung hin wirkt, sondern man muss annehmen, dass sie nach verschiedenen Richtungen stattfindet, wobei nur die Veränderungen, die sich am zweckmässigsten (nützlichsten) erweisen, bestehen können. Sollte man deshalb glauben, dass z. B. die epidermale Aussenwand einer in ein trockenes Klima versetzten Pflanze bei einigen Individuen etwas dünner, bei anderen etwas dicker wird und dass die letzteren, als gegen äussere Einwirkungen am besten geschützt, bewahrt werden, die ersteren aber (im Kampfe ums Dasein) untergehen? In diesem Falle wäre es ja augenscheinlich, dass die äusseren, mechanisch wirkenden Factoren nicht oder nur in geringem Maasse auf die Entwicklung der Pflanzen von Einfluss wären. Denn wenn sie das wären, so würde in diesem Beispiel wahrscheinlich die Variation ausschliesslich auf eine Verdickung der Aussenwände hinauslaufen, und die einzige Aufgabe der natürlichen Auswahl wäre nur die Vertilgung der Individuen, die hierin am meisten zurückgeblieben wären oder die vielleicht das Maass überschritten hätten.

Wir haben also die Wahl zwischen zwei Anschauungen: entweder besitzt der Organismus eine innere Fähigkeit, nach allen Seiten unabhängig von äusseren Einflüssen zu variiren und die natürliche Auswahl greift direct ein, oder die äusseren Factoren sind es, die die

1) Vgl. Haberlandt, G. in Schenk's *Handbuch der Botanik* Bd. II S. 561: „Durch einen „Zauberschlag des Genies“ wurde nun auf einmal die Scheidewand durchbrochen, welche die mechanische und teleologische Erklärungsweise trennte und der lang zurückgestaute Strom der Forschung konnte sich ungehindert in das neue breite Bett ergiessen. Dem Scharfsinne Charles Darwin's blieb es bekanntlich vorbehalten, für die teleologische Erklärungsweise die mechanische Formel zu finden. Im „Kampfe ums Dasein“ werden nur jene morphologischen Variationserscheinungen durch Vererbung fixirt, welche einen möglichst sicheren, vollständigen und glatten Verlauf aller physiologischen Functionen gewährleisten. Oder, genauer gesagt, es bleiben diejenigen Combinationen von chemischen und physikalischen Kräften durch Vererbung erhalten, welche bei jedem einzelnen Individuum der betreffenden Species die vortheilhaften morphologischen Eigenschaften causal-mechanisch hervorrufen. So werden die wirkenden Ursachen mit den Endursachen verknüpft; die einen bewirken das Zustandekommen der morphologischen Thatsache in der Entwicklung des einzelnen Individuums, die anderen dagegen bewirken das Gleiche in der historischen Entwicklung der ganzen Species“.

Veränderungen veranlassen (wobei natürlich auch die Annahme nicht ausgeschlossen ist, dass nicht ebenfalls innere Kräfte, Anlagen etc. mehr oder weniger fördern oder hemmen könnten), und die natürliche Auswahl kann sich erst in zweiter oder dritter Reihe geltend machen. Im ersteren Falle ist es allerdings leichter, die Utilität zu erklären, da aber die letztere Anschauungsweise die grössere Wahrscheinlichkeit zu besitzen scheint (wenigstens in mehreren Fällen), so erscheint nur die Vorstellung möglich, dass die äusseren mechanisch wirkenden Factoren die Veränderungen der Organismen bewirken; dass aber diese Veränderungen zum Nutzen und nicht zum Schaden derselben gereichen, das hat bisher nicht genügend und naturwissenschaftlich erklärt werden können, sondern besteht nur als eine Thatsache.

Man darf nicht ausser Acht lassen, dass die Theorie von der natürlichen Auswahl als Erklärung der zweckmässigen Anpassung der Pflanzen nur theilweise angewendet werden kann, denn eine unzählige Menge von Fällen kommt niemals innerhalb der Grenzen ihres Bereichs, nämlich alle in erster Reihe entstehenden und für gewisse äussere Verhältnisse bestimmte Modificationen des Baues, die man also nicht als eine nur spontane Variation denken kann. — Nimmt man z. B. den Samen irgend einer plastischen Art und säet denselben an verschiedenen Standorten, so erhalten die Individuen, die trockenem und der Sonne zugänglichen Localitäten entwachsen, dickere epidermale Aussenwände u. s. w. als die Schattenspflanzen. Aber in diesen Fällen lässt sich nicht denken, dass die natürliche Auswahl irgendwelchen Einfluss auf die verschiedenartige Gewebeentwicklung oder auf die Entwicklung im Allgemeinen in den beiden Fällen bei den verschiedenen Pflanzenindividuen ausgeübt habe.

In der Physik und der Chemie bedient man sich der Hypothesen, wie der Emanations- und Undulationstheorien, der Atomtheorie, und mit ihrer Hilfe erklärt man dann die gemachten Beobachtungen und Erfahrungen, ja, was die Atomtheorie betrifft, so baut man auf ihr und stützt damit die ganze chemische Wissenschaft, die mit ihr steht oder fällt, sofern man nämlich nicht die Wissenschaft nur aus den nackten Thatsachen bestehen lassen will. Ebenso scheint es durchaus berechtigt, für die physiologischen Disciplinen ein **Nützlichkeits-Princip**<sup>1)</sup> aufzustellen, wodurch man wahrscheinlich die generellste (Schluss-) Erklärung für die Ausbildung der organischen Wesen erhält, während

1) Dem Entwicklungsprincip ist schwerer beizukommen und es kann nicht so direct mit den einzelnen Erscheinungen in Beziehung gebracht werden.

man nachher für jeden besonderen Fall die *Causa efficiens* in hereditären Ursachen, im Kampf ums Dasein oder in der handgreiflicheren Einwirkung äusserer Factoren suchen mag. Aber dies alles ist, wie gesagt, ein Kapitel für sich.

Es kann natürlich niemandem entgehen, dass dennoch ein gewisser Unterschied zwischen den genannten Principien besteht. Die Theorieen, welche für die Wissenschaften, die sich mit den anorganischen Stoffen und mit den dieselben regierenden Kräften beschäftigen, maassgebend sind, enthalten etwas so zu sagen Begreiflicheres. Allerdings hat niemand ein Atom gesehen oder die Atome eines Moleküls gezählt, und dennoch enthält die Atomtheorie nichts, was theils direct, theils per analogiam gegen gewöhnliche, bekannte That-sachen spräche. Im Nützlichkeitsprincip dagegen kommt etwas für uns gewissermaassen Unfassbares hinzu, aber darüber darf man sich nicht wundern, da wir es hier mit belebten Wesen zu thun haben, und da die Erscheinung, die man das Leben nennt, bisher nicht aus den gewöhnlichen Naturgesetzen hat erklärt werden können, ob nun dies davon abhängt, dass das Leben einem „übernatürlichen“ oder aber einem bis jetzt nicht entdeckten natürlichen Gesetze und ebensolcher Kraft unterworfen ist. Wenn aber das Gesetz oder die Gesetze, denen die „Lebenskraft“ gehorcht, unbekannt sind, so ist es nicht auffallend, dass auch die Hypothese, die diese Dinge betrifft, unverstanden ist und daher auf dem jetzigen Standpunkt der Wissenschaft unwissenschaftlich erscheint.<sup>1)</sup>

Andererseits besteht zwischen den verschiedenen Arten von Hypothesen die Aehnlichkeit, dass die Anschauungsweise, die sie anbahnen, sich als fruchtbringend erweist und auf gute Fährten führt. Durch die teleologische Anschauungsweise findet man gleichsam das Ende des Fadens, den man nachher aufzuwickeln hat, oder den Schlüssel, der die unerschöpfliche Schatzkammer der Natur erschliesst.

1) Vgl. Kerner von Marilaun, A., *Pflanzenleben* 1. Bd., Leipzig 1888, S. 49: „Wie aber sollen wir nun jene Naturkraft nennen, welche auch ohne materielle Veränderung des Protoplasmas und ohne äusseren Anlass erlöschen kann, jene Naturkraft, welche, wenn sie nicht erloschen ist, das Protoplasma veranlasst, sich nach Bedürfniss zu bewegen und umzulegen, neue Stofftheilchen in seinen Wirkungskreis aufzunehmen und andere auszuschleiden, jene Naturkraft, welche, wenn sie als lebendige Kraft wirkt, das durch äussere Reize angeregte Protoplasma seine Bewegungen den jeweiligen Verhältnissen in der zweckmässigsten Weise anpassen lässt? Es ist nicht Electricität, es ist nicht magnetische Kraft; diese Kraft ist überhaupt mit den anderen Naturkräften nicht identisch, denn sie zeigt eine Reihe eigenthümlicher Wirkungen, welche allen anderen Naturkräften abgehen“ etc.



Man könnte sich schliesslich fragen, ob es kein Kriterium gibt, das die teleologische Erklärung auf die richtige Spur führt. Als ein Zeugniß dafür, dass es sich wirklich so verhält, könnte man den Umstand betrachten, dass die Veränderungen der Organismen thatsächlich zu deren Nutzen geschehen. Also, um die schon gebrauchten Beispiele zu benützen, es werden zum Transpirationsschutz die Aussenwände verdickt, die Spaltöffnungen vertieft u. s. w., und nicht umgekehrt. Schwerlich dürfte ein sicherer Beweis eines entgegengesetzten Verfahrens beizubringen sein, wobei also die Reaction der Pflanze gegen äussere Factoren zum Schaden und nicht zum Nutzen gereichte, oder, um mit Kohl zu reden, wobei die indirecte Wirkung der directen nicht entgegengesetzt wäre. Indessen dies Gesetz in jeder Einzelheit und in jedem besondern Fall zu prüfen, stösst natürlich auf erhebliche Schwierigkeiten wegen der mannigfachen Complicationen, die leicht eine falsche Auffassung herbeiführen können.

Ein Beispiel hierfür sei aus Kohl (a. a. O. S. 110 und ff.) angeführt. Auf Grund seiner Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Ausbildung mechanischer Gewebe sucht dieser Verfasser zu zeigen, wie unrichtig Schwendener's Auffassung von den Functionen dieser Gewebe ist, und wie wenig rationell die Ausbildung bei jener Auffassung sein würde: „So muss vor allem auffallen, dass mechanisch stützend wirkende Gewebe bei Wasserpflanzen, auch wenn letztere sich beträchtlich über die Wasserfläche erheben und grosse resp. schwere Blattorgane entwickeln, doch nur in äusserst geringer Menge gebildet werden, wogegen Landpflanzen mit viel kleineren Blattorganen, die also weit bescheidenere Ansprüche an die Tragfähigkeit des Stengels machen, oft eine sehr ansehnliche Menge mechanisch wirkender Gewebe produciren. Schlingpflanzen, deren Stengel doch viel weniger auf ihre Festigkeit in Anspruch genommen werden als die aufrechtwachsenden anderer Pflanzen, bringen oft auffallend viel Gewebe mit dickwandigen Elementen hervor“ etc.

Es ist nicht schwer zu zeigen, wie unhaltbar dieses Urtheil ist. Wie verschieden gestalten sich nicht die Verhältnisse in Bezug auf das Bedürfniss von Biegefestigkeit bei dem Blatte einer Wasserpflanze und demjenigen eines Baumes! Wenn auch jenes grösstentheils über dem Wasserspiegel hervorragt, so ist doch der Spielraum des Windes ein ganz anderer dicht über der Oberfläche des Wassers als um ein frei in der Luft hängendes Blatt herum. Das Schwingungsgebiet des Wasserblattes ist von der Wasserfläche begrenzt, das freie Blatt dagegen vermag sich nach allen Richtungen hin zu drehen und



zu schwingen. Aber der wichtigste Unterschied dürfte doch der sein, dass jenes eine stete Zufuhr von Wasser besitzt, die es schwellend erhält, dieses dagegen muss auf Perioden von Trockenheit gefasst sein, und wäre es dann mit festen Geweben schlecht ausgerüstet, so wäre es unwiederbringlich verloren.

In Bezug auf die Schlingpflanzen wissen wir ja gut, in wie hohem Grade ihre Zugfestigkeit in Anspruch genommen wird, wenn die Substratpflanze an Dicke zunimmt und die umschlingenden Banden zu sprengen droht, dabei aber selbst den Kürzeren ziehen und in der Umarmung der Schlingpflanze „ersticken“ kann. Sollte hierin nicht Grund genug sein für eine starke mechanische Ausbildung? Oder wenn Kohl an einer anderen Stelle von den vielen und grossen Gefässen der Schlingpflanzen spricht, wie sollten diese vor Zusammenpressung bewahrt werden können, wenn nicht durch starke mechanische Belege? <sup>1)</sup> — Es scheint mir daher unzweifelhaft, dass derjenige, welcher sich in seiner Lösung ebengenannter Frage geirrt hat, eher Kohl ist, der sich auf einen hochwissenschaftlichen, aber dennoch viel zu unvollkommenen Boden gestellt, und nicht Schwendener, der die Frage vom teleologischen Standpunkt aus betrachtet hat.

### Abhängigkeit der epidermalen Gewebebildung und der Blattstellung von äusseren Factoren.

Durch anatomische Untersuchungen von Pflanzen, die entweder an verschiedenen natürlichen Standorten vorkommen oder die auf experimentellem Wege unter verschiedene äussere Verhältnisse gebracht

1) Wie sollte man mit Hilfe der Transpiration das locale Auftreten von mechanischen Verstärkungen, die bei den Pflanzen z. B. in floralen Axen, post-floralen Ausbildungen etc. so gewöhnlich sind, erklären können? Vergl. Gre-villius, A. Y., *Anatomiska studier öfver de florala axlarna hos diklina Fanerogamer. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handlingar. B. 16. Afd. III. No. 2, Stockholm 1890.* — Eliasson, A. G., *Om sekundära, anatomiska förändringar inom fanerogamernas florala region. Ebendasselbst B. 19. Afd. III. No. 3. Stockholm 1893.* — Und besonders Kjellmann, F. R., *Ueber Veränderlichkeit anatomischer Charaktere. Bot. Centr.-Bl. B. 30, S. 123, 1887.* — Die in dieser letzten Schrift behandelte Untersuchung der Fruchtsiele von *Cucurbita melanosperma* zeigt, wie verschieden die Entwicklung der Stiele wird, wenn sich die Frucht in hängender Lage befindet, als wenn sie auf dem Boden liegt. Im ersteren Falle werden die mechanisch wirkenden Gewebe mehr ausgebildet, was man nicht gut anders deuten kann als in Beziehung zu den hier herzukommenden grösseren Ansprüchen an Tragfestigkeit. Dieses Beispiel gibt schwerlich Gelegenheit zu der Bemerkung, dass die Transpiration in den beiden Fällen verschieden sei (natürlich unter der Voraussetzung, dass die Früchte sowie die Pflanzen im übrigen fast gleich sind).

wurden, hat man versucht, eine Vorstellung zu gewinnen von dem Einfluss, den die äusseren Einwirkungen auf den inneren Bau der Pflanzen ausüben. Da indessen unter den gewöhnlichen Verhältnissen solche Factoren wie Licht, Feuchtigkeit u. s. w. einen gleichzeitigen Einfluss üben und auch schwerlich durch experimentelle Methoden von einander getrennt werden können, sofern sich die Pflanze ohne krankhafte Veränderungen entwickeln soll, so ist es kein Wunder, dass die Ansichten über den Einfluss jedes einzelnen dieser Factoren für sich auf die anatomische Ausbildung sowohl im Allgemeinen als auch auf jedes einzelne Gewebe sehr weit auseinandergehen. Am meisten scheinen die Ansichten über die epidermalen Variationen mit einander übereinzustimmen. Es ist ja auch in der Natur der Oberhaut, sowohl wegen ihrer Lage als auch wegen ihrer besonderen Befähigung gegen äussere Einflüsse zu schützen, begründet, dass dieses Gewebe in erster Reihe bei seiner Entwicklung von den äusseren Verhältnissen beeinflusst werden muss. Und dass dies vor allem von ihrer äussersten Partie, d. h. der Aussenwand, gilt, ist ja ganz natürlich. Die Erfahrung zeigt auch, dass sich die Aussenwand verdickt und besonders, dass deren äussere, cuticularisirte Schichten im Allgemeinen je nach der zunehmenden Trockenheit des Standortes verstärkt werden. Gleichen Schritt mit diesen Veränderungen halten diejenigen der Spaltöffnungen, die nun in Bezug auf Entwicklung und Lage immer mehr geschützt und befähigt werden, die Verdunstung des Wasserdampfes aus der Pflanze zu erschweren.<sup>1)</sup>

Was nun die Vertheilung der Spaltöffnungen auf dem Blatte z. B. betrifft, so sind die Meinungen hierüber auffallend verschieden gewesen. Während einige meinen, dass der Standort nicht in namhaftem Grade die Anzahl der Spaltöffnungen oder deren Auftreten auf den verschiedenen Seiten des Blattes beeinflusst, so sind andere dagegen der entgegengesetzten Meinung; und diese letztere Auffassung dürfte wohl a priori die wahrscheinlichste sein; denn bei der gewöhnlichen Voraussetzung, dass die Spaltöffnungen als Ausführpforten des transspirierenden Wasserdampfes die Verdunstung der Pflanze regelt, muss man vermuthen, dass sie in allen ihren Beziehungen und also auch in Betreff ihrer Vertheilung mit den äusseren die Wasserzufuhr bedingenden Factoren in Verbindung gebracht werden müssen.

1) Vgl. z. B. Tschirch, A., *Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates*, *Linnaea* No. 43. 1881.

Indessen ist es deutlich, dass die uns mehr oder weniger unbekanntem Organisations- und Compensationsvorrichtungen der Pflanzen bei aller Art von Anpassung eine grosse Rolle spielen müssen, und dass unser Urtheil leicht getrübt werden kann, wenn wir sehen, wie sich bei der einen Pflanze nach Veränderung des Standortes die Anzahl und die Vertheilung der Spaltöffnungen ändert, während dagegen die andere unter denselben äusseren Verhältnissen in diesen Beziehungen unverändert bleibt oder sogar in entgegengesetzter Richtung verändert wird, um einer etwaigen allzu starken Anpassung anderer Organe das Gleichgewicht zu halten.<sup>1)</sup> Um solche Abweichungen zu erklären, nimmt man gewöhnlich seine Zuflucht zu phylogenetischen Ursachen. Oft dürfte jedoch die Erklärung näher liegen, und da dieser Umstand für die folgende Darstellung eine gewisse Bedeutung hat, so möge er hier durch einige Beispiele erläutert werden.

Die dikotyledonen Pflanzen haben meistens, wie bekannt, die Spaltöffnungen ausschliesslich oder grösstentheils an der Unterseite des Blattes gesammelt. Dies scheint die Regel zu sein, wenigstens bei den Dikotyledonen, die in gewöhnlicher Beleuchtung wachsen und Blätter von gewöhnlicher Stellung und von dem bei dieser Pflanzengruppe vorwaltenden Typus besitzen. Man glaubt nun, dass dies von Verdunstungsverhältnissen, von der scharf ausgeprägten Differenzirung des Blattbaus und der daraus folgenden Arbeitstheilung u. s. w. abhängt. — Hiervon gibt es jedoch Ausnahmen, und besonders trifft man bei den *Papilionaceen* oft ein ganz entgegengesetztes Verhalten.<sup>2)</sup> In dieser Familie dürfte jedoch eine nähere Untersuchung der Stellung der Blättchen unter verschiedenen Verhältnissen eine directere Erklärung der Ausnahmefälle liefern als die gewöhnliche, entferntere und vor allem weniger besagende hereditäre. So kann man z. B.

1) Beispiele von Ersatzvorrichtungen zur Bildung desselben Schutzes findet man angeführt z. B. bei Areschong, *Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Engl. Jahrbücher 1882, Bd. II S. 525.*

2) Kareltschikoff: *Ueber die Vertheilung der Spaltöffnungen auf den Blättern, Bulletin de la Société imperiale des naturalistes de Moscou, T. 39, 1866, S. 271.* — Bei *Vicia Orobus DC.* habe ich dieses umgekehrte Verhältniss besonders deutlich ausgeprägt gefunden. Das Palissadenparenchym der oberen Blattseite ist mit einer Epidermis bekleidet, die aus kleineren Zellen mit graderen Seitenwänden, dünneren und nach aussen convexen Aussenwänden sowie zahlreichen Spaltöffnungen besteht. Auf der Unterseite dagegen wird das Schwammparenchym bedeckt von grösseren Epidermiszellen mit stärker undulirten Seitenwänden, dickerer Aussenwand und entweder ohne oder mit nur vereinzelt Spaltöffnungen.

bei Arten der Gattung *Trifolium* finden, wie sich der gemeinsame Blattstiel bei eintretender Trockenheit so dreht, dass sich die Blättchen umwenden und die Unterfläche nach oben gerichtet wird.<sup>1)</sup>

Ebenso scheint es sich bei den *Gramineen* zu verhalten, und wenn man die im Vergleich zu den Dikotyledonen-Blättern verschiedenartige Stellung der Grasblätter, die Umdrehung der Scheibe, wodurch die morphologisch obere Seite zur physiologisch unteren wird, ferner Rollblätter, Rippenbildungen etc. berücksichtigt, so wird man finden, dass, wenn solche Gräser, die an sehr trockenen Plätzen vorkommen, nur auf der Oberseite Spaltöffnungen zeigen, dieses die für sie vortheilhafteste Anordnung ist, und, was die Vertheilung der Spaltöffnungen betrifft, dieses durchaus mit dem entgegengesetzten Verhältniss bei den Dikotyledonen verglichen werden kann und ebenso leicht zu erklären ist wie dieses.<sup>2)</sup>

1) Vgl. Johow, F., *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. Pringsheim's Jahrbücher* 15, 1884, S. 287: „Die Leguminosen haben in der nach der Beleuchtungsintensität regulirbaren Bewegung ihrer Blattfiedern ein wirksames Mittel, um den schädlichen Einfluss des Lichtes für die zu stark exponirten Blätter abzuschwächen“. — Siehe auch Wiesner, J., *Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanzen. Festschrift der zool.-botanischen Gesellschaft in Wien 1876.* — Ob indessen das Licht oder die Transpiration (oder noch andere Factoren) oder beide vereint die Ursache dieser Stellungsveränderungen und Drehungserscheinungen der Blätter sind, dürfte in jedem einzelnen Fall eine besondere Untersuchung erfordern (vgl. eine spätere Abhandlung von Wiesner, hier unten citirt), aber da besonders die Vertheilung der Spaltöffnungen, in diesem Zusammenhang gesehen, zu wenig beachtet worden zu sein scheint, habe ich es für zweckmässig erachtet, oben im Texte ganz besonders die Aufmerksamkeit darauf zu lenken.

2) Vgl. Pfitzer, E., *Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsh. Jahrb.* 7. 1869—70. — De Bary, A., *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, S. 426:* „Auch bei manchen Gräsern (wie bei den *Passerina*-Arten) wird die morphologische Oberseite durch Torsion des Blattstiels oder der Blattbasis nach unten gekehrt; sie hat hier das lockere Parenchym, und die faktisch nach oben stehende untere das dichte“. — Tschirch, A., *Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter, Pringsh. Jahrb.* 13. 1882. — Von den Figg. auf Taf. XVI könnte man den Eindruck erhalten, dass die Spaltöffnungen hauptsächlich auf der unteren (also der nach der Einrollung nach aussen gerichteten) Seite vorkämen. Im Texte (S. 549) heisst es aber: „Ueberhaupt finden sich bei dieser Abtheilung (Gräser mit Rollblättern), so weit meine Beobachtungen reichen, bisweilen ausser in den Längsrinnen der Oberseite auch auf der Unterseite Spaltöffnungen“ etc. Ferner wird, wie Tschirch zeigt, infolge besonderer Einrichtungen bei starker Einrollung des Blattes „das grüne Gewebe der Oberseite fast ganz gegen die umgebende Atmosphäre abgeschlossen“. — Was die auf der Oberseite des Blattes stark hervortretenden Längs-

Unser gewöhnlicher Wachholder (*Juniperus communis*) hat, wie bekannt, die Spaltöffnungen nur auf der oberen Seite der Nadeln. Hier wird indessen die Transpiration durch die geringe Anzahl der Spaltöffnungen, ihre vertiefte Lage u. dgl. herabgesetzt, wozu, wie Warming<sup>1)</sup> gezeigt, für die arktische und auch in unseren nördlichen Gebirgsgegenden vorkommende *nana*-Form die aufrechte und anliegende Stellung der Blätter hinzukommt. Ein ähnliches Verhältniss findet statt bei mehreren Arten der Gattung *Lycopodium*, worüber Näheres weiter unten. Ferner hat Stahl<sup>2)</sup> bei *Juniperus virginiana* auf folgenden Umstand hingewiesen: „Wächst der Baum in sonniger Lage, so sind die Zweige mit anliegenden Blättern versehen. In schattigen Lagen oder an Zweigen, die im Innern der Büsche stehen, treten sehr häufig die Zweige mit nadelförmigen, abstehenden Blättern auf.“ Und Goebel<sup>3)</sup> erhielt dadurch, dass er die aus Neuseeland stammende und mit anliegenden Blättern versehene *Veronica cupressoides* in feuchter Luft zog, eine Form mit abstehenden Blättern. Ferner hat derselbe Verfasser in Bezug auf *Filago minima* Folgendes beobachtet: „Auf sandigen, dünnen Aeckern der Umgebung Marburgs sind die Blätter dieser Pflanze steil aufgerichtet, der Stammoberfläche angedrückt, bei in feuchter Luft gezogenen Pflanzen stehen sie vom Stamme ab.“ — Selbst habe ich zuweilen *Calluna vulgaris* im Inneren feuchter und schattiger Wälder angetroffen, woselbst die Pflanze ein ganz anderes Aussehen erhält als das gewöhnliche: die Zweige sind bedeutend verlängert und die Blätter stehen sehr weit ab.<sup>4)</sup>

rippen betrifft, so wirken sie natürlich schützend auf die in den zwischen ihnen liegenden Rinnen befindlichen Spaltöffnungen. Ausserdem ist anzunehmen, dass sich diese Rippen durch Zusammenziehen des Blattes bei Austrocknung dichter an einander schliessen und die Spaltöffnungen mehr oder weniger vollständig gegen die äussere Atmosphäre abschliessen. — Dufour, L., *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Annales des sciences naturelles 7<sup>ème</sup> Série. T. 5. Paris 1887, S. 311*, sowie die in dieser Arbeit angeführten Beobachtungen von Duval-Jouve, Irmisch, Thomas, Frank u. a. m.

1) Warming, Eug., *Om Grönlands Vegetation. Meddelelser om Grönland, XII, Kjöbenhavn 1888, S. 115.*

2) Stahl, E., *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Jena 1883, S. 22.*

3) Goebel, K., *Pflanzenbiologische Schilderungen. T. I. Marburg 1889. S. 19 ff.*

4) Vgl. Seemann, *On the Newfoundland Heather. Journal of botany 1866, S. 305.*

Die Form von *Calluna vulgaris*, die S. in Newfoundland angetroffen hat, und die er auch, wie er sagt, von Island und höheren Alpengegenden gesehen, hat „leaves always closely adpressed to the stem“, und er nennt sie *Calluna atlantica*. Diese Form steht wahrscheinlich zu der europäischen in demselben Verhältniss wie

Lector K. B. J. Forssell hat die Güte gehabt, mir folgende zwei Aeusserungen, die hier mitgenommen sein mögen, um ihrestheils die in dem Folgenden behandelten Fragen zu beleuchten, mitzutheilen:

„*Juniperus communis* var. *nana*, sich in niedrigen, sehr dichten Pyramiden bildend, zuerst von v. Linné an der Ostseite des Hunnebergs — zwischen dem Freigut Nygård und der Kirche von Thunhem —, wo Stürme heftig rasen, angemerkt; in letzter Zeit ist sie am Wenersee angemerkt worden nahe dem Freigut Sjöberg auf langen, kahlen Bergabhängen, wo es ausser dieser nicht einmal einen Strauch gab. Sie scheint aus dem Bemühen der Pflanze, sich gegen die Stürme zu schützen hervorgegangen zu sein“. (Aus einer handschriftlichen Aufzeichnung des für Botanik sehr interessirten Probstes P. Selander.)

„Diese Varietät (*J. comm.* v. *nana*), von der man bis jetzt geglaubt, dass sie ausschliesslich den Hochgebirgen oder wenigstens den nördlichsten Provinzen Schwedens angehörte, scheint in ganz Schweden hervorgerufen werden zu können, wo immer eine den Winden ausgesetzte Localität sich darbietet. Ich habe sie vorher auf nackten Inselchen in den Schären von Haparanda und Stockholm angetroffen und fand sie vergangenen Sommer auch auf den hohen, kahlen Graten des Kullabergeres in Schonen. Ausserdem kommen, ausser an genannten Stellen, auch auf den Hügeln in der Umgegend von Upsala zahlreiche Uebergangsformen vor, von welchen besonders die auf dem Galgenberge sich den am meisten entwickelten Formen der Varietät nähern. Dass diese Form kein Artrecht, wie es Einige gewollt, verdient, wird am besten durch ihre Zwischenformen bewiesen“. (Fr. Björnström: *Spridda växtgeografiska uppgifter rörande Skandinavfloran*; in *Botaniska Notiser* 1855, S. 70).

Mit dergleichen Beispielen vor Augen und mit Berücksichtigung der Gefahr zu verdorren, welcher die Pflanzen in alpinen und arktischen Klimaten ausgesetzt sind, und deren thatsächliches Vorhandensein ich im Folgenden zu zeigen versuchen werde, kann man kaum un schlüssig sein, die Veränderungen, welche die Pflanzen erleiden, und wovon ich oben einige Fälle angeführt, so zu erklären, dass sie gerade einen Schutz gegen Verdunstung bilden oder so zu deuten sind. Bei *Juniperus communis* z. B. kann man mit Rücksicht hierauf sich schwerlich eine bessere Lage der Spaltöffnungen denken als an der oberen Seite des Blattes. Denn es ist wahrscheinlich, dass diese Pflanze, wenn nöthig, die Transpiration dadurch auf das möglichst geringste Mass herabsetzen kann, dass sie die Blätter an den Stamm drückt und so die Spaltöffnungen mehr oder weniger vollständig verschliesst.

Indessen darf man natürlich nicht die Forderung aufstellen, dass die extremsten Formen unmittelbar in einander übergehen sollen, wenn sich die äusseren Verhält-

---

*Juniperus nana* zu *J. communis*. — Vgl. das Verhältniss bei den Moosen, deren Blätter sich in feuchter Luft nach aussen biegen und in trockenerer Luft dem Stamme anlegen („sommeil hygrometrique“): Bastit, E., *Recherches anatomiques et physiologiques sur la tige et les feuilles des mousses*. *Revue générale de Bot.* Tome 3, 1891, S. 412 ff.



nisse im selben Masse ändern. Denn es besitzt nicht jede Pflanze eine derartige plastische Fähigkeit. Und ebenso wie die Entwicklung einer Form aus einer andern allmähliche kleine Veränderungen während langer Zeit erfordert haben kann, so kann es auch möglich sein, dass die secundäre Form nur allmählich im Stande ist, wieder in die primäre zurückzugehen. Ist der Wechsel ein überstürzter, kann sonst leicht eintreffen, dass die Pflanze nicht Zeit genug hat, die nöthigen Vorkehrungen zu treffen, sondern mehr oder weniger leidet. So erfuhr Seemann a. a. O., als er die Neufundländische *Calluna vulgaris* auf Irland pflanzte: „Whilst the Newfoundland one always suffered from frost and turned brown during the mild Irish winter, the common British form, growing by its side, was unaffected by cold and retained its usual green colour“. Die Ursache dafür, dass die neufundländische Form auf Irland nicht gedeihen wollte, möchte ich jedoch, in Uebereinstimmung mit der hier gegebenen Darstellung, eher in Transspirationsstörungen als in dem directen Einfluss der Kälte suchen.

### Hydrophile Pflanzen mit xerophiler Ausbildung und verschiedene Erklärungsversuche dieses Verhältnisses.

Wenn in oben angeführten Beispielen das anscheinend regellose Auftreten der Spaltöffnungen leicht erklärlich erscheint, und wenn sowohl die geregelte Abhängigkeit derselben als auch die des epidermalen Gewebes im Grossen und Ganzen von äusseren auf die Transspiration einwirkenden Umständen insofern wahrscheinlich ist, so kommen doch Verhältnisse vor, die schwerer zu erklären sind, wo nämlich ererbte Anlagen, innere Ursachen u. s. w. unabhängig von äusseren Umständen sich geltend machen dürften. Unter diesen schwer zu erklärenden Fällen hat man besonders eine gewisse Aufmerksamkeit der Erscheinung gewidmet, dass einige Pflanzen, die an feuchten Stellen vorkommen, eine anatomische Entwicklung zeigen, die einen ganz anderen Standort andeuten; sie sind nämlich xerophil ausgebildet.<sup>1)</sup> Von Verfassern, die Abweichungen dieser Art beobachtet und zu erklären gesucht haben, mögen folgende angeführt werden.

Pfitzer (a. a. O. S. 559) bemerkt über *Calamagrostis stricta* und *lanceolata*, dass sie „trotz ihrer feuchten Wohnplätze nur auf der Blattoberseite Stomata besitzen“ und dass die erstere „dieselben in ziemlich tiefen Furchen verbirgt“. Zur Erklärung sagt er, „dass eine solche Beschränkung der Verdunstung einem an feuchten Standorten wachsenden Grase nicht schaden wird, sondern höchstens unnöthig

1) Man pflegt die Bezeichnung xerophil (im Gegensatz zu hygro- oder hydrophil) theils auf solche Pflanzen anzuwenden, die an trockenen Standorten wachsen, theils auf solche, die in ihrer anatomischen Struktur einen kräftigen Transspirationsschutz zeigen, ohne Rücksicht auf die Beschaffenheit des Standortes. Um indessen einem Missverständniss vorzubeugen, benenne ich die zu letzterer Kategorie gehörenden Pflanzen „xerophil ausgebildet“.



erscheint“, und ferner, „doch kommen die bei den meisten Pflanzen noch unbekannte Höhe der Wurzelkraft und die Grösse des Widerstandes, den die Gewebe verschiedener Pflanzen dem Entweichen gasförmigen Wassers entgegensetzen, bei der hier vorliegenden Frage zu sehr in Betracht, als dass wir hoffen dürften, in jedem Falle eine Erfüllung des aus der Natur des Standortes entspringenden Bedürfnisses durch den anatomischen Bau erkennen zu können“.

Volkens sagt: <sup>1)</sup> „Es kommen bei *Carex limosa*, *panicæ* und *gracilis* nach meinen Beobachtungen, bei *C. paniculata*, *glauca* und *maxima* nach denen Zingler's, Einrichtungen vor, die wir nach allen Analogien, die sich sonst im Pflanzenreiche vorfinden, nur als Vorkehrungen gegen übermässige Transpiration deuten können, und doch sind es gerade diese Arten, die ausnahmslos nur in einem feuchten Boden gedeihen. . . .“ „Warum nun bei den angeführten *Carices* eine Ausnahme von der allgemeinen Regel stattfindet, warum gerade viele in nassem Boden wachsende durch Verdeckung der Spaltöffnungen, *C. panicæ* auch durch Wachsüberzug der Epidermis, die Verdunstung einschränken, dafür vermag ich hier nur eine Vermuthung auszusprechen. Die Standorte, die in den Floren gewöhnlich als Torfmoore, feuchte Wiesen, Sumpf- und Grabenränder bezeichnet werden, lassen sich in zwei Kategorien bringen, in solche, wo wirklich dauernd das ganze Jahr über reichlich Feuchtigkeit im Boden vorwaltet, und in solche, wo das Grundwasser im Hochsommer zurücksinkt und in den oberen Erdschichten vorübergehend eine gewisse Dürre eintreten kann. Sämmtliche oben besprochene *Carices* gehören Standörtern der zweiten Kategorie an, und ihre Schutz Einrichtungen gegen Transpiration wären somit vielleicht eine Art Präventivmassregel, deren Bedeutung nur in den Zeiten des Wassermangels hervortritt, und deren Nothwendigkeit besonders darum einleuchtet, weil fast alle *Carices* des nassen Bodens im Gegensatz zu denen des trockenen nur kurze, sich oberflächlich verbreitende Wurzeln resp. Rhizome aufweisen.“

Warming (a. a. O. S. 126) macht darauf aufmerksam, dass ein Theil zur Gruppe *Monostachyæ* gehörende *Carices* xerophil ausgebildet sind, und zwar sowohl wenn sie an trockenen Standörtern als auch auf Sumpfboden vorkommen. Er glaubt daher, dass dies nichts mit dem Standort zu thun hat, sondern dass es eine Eigenthümlichkeit

1) Volkens, G., *Zur Kenntniss der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane*. *Jahrb. des königl. botanischen Gartens zu Berlin*, Bd. III (Berlin 1884) S. 22 ff.

der ältesten *Carices* und deren nächster Verwandten ist. Ungefähr ebenso äussert sich Schwendener.<sup>1)</sup>

Kihlman<sup>2)</sup> hat die Vegetation der Halbinsel Kola studirt und nimmt als Ursache des starken Transpirationsschutzes vieler Pflanzen, die daselbst auf den grossen offenen Moorebenen vorkommen, theils die Abkühlung des Bodens an, wodurch die Fähigkeit der Pflanze, Wasser aufzunehmen, beschränkt wird, theils die starken, austrocknenden Winde. Gleichzeitig mit Kihlmann und unabhängig von ihm ist Goebel (a. a. O. T. II) durch das Studium der Vegetation der Venezolanischen Páramos zu denselben Resultaten gelangt.

Schimper<sup>3)</sup> schliesslich ist nach Untersuchungen von Lesage und nach eigenen Culturversuchen der Meinung, dass viele Meeresstrandpflanzen wegen der starken Salzconcentration des Wassers xerophil ausgebildet sind, da diese die Wasseraufnahme beeinträchtigt. In Bezug auf die arktischen Pflanzen spricht er dieselbe Meinung wie Kihlman aus, und ich werde später auf seine Auffassung der alpinen Verhältnisse zurückkommen.

### Subarktische Pflanzen, die das feuchte westnorwegische Klima scheuen.

Während meiner Beschäftigung mit vergleichenden anatomischen Studien der *Pyrolaceen*<sup>4)</sup> richtete sich meine Aufmerksamkeit auf eine auffälligere Abweichung bei *Pyrola rotundifolia*. Diese Art, die an feuchteren Standörtern als ihre Verwandten vorkommt, zeigt dennoch im Bau des Blattes bedeutend kräftigere Einrichtungen für den Transpirationsschutz als die nächststehenden Arten. Um mich jedoch nicht auf zu viele anatomische Details einzulassen, will ich hier nur die oben erwähnten und in Bezug auf die Deutung am besten bekannten Organisationsvorkehrungen berücksichtigen, nämlich die Verdickung der epidermalen Aussenwand sowie die Vertheilung der Spaltöffnungen.<sup>5)</sup> Im Vergleich mit der am nächsten stehenden Art, *P. minor*, hat *P.*

1) Schwendener, S., *Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cypericeen.* Sitzungsab. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. 1889, S. 73 ff.

2) Kihlman, A. O., *Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland.* Acta societatis pro Fauna et Flora fennica T. VII, No. 3. Helsingfors 1890.

3) Schimper, A. F. W., *Ueber Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas.* Sitzungsab. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1890.

4) Eine ausführlichere Darstellung der Anatomie unserer *Pyrola*-Arten, die in vielen Hinsichten ein besonderes Interesse besitzen dürfte, habe ich beinahe fertig und hoffe sie bald veröffentlichen zu können.

5) In Bezug auf die Lage der Spaltöffnungen ist kein namhafter Unterschied beobachtet worden.

*rotundifolia* eine ungefähr noch einmal so dicke Aussenwand auf der Blattoberseite und eine ungefähr 2 mik. dicke Cuticula (bei *P. minor* nicht ganz 1 mik., vgl. nebenstehende Fig. 1 u. 2). Spaltöffnungen fehlen



Fig. 1.

*Pyrola rotundifolia.*

Fig. 2.

*Pyrola minor.*

Querschnitt durch die obere Epidermis eines Rosettenblattes; a Aussenwand, b Cuticula (390/1).

durchaus auf der Blattoberseite bei *P. rotundifolia*, was um so eigenthümlicher ist, da das Mesophyll nicht differenzirt ist, wodurch die Blätter, wenn man will, isolateral werden, obgleich keine Palissaden vorkommen.<sup>1)</sup> Unsere übrigen *Pyrola*-Arten, die ebenfalls ein undifferenzirtes Blattmesophyll besitzen — *P. secunda*, *minor* und *media* —, besitzen dagegen auf beiden Seiten Spaltöffnungen, obgleich weniger zahlreich auf der Oberseite.

Dass nun einander so nahestehende Pflanzen — besonders bei dem Gedanken an *P. rotundifolia* und *P. minor* — in dieser Hinsicht eine Ungleichheit zeigen und zwar eine Ungleichheit, die, wenn man das gewöhnliche Auftreten dieser Arten bedenkt, eher umgekehrt sein sollte, muss bei *P. rotundifolia* als eine specielle xerophile Ausbildung aufgefasst werden. Hierfür sowie für einige andere mir bekannten Fälle will ich eine Deutung zu geben versuchen.

Ich wenigstens bin zu der Auffassung der Verhältnisse des südlichen Schwedens (bis zum 60. Breitengrade) gelangt, dass *P. rotundifolia* entschieden tiefere, feuchtere und wasserreichere Standorte als *P. minor* aufsucht, was sich zeigt, sowohl wenn beide allein als auch besonders, wenn beide zusammen in derselben Gegend auftreten. Der Umstand, dass beide, wie in voriger Note erwähnt wurde, auch durcheinander an demselben Standorte auftreten können, beweist natürlich nichts gegen das Gesagte. Die einzige Art, über deren Verhältniss zu *P. rotundiflora* in dieser Beziehung ich einigermaassen unschlüssig gewesen bin, ist *P. uniflora*. Letztere habe ich nämlich in einigen Gegenden an sehr wasserreichen Standorten, wie an Quellen, an Bachufern oder an mit Quelladern versehenen Abhängen, gefunden. In anderen Gegenden wiederum tritt sie in trockenerem, stark sandigem Waldboden auf und hier verbreitet sie sich auch über grössere Flächen,

1) An einigen Plätzen in der Nähe von Upsala wachsen diese beiden *Pyrola*-Arten an denselben Standorten durch einander. In dem aussergewöhnlich trockenen Frühling dieses Jahres (1893) zeigte es sich, dass *P. minor* sehr von der Dürre gelitten, während *P. rotundifolia* dagegen frisch und, wie es den Anschein hatte, von der ungünstigen Witterung ganz unberührt da stand. Die nächstliegende Erklärung liegt natürlich in dem Unterschied des Transpirationsschutzes, der diesen beiden Arten eigenthümlich ist.

was sie im vorigen Falle nicht thut, wo sie sich streng an die begrenzteren Standorte hält. Es scheint daher, als wäre sie von fliessendem Wasser abhängig oder auch von der frischeren Bewässerung im Sandboden. *P. rotundifolia* dagegen wählt Thalgründe, Sumpfränder u. s. w. mit stillstehendem Wasser und besonders periodenweise sehr stark bewässerte Standörter.

Dieselbe Auffassung, besonders das Vorkommen von *P. rotundifolia* in Schweden betreffend, haben mehrere schwedische Botaniker, mit denen ich darüber gesprochen. Dieses schliesst natürlich nicht aus, dass diese Art auch an trockeneren Stellen angetroffen werden kann, wo sie übrigens, wie schon erwähnt worden ist, besser auszuhalten scheint als andere Arten derselben Gattung. So hat sie sich bei Cultur im Bergianischen Garten zu Stockholm von allen unseren *Pyrola*-Arten am besten gehalten, von welchen, ausser dieser, nur ein paar andere wenigstens bis auf Weiteres haben am Leben erhalten werden können. Professor Wittrock hat mir übrigens gütigst mitgetheilt, dass der in Rede stehende Bestand von *P. rotundifolia* des Bergianischen Gartens von einem mehr trockenen natürlichen Standort her stammt, den man gerade behufs Verpflanzung derselben in den botanischen Garten als solchen gewählt hatte. — Im botanischen Garten zu Christiania war *P. rotundifolia* die einzige von den Arten, die sich mehrere Jahre hindurch zu halten vermochte.

Ob aber diese Ausdauer der *Pyrola rotundifolia* im Vergleich zu unseren übrigen Arten ihren Grund in der auffallenden xerophilen Ausbildung hat, oder von ganz anderen Ursachen abhängt, darauf kann ich mich hier nicht näher einlassen.

Blytt<sup>1)</sup> hat, wie bekannt, die Florenelemente Norwegens in 6 Kategorien eingetheilt: *arktische*, *subarktische*, *boreale*, *atlantische*, *subboreale* und *subatlantische*. In dem Verzeichniss, das er über die *subarktischen* Pflanzen geliefert, hat er mit dem Buchstaben C solche Arten bezeichnet, die „beinahe oder ganz an den feuchtesten Meeresküsten im Stifte Bergen fehlen“.<sup>2)</sup> Diese Pflanzen, die ich im Folgenden der Kürze halber C-Pflanzen nennen werde, sind in folgender, Blytt entlehnter Liste durch fetten Druck hervorgehoben. Mit Beibehaltung der Blytt'schen Nomenklatur sind sie hier unten alphabetisch geordnet.

Achillea Millefolium	Aira caespitosa	<b>Alnus incana</b>
<b>Aconitum septentrion.</b>	„ flexuosa	<b>Alopecurus fulvus</b>
Agrostis alba	Ajuga pyramidalis	„ geniculatus
„ canina	Alchemilla vulgaris	Andromeda polifolia
„ vulgaris	Allosorus crispus	Angelica sylvestris

1) Blytt, A., *Die Theorie d. wechselnden kontinentalen u. insularen Klimate*. Nachtrag. *Botanische Jahrb. von A. Engler*, Bd. II, Leipz. 1882.

2) Natürlich gibt es auch andere norwegische Pflanzen als diese, die diese an Niederschlag besonders reiche Gegend meiden. So sagt Blytt von den borealen Pflanzen z. B. auf S. 178 seiner in der vorhergehenden Note erwähnten Schrift: „Die meisten sind seltener oder fehlen ganz an den offenen feuchten Meeresküsten im Stifte Bergen.“ Aus Gründen, die ich im Folgenden näher erörtern werde, beschäftige ich mich in der gegenwärtigen Frage nur mit den *subarktischen* Pflanzen.

Antennaria dioica	Carex filiformis	Epilobium palustre
Anthoxanthum odorat.	„ flava	Equisetum arvense
Aracium paludosum	„ <b>globularis</b>	„ flaviatile $\beta$ limos.
Archangelica littoralis	„ <b>heleonastes</b>	„ <b>hiemale</b>
„ <b>officinalis</b>	„ irrigua	„ palustre
<b>Aspidium Lonchitis</b>	„ <b>laxa</b>	„ <b>pratense</b>
Asplenium Filix femina	„ limosa	„ silvaticum
Aster Tripolium	„ <b>livida</b>	<b>Eriophorum alpinum</b>
Atriplex hastata	„ <b>loliacea</b>	„ angustifolium
„ <b>patula</b>	„ <b>microstachya</b>	„ <b>Callithrix</b>
Barbarea stricta	„ pallescens	„ <b>latifolium</b>
Bartsia alpina	„ panicea	„ vaginatum
Betula odorata	„ pauciflora	Euphrasia officinalis
Botrychium Lunaria	„ Personii	Festuca rubra
Cakile maritima	„ stellulata	Galeopsis tetrahit
<b>Calamagrostis lanceo-</b>	„ vaginata	<b>Galium boreale</b>
<b>lata</b> 1)	„ vesicaria	„ palustre
„ Pseudophragmites	„ vulgaris et varr.	„ <b>trifidum</b>
„ <b>stricta</b>	Cerastium vulgatum	„ uliginosum
Callitriche verna	Cerefolium silvestre	Geranium silvaticum
Calluna vulgaris	Cirsium heterophyllum	Geum rivale
Caltha palustris	Comarum palustre	Glaux maritima
Campanula latifolia	Convallaria verticillata	Gnaphalium norvegic.
„ rotundifolia	Corallorrhiza innata	Goodyera repens
Carex ampullacea	Cornus suecica	<b>Gymnadenia conopsea</b>
„ <b>aquatilis</b>	<b>Cystopteris montana</b>	Heleocharis palustris
„ <b>Buxbaumii</b>	Drosera longifolia	„ uniglumis
„ canescens	„ rotundifolia	Hieracium crocatum
„ <b>chordorrhiza</b>	Epilobium angustifol.	„ dovrense
„ dioica	„ <b>origanifolium</b>	„ murorum

1) *Calamagrostis lanceolata* habe ich mir hier einzureihen erlaubt. Sei es absichtlich, sei es aus Versehen, hat Blytt sie auf keiner seiner Listen aufgenommen. Es scheint, dass diese Art sowohl als auch *C. stricta*, die Blytt mit einem Fragezeichen versehen, nirgend besser hineinpasst als in diese Gruppe. Vgl. auch Kjellman, F. R., *Skandinaviska fanerogamfloras utreeklingshistoriska element. Öfvertryck efter offentliga föreläsningar år 1886*. Kjellman zählt hier diese Arten beide zu seinen Glacial-Pflanzen, eine Gruppe, die, wie es scheint, ungefähr Blytt's arktischen und subarktischen zusammengenommen entspricht. Ueber die Verbreitung von *Calamagrostis lanceolata* in Norwegen sagt Blytt: „Ich habe sie in den Stiften von Bergen und Trondhjem nicht gesehen“. (Blytt, A., *Norges Flora. Christiania 1861—76.*)

Hieracium nigrescens	Oxycoccus palustris	Rubus idaeus
„ prenanthoides	Paris quadrifolia	„ saxatilis
<b>Hierochloa borealis</b>	Pedicularis palustris	Rumex Acetososa
Hippuris vulgaris	Phalaris arundinacea	„ Acetosella
Juncus alpinus	Phleum alpinum	Sagina procumbens
„ bufonius	Pinguicula vulgaris	Salix aurita
„ compressus	Pinus silvestris	„ caprea
„ filiformis	Plantago maritima	„ <b>depressa</b>
„ <b>stygius</b>	Poa alpina	„ glauca
<b>Ledum palustre</b>	„ annua	„ lapponum
Leontodon autumnalis	„ nemoralis	„ nigricans
Lepigonum caninum	„ pratensis	„ <b>pentandra</b>
Limosella aquatica	„ trivialis	„ <b>phylicifolia</b>
Linnea borealis	<b>Polemonium caeruleum</b>	Saussurea alpina
Listera cordata	Polygonum aviculare	<b>Sceptrum Carolinum</b>
Lotus corniculata	Polypodium Dryopteris	Scirpus caespitosus
Luzula campestris	„ Phegopteris	„ <b>pauciflorus</b>
„ pilosa	„ rhaeticum	Sedum annuum
Lycopodium annotinum	Polystichum Filix mas	Selaginella spinulosa
„ clavatum	„ spinulosum	Silene rupestris
„ <b>complanatum</b>	Populus tremula	Solidago Virgaurea
Majanthemum bifolium	Potamogeton gramin.	Sorbus Aucuparia
Melampyrum pratense	„ marinus	Sparganium affine
„ silvaticum	„ perfoliatus	Spiraea Ulmaria
Melandrium silvestre	„ pusillus	<b>Stellaria borealis</b>
Melica nutans	„ rufescens	„ <b>Friesiana</b>
Menyanthes trifoliata	Potentilla Anserina	„ media
Milium effusum	„ Tormentilla	„ nemorum
Molinia caerulea	Prunus Padus	<b>Struthiopteris german.</b>
Montia fontana	Pyrola minor	Subularia aquatica
Mulgedium alpinum	„ <b>rotundifolia</b>	Trientalis europaea
Myosotis arvensis	„ secunda	Trifolium repens
„ silvatica	Ranunculus aconitifol.	Triglochin maritimum
Myriophyllum alternifl.	„ acris	„ palustre
Myrtillus nigra	„ auricomus	<b>Trollius europaeus</b>
„ uliginosa	„ repens	Tussilago Farfara
Nardus stricta	„ reptans	Urtica dioica
Nasturtium palustre	Rhinanthus minor	Utricularia minor
Nuphar pumilum	Ribes rubrum	Valeriana sambucifolia
Orchis maculata	Rubus Chamaemorus	<b>Veronica longifolia</b>

Veronica officinalis	Vicia Cracca	Viola epipsila
„ scutellata	Viola biflora	„ palustris
„ serpyllifolia	„ canina	Zostera marina

Aus diesem Verzeichniss geht also hervor, dass *P. rotundifolia* zu den C-Pflanzen gehört, aber nicht *P. minor* und *P. secunda*, die Blytt ebenfalls zu der subarktischen Gruppe zählt. Ferner findet man, dass *Ledum palustre*, dessen Blätter kräftig xerophil ausgebildet sind, das feuchte westnorwegische Klima scheut, obgleich es eine ausgeprägte Sumpfpflanze ist. Ebenso z. B. *Calamagrostis stricta* und *lanceolata* sowie *Carex chordorrhiza* und *Eriophorum alpinum*, von denen die *Calamagrostis*-Arten nach Pfitzer's oben angeführter Angabe, und die übrigen nach der Kihlman's (a. a. O. S. 111) xerophil ausgebildet sind. Wie sich indessen alle diese C-Pflanzen, deren Anzahl beinahe 50 beträgt, in Bezug auf ihre anatomische Bildung verhalten, darüber habe ich keine Angaben gefunden, auch bin ich nicht selbst in der Lage gewesen, sie daraufhin zu untersuchen. Bei einer oberflächlichen Untersuchung derselben findet man, dass ein Theil von ihnen mehr oder weniger glaucescent sind, wie *Equisetum hiemale* und *Lycopodium complanatum*, deren Farbe von der beinahe aller übrigen skandinavischen *Equisetum* und *Lycopodium*-Arten abzuweichen scheint. Erstere muss man übrigens für sehr gut ausgerüstet halten, die Transpiration zu schützen, wegen der sehr reducirten Blätter; letztere ebenso wegen der anliegenden Blätter.<sup>1)</sup> Andere C-Pflanzen zeichnen sich durch ihre lederartigen und glänzenden Blätter aus, was xerophile Ausbildung andeutet. Als Beispiele hiervon mögen angeführt werden die 3 Arten der Gattung *Salix*, nämlich *S. pentandra*, *depressa* und *phylicaeifolia*. Die übrigen subarktischen Arten, *S. caprea*, *aurita*, *nigricans*, *glauca* und *lapponum* verhalten sich anders.<sup>2)</sup>

1) *Equisetum hiemale* wird in dieser Beziehung von Areschong (a. a. O. S. 523) mit australischen *Casuarineen* verglichen. Ueber *Lycopodium complanatum* siehe unten. — Die Glaucescenz ist eine Eigenschaft, die, wie bekannt, besonders xerophilen Pflanzen zukommt, wie den Nelken und Wolfsmilchgewächsen der Mittelmeerländer, den Cruciferen und Rutaceen der Steppen, den Akazien und Myrtaceen von Neuholland etc. Bei diesen Pflanzen wird die Glaucescenz in der Regel durch einen Wachsüberzug hervorgebracht, der, wie man durch Experimente (F. Haberlandt, A. Tschirch) gefunden hat, als ein guter Transpirationsschutz wirkt (vgl. Kerner, *Pflanzenleben*, I, S. 288).

2) Der Glanz der Blätter wird wenigstens in vielen Fällen durch stark entwickelte Aussenwand und Cuticula bewirkt, und es ist wahrscheinlich eine Folge des stärkeren Widerstandes, den die verdickte Wand dem schwellenden Inhalt des



Ein Charakter, von dem man wohl sagen kann, dass er ihnen fast allen gemeinsam ist, ist der, dass sie an mehr oder weniger feuchten Plätzen vorkommen, oft in Sümpfen oder Mooren, am trockensten auf Wiesengründen, worunter man jedoch im Allgemeinen einigermaassen morastige und wenigstens periodisch stark durchnässte Oerter zu verstehen hat. Hiervon gibt es nur zwei auffallende Ausnahmen, nämlich *Lycopodium complanatum* und *Galium boreale*, die beide an trockenen Abhängen u. s. w. vorkommen.

Ferner darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass es innerhalb derselben Gattung gerade die an den feuchtesten Plätzen vorkommenden Arten oder Formen sind, die das Klima von Bergen meiden. Das ist z. B. der Fall bei den *Pyrola*-Arten. Von der Gattung *Alopecurus* zählt Blytt *A. geniculatus* und *fulvus* zu den subarktischen. Letzterer, auch für eine Unterart des vorigen gehalten, ist eine C-Pflanze.<sup>1)</sup> Er ist u. a. bläulicher als der vorige. Beide sind in Schweden beinahe gleich gewöhnlich, aber *A. fulvus* wächst am liebsten an sehr nassen Plätzen oder im Wasser. Andere Beispiele hiervon findet man in der Gattung *Veronica* und mehr oder weniger deutlich in einigen anderen Gattungen.

Wie es sich nun auch mit der xerophilen Ausbildung der C-Pflanzen im Allgemeinen verhalten mag, sei es nun, dass eine grössere oder eine kleinere Anzahl einen Transpirationsschutz besitzt, der nicht gut zu dem wasserreichen Standort zu passen scheint, so dürfte es doch für die folgende Darstellung genügen, sich die bekannte Thatsache bei

---

Zellenraumes entgegenstellt, dass die Blattfläche ebener und glatter wird, wodurch die Lichtstrahlen gleichförmiger reflectirt werden und die Fläche daher ein glänzendes Aussehen erhält. Dagegen bei Pflanzen mit schwächeren Aussenwänden, wie es gewöhnlich bei Schattengewächsen der Fall ist, biegt sich jede Epidermiszelle nach aussen und bildet dadurch eine mehr oder weniger deutliche Papille (vgl. Figg. 1 u. 2). Wenn die Lichtstrahlen eine solche Fläche treffen, werden sie nach verschiedenen Richtungen reflectirt und das Blatt erhält dadurch ein matteres Aussehen. — In Bezug auf Aussehen, Standörter etc. der Pflanzen habe ich hier wie auch in den folgenden Angaben hauptsächlich folgende zwei Floren um Rath gefragt: Hartman, C. J., *Handbok i Skandinavians Flora*, XI. Aufl. Stockholm 1879 sowie XII. Aufl. (edit. Krok, Th. O. B. N.) 1. Heft, Stockholm 1889, und Nymán, C. F., *Sveriges Fanerogamer*, Örebro 1867—68.

1) Vergleichungsweise sei erwähnt, dass nach Kirchner's *Flora von Stuttgart und Umgebung* in dieser continentaleren Gegend sowohl *Alopecurus geniculatus* als auch *fulvus* vorkommen, letztere aber ist dort allgemeiner. Ferner kommen dort *Lycopodium complanatum* nur in der *Chamaecyparissus* benannten Form vor, die dagegen in Norwegen fehlt.

den obengenannten zu merken, unter welchen man vor anderen —wegen ihrer bekannten abweichenden Standörter in anderen Klimaten — zwei im Auge zu behalten hat, nämlich *Ledum palustre* und *Pyrola rotundifolia*.

Stellt man nun den Umstand, dass diese an feuchten Plätzen wachsenden Pflanzen in der niederschlagreichen Gegend von Bergen fehlen, der Thatsache gegenüber, dass sie kräftig ausgebildet sind zum Transpirationsschutz, so scheint es mir am natürlichsten, die Ursache der ersteren Erscheinung in letzterer zu suchen. Denn es ist ja anzunehmen, dass es solchen Pflanzen schwerer wird, in einem feuchteren Klima zu gedeihen, wo die Feuchtigkeit der Luft hemmend auf die Verdunstung einwirkt, wodurch also die Wirkung des anatomischen Baues noch erhöht wird, nämlich unter der gewöhnlichen Voraussetzung, dass die Pflanzen ihren Wasserbedarf nur aus dem Boden holen und nicht oder doch nur in minimalen Mengen direct aus der Luft oder aus dem ihre oberirdischen Theile bespülenden Wasser. Da ferner diese Pflanzen bei den schon mehr continentalen Verhältnissen, die in dem übrigen Skandinavien obwalten, an wasserreichen Plätzen vorkommen, so ist es wenig wahrscheinlich, dass sie in regenreicheren Gegenden ihr Wasser reichlicher oder bequemer aus dem Boden empfangen und also auf diese Weise dennoch den quantitativen Transpirationsstrom (mit in Wasser gelösten Stoffen), den sie zu ihren Lebensfunctionen nöthig haben, aufrecht erhalten sollten. Es gibt allerdings ein Mittel, wodurch die Pflanzen in ähnlichen Fällen Abhülfe schaffen, und dieses haben sie in ihrer Fähigkeit, je nach den äusseren Umständen ihre Charaktere zu verändern, oder mit anderen Worten in ihrer Anpassung. Dass indessen die hier in Rede stehenden Pflanzen diese Fähigkeit nicht oder wenigstens nicht in beachtenswerthem Grade besitzen, dafür werde ich gleich einen Beweis zu liefern suchen.

Ein Umstand fand sich indessen, der mich unschlüssig machte, ob diese Erklärung richtig wäre. In Beschreibungen aus arktischen Ländern wird nämlich berichtet, dass einige Pflanzen, die in niederen Breiten in Sümpfen vorkommen, dort aber an dünnen, offenen Abhängen u. s. w. auftreten. Da nun auch zugleich erzählt wird, dass die Feuchtigkeit der Luft in den Polargegenden sehr gross sei, so erschien die oben gegebene Erklärung unhaltbar, sofern nicht dieselben Arten in den Polargegenden weniger xerophil ausgebildet wären als weiter nach Süden. Um zu sehen, inwiefern dies wirklich der Fall wäre, habe ich einiges während Polarexpeditionen gesammeltes Material, das mir in dem hiesigen botanischen Museum zur Verfügung stand,

anatomisch untersucht.<sup>1)</sup> Hierbei ergab sich, dass der Blattbau der hochnordischen Exemplare (von *Ledum palustre* und *Pyrola rotundifolia*) keinen merkbaren Unterschied von demjenigen mehrerer anderen untersuchten Exemplare aus verschiedenen Gegenden Skandinaviens und des Kontinents zeigte. Messungen der Aussenwand und der Cuticula haben ganz dasselbe Maass ergeben.

Ich habe wenigstens nicht entscheiden können, ob die arktischen Exemplare von *Ledum palustre* und *Pyrola rotundifolia* eine mehr oder weniger entwickelte Aussenwand als südlichere Exemplare gehabt haben. Erstere Art wird wegen der Art und Weise, wie sie in arktischen Gegenden wächst,  $\beta$  *decumbens* genannt. Letztere stand mir zur Verfügung theils unter dem Varietätsnamen *arenaria*, theils als selbständige Art *P. grandiflora* Rottb. Obgleich ich selbst sie nicht lebend gesehen, erlaube ich mir doch, sie nur für eine nordische Form von *P. rotundifolia* zu halten, und zwar infolge der nur relativen Charaktere, die von Floristen gegeben sind, z. B. von dem Monographen der *Pyrola*-Gattung, Alefeld<sup>2)</sup>, wobei u. a. besonders die Grösse der Blüthe hervorgehoben wird, die jedoch, wie männiglich bekannt, eine Eigenschaft ist, die bei derselben Art grosse Veränderungen erleiden kann, sei es unter verschiedenen Breiten oder bei verschiedener Höhe über dem Meeresspiegel. Ferner stütze ich diese Meinung auf den Umstand, dass der Bau des Blattes von *P. grandiflora*, so viel ich habe finden können, in den kleinsten Einzelheiten eine überraschende Uebereinstimmung mit dem von *P. rotundifolia* aufweist, was sonst um so eigenthümlicher sein müsste, da unsere einander nahestehende Arten — *P. rotundifolia*, *media* und *minor* —, trotz ihrer gleichartigeren Lebensverhältnisse und der grossen äusseren Uebereinstimmung der Blätter, dennoch in sehr vielen, und wie es scheint, unbedeutenden Charakteren constante Unterschiede aufweisen.

Es sei hier bemerkt, dass bei der mikroskopischen Untersuchung von Querschnitten durch die Mitte eines Blattes von *Ledum palustre*  $\beta$  *decumbens*, von F. R. Kjellman in der St. Lawrence Bay (Vega-Expedition 1878—1880) gesammelt, die Aussenwand bei einigen Schnitten nur halb so dick war als gewöhnlich. Andere, der Reihe nach gemachte Schnitte, zeigten immer grössere Dimensionen und schliesslich nahezu die normale Dicke (dieser Particen). Es ist wahrscheinlich, dass aus irgend einem Grunde die Aussenwand dieses Blattes theilweise vermindert worden ist, oder auch kann die Ursache in der Anfertigung des Präparates zu suchen sein. Andere Blätter desselben Exemplars haben nämlich die gewöhnlichen Dimensionen. Ich führe diesen Umstand an für den Fall, dass jemand bei der Controlle meiner Angaben einen ähnlichen Ausnahmefall antreffen sollte. Uebrigens ist es selbstverständlich, dass man bei solchen Vergleichen acht geben muss, dass die Schnitte von der nämlichen Stelle des Blattes genommen werden und wenn möglich von gleichalterigen Blättern.

1) Für die Bereitwilligkeit, mit welcher der Präfekt des botanischen Museums zu Upsala, Prof. Th. M. Fries, die Sammlungen des Museums zu meiner Verfügung gestellt hat, spreche ich ihm hiermit meinen besten Dank aus.

2) Alefeld, *Ueber die Familie der Pyrolaceen, insbesondere die Unterfamilie der Pyrolaea (gen. Pyrola L.). Linnaea 1856.*

Obiges gilt von der gewöhnlichen Blattform von *Ledum palustre*. Eine ungewöhnlich breitblättrige Form, die ich in den Sammlungen des Museums zu Upsala gefunden und die, nach der freundlichen Mittheilung des Conservators K. A. Th. Seth, auf Gåsö, einer der Schären in der Nähe von Stockholm, gefunden ist (die Etiquette ist unvollständig), scheint mir eine ein bischen dünnere Aussenwand zu besitzen.

Da nun diese Pflanzen, die in verschiedenen Klimaten und an verschiedenen Localen vorkommen und trotzdem nicht die geringste Veränderung ihrer anatomischen Bildung aufweisen — insofern ich dieselbe in Bezug auf den Blattbau habe kennen lernen, der ja auf alle Fälle für am empfindlichsten gegen äussere Einflüsse gehalten wird —, dürfte es nicht unbefugt sein, sie für fixirte Arten zu halten, d. h. Arten, die aus irgend einem Grunde zu einer gewissen Form erstarrt sind, die sich nicht ändern lässt oder wenigstens nur unmerkliche, äusserst unbedeutende Schwankungen zulässt.

Hierdurch gewinnt nun allerdings meine oben angeführte Deutung der Ursache, wesshalb jene Pflanzen das feuchte Klima an der norwegischen Westküste meiden, eine Stütze, aber andererseits wird das Verhältniss in arktischen Gegenden desto unerklärlicher. Wäre die dortige Luft trockener als bei uns gewesen, so würde es vortrefflich gepasst haben, aber ich kannte keine diesbezüglichen Angaben.

### Das arktische Klima.

Als ich mich in der arktischen Litteratur umseh, fand ich recht viele Mittheilungen, die darauf ausgehen zu zeigen, dass das arktische Klima als ein trockenes anzusehen und eher mit einem continentalen als mit einem insularen zu vergleichen wäre. In diesem Sinne äussert sich Warming an vielen Stellen seines oben angeführten Werkes über Grönlands Vegetation, besonders Seite 23 Note 2, wo er mehrere Litteraturbelege zum Beweise für die Trockenheit des hochnordischen Klimas zusammengestellt hat, und worauf ich verweise. Aus der Tabelle auf Seite 22 und 23 daselbst geht hervor, wie sehr der Niederschlag von Süd-Grönland aus nach dem Norden zu abnimmt, wobei jedoch in einer Note hervorgehoben wird, dass die sehr niedrigen Ziffern des Niederschlags im nördlichen Grönland vielleicht auf der Schwierigkeit beruhen, den Schneefall mit genügender Genauigkeit zu messen. Warming's eigene Worte mögen hier (in Uebersetzung) angeführt werden: „Wie eigenthümlich es auch klingen mag, dass die Pflanzenwelt eines Landes wie Grönland einer grossen Dürre ausgesetzt werden kann und dass Vegetationsformen existiren, bei welchen der anatomische Bau der Pflanzen z. B. an die lybisch-ägyptischen Wüstenpflanzen erinnern,

so ist dies doch der Fall. Ich habe oben berichtet, dass das Klima sehr schnell immer trockener wird, je weiter man nach Norden vordringt, und dass dieselbe Erscheinung auftritt, je mehr man sich von der äussersten Küste entfernt und in das Land hineinrückt. Auf allen Wegen gelange ich zu dem Resultat, dass die arktische Flora wirklich, um ausdauern zu können, einem trockenen Klima angepasst ist, ein Resultat, das bis zu einem gewissen Grade mit Blytt's Theorie, dass die arktischen Pflanzen in Norwegen das Küstenklima scheuen, übereinstimmt.“

Ebenso spricht sich Kihlman (a. a. O. S. 104) über die starke Verdunstung in den Polarländern aus: „dass die ganze Vegetationsperiode hindurch ein plötzlicher Schneefall oder ein eiskalter Regen die Temperatur des Bodens und der Luft plötzlich und bedeutend herabdrücken kann, während die heftige Luftströmung keine entsprechende Abschwächung der Transpiration ermöglicht.“ Und weiter heisst es: „Der relativ geringe Schneefall im Winter und die ungleiche Vertheilung desselben veranlassen, dass auch in der kalten Jahreszeit die Austrocknung der Pflanzendecke auf weite Strecken ebenso wie im Sommer und sogar in geschärftem Masse fort dauert.“

Es ist möglich, dass durch die letzten Worte deutlicher, als man bisher vermuthet, der Einfluss des arktischen Klimas auf die Pflanzenwelt erklärt wird, ein Eindruck, den man besonders nach dem Lesen der Beschreibungen von Kjellman<sup>1)</sup> gewinnt. Dieser in arktischen Gegenden weit gereiste schwedische Forscher hebt hervor, dass die Polarländer keineswegs, wie man meinen sollte, im Winter von einer gleichmässigen, ununterbrochenen Schneemasse bedeckt sind, sondern auf weiten Strecken — welche Vegetation besitzen — während des ganzen Winters oder wenigstens eines grossen Theiles desselben frei von Schnee sind. Ferner macht er darauf aufmerksam, dass der Schnee auch da, wo er liegen bleibt, keineswegs als „ein vollkommener Schutz gegen die Kälte“ aufzufassen ist, wobei er auch directe Angaben über die starke Abkühlung der Schneemassen macht.

Da man indessen heutigen Tages, aus guten Gründen, was die Pflanzenwelt (wenigstens im Gegensatz zu den höheren Thieren) betrifft, nicht den hohen oder niedrigen Temperaturen an und für sich den schädlichen Einfluss zuschreibt, den sie auszuüben scheinen, sondern diesen vielmehr für eine Folge der Verdunstung hält, wie

1) Kjellman, F. R., *Ur polarvärternas lif, in A. E. Nordenskiöld, Studier och forskningar föranledda af mina resor i höga Norden, S. 499 ff.*

wenn z. B. nach einer starken Kälte die gefrorenen Zellensäfte nicht nach dem Wiederaufthauen wieder der Pflanze zu gute kommen, sondern durch Verdunstung entweichen, so ist es nicht merkwürdig, dass der Besitz eines guten Transpirationsschutzes für die arktischen Pflanzen von grosser Bedeutung ist. Unter südlicheren Breiten kennt man nur allzugut die schädliche Einwirkung, die Barfröste auf die Pflanzenwelt ausüben, und wenn auch in arktischen Ländern nicht während des Winters selbst der im Süden in schneelosen Wintern so häufige Wechsel zwischen Frieren und Aufthauen vorkommt, so dürften dennoch im Beginne der arktischen Vegetationsperiode und wahrscheinlich auch im Verlauf derselben obige Verhältnisse desto verhängnissvoller sein.<sup>1)</sup>

Doch fehlen nicht Angaben über verhältnissmässig hohe Temperaturen auch während arktischer Winter. So soll nach Hann (Handbuch der Klimatologie, Stuttgart 1883, S. 718) auf der Bäreninsel oft „bis Weihnachten und sogar noch im Januar“ mildes Wetter vorkommen, und Tobiesen, der auf dieser Insel 1865—66 überwinterte, beobachtete, dass die Temperatur am Weihnachtstage 1,20° war und dass sie eine ganze Woche im Mittel auf 0,50° bei Westwinden und Regen blieb. — Auf Spitzbergen regnet es auch mitten im Winter, selbst in der zweiten Hälfte des Januar noch (Hann S. 724). Ferner berichtet Hann (S. 729) nach Wrangel, wie man in dem asiatischen Polargebiet ein Steigen der Temperatur von —44° bis 2° beobachtet hat. — In Bezug auf Thauwetter in amerikanischen Polar-gebieten s. H. S. 736. — Auf Grönland hat man um die Weihnachtszeit eine Erhöhung der Temperatur bis auf 10° beobachtet, sowie dass Regenschauer um dieselbe Jahreszeit den Boden ganz und gar vom Schnee entblösst (H. S. 741).

Man sollte glauben, dass diese verschiedenen Ansichten über die Beschaffenheit des arktischen Klimas auf Beobachtungen in verschiedenen Theilen des arktischen Gebietes beruhen könnten. Aber sogar aus derselben Gegend finden sich widersprechende Angaben. Während Nordenskiöld<sup>2)</sup> von der trockenen Luft im Innern Grönlands

1) Vergl. H. Hoffmann (*Ueber die Frostbeschädigungen des letzten Winters in Mitteleuropa. Allg. Forst- und Jagdzeitung 1880, S. 346 ff.*), der sagt: „Ich bin der Ansicht, dass, gänzlich Gefrorensein der Pflanzen nach längerer Kälteperiode vorausgesetzt, die Tödtung gleich sicher erfolgt, wenn bei der Pflanze der Sprung der Temperatur um z. B. 20° von —17° auf +3° geht, oder wenn er von —10° auf +10° geht; dass ferner mit jedem Grade geringere Schwankung, proportional die Schädigung eine geringere ist; dass endlich für jede Species (individuelle, zur Zeit gänzlich unerklärbare Anomalien ausgenommen) die Grösse dieser Amplitude eine besondere und begrenzte ist, bei härteren Pflanzen eine grosse, bei zarten eine kleine; — wahrscheinlich abhängig von der Molekularstruktur und Elasticitätsgrenze der Zellwände und ihres plastischen Inhalts“.

2) Nordenskiöld, A. E., *Den andra Dicksonska Expeditionen till Grönland etc., utförd 1883. Stockholm 1885. S. 11 u. öfters.*



redet, beobachtete Nansen <sup>1)</sup> auf seiner Reise durch Grönland, dass die Feuchtigkeit der Luft im Innern des Landes überraschend hoch war (90—100%), und dass sie nur nahe der Westküste bis unter 79% herabsank, wobei jedoch besonders bemerkt wird, dass zugleich ein föhnartiger Wind blies. Indessen ist es wohl wahrscheinlich, dass innerhalb des ausgedehnten arktischen Gebietes in verschiedenen Gegenden bis zu einem gewissen Grade verschiedenartige Verhältnisse obwalten, und dass die Unterschiede sogar ziemlich bedeutend sein können, wie z. B. wenn man das continentale nördliche Sibirien und die kleineren im Eismeer gelegenen Inseln vergleicht, von denen erzählt wird, dass sie so in Nebel gehüllt sind, dass sie nur schwierig von den Seefahrern wiedergefunden werden können.<sup>2)</sup>

Man sollte auch glauben, dass durch meteorologische Beobachtungen am besten die Frage von der Beschaffenheit des arktischen Klimas entscheiden könnten, aber diess soll nach der Aussage der Meteorologen nicht so leicht zu bewerkstelligen sein. Allerdings bestreitet niemand, dass die absolute Feuchtigkeit der arktischen Regionen besonders im Winter unbedeutend ist, aber die relative, die in Beziehung auf die Verdunstung hauptsächlich von Bedeutung ist, ist schwer zu bestimmen, u. a. gerade wegen der unbedeutenden absoluten Feuchtigkeit, da ein geringer Wechsel der Temperatur bedeutende Veränderungen der relativen nach sich zieht.<sup>3)</sup> Uebrigens ist der Grad der Verdunstung nicht allein von der relativen Feuchtigkeit abhängig. Hierbei kommen mehrere andere wichtige Factoren in Betracht. Directe Messungen der Verdunstung aber sind mir nicht aus diesen hochnordischen Gegenden bekannt. Ausserdem hält man die in südlicheren Gegenden ausgeführten Messungen wegen der Unvollkommenheit der bisher benutzten Apparate für viel

1) Nansen, F., *På skidor genom Grönland, Stockholm 1890*, S. 659.

2) Vergl. einen in allerletzter Zeit veröffentlichten kurzgefassten Vergleich zwischen alpinen und arktischen Pflanzen, letztere nach einem gerade in derartigen Gegenden eingesammelten Materiale von Bonnier, G., *Sur la structure des plantes du Spitzberg et de Vile Jan Mayen. Comptes Rendus des séances de l'Académie des sciences de Paris. T. 118. 1894, Nr. 25, S. 1427—1430*. In der Zusammenfassung heisst es hier: „les plantes arctiques comparées aux plantes alpines de même espèce sont plus épaisses et présentent une structure différenciée et renferment de plus nombreuses lacunes“, und: „l'humidité plus grande de l'air et le mode d'éclairement différent doivent jouer le rôle principal dans cette adaptation des plantes arctiques.“

3) Wegen der Bewegung der Luft ist es auch wenig wahrscheinlich, dass die geringere Sättigungsfähigkeit derselben einen bedeutenderen Einfluss auf die Stärke der Verdunstung in arktischen Regionen haben könnte.



zu unzuverlässig, da man bei den mit ihnen angestellten Beobachtungen mehrere unter gewöhnlichen Umständen wirkende Factoren mehr oder weniger hat vernachlässigen müssen.

Ein Beispiel davon, dass man sich durch das Gefühl verleiten lassen kann, Schlüsse zu ziehen, die den Thatsachen widerstreiten, will ich aus Hann's allgemeiner Charakteristik des Polarklimas (a. a. O. S. 743 ff.) anführen: „Aus dem europäischen Polargebiet, vor Franz Josephs-Land, berichtet Payer von einem durchdringenden Feuchtigkeitsgefühl, welches bei grosser Kälte um so lebhafter wird. Die Luftfeuchtigkeit erhält durch die den offenen Meeresstellen (als Frostrauch) entströmenden Wasserdämpfe immer neuen Zuschuss. Die unzähligen Eiskrystalle, welche die Luft erfüllen und die Klarheit des Tages bis zu einer graugelben Dämmerung dämpfen, üben ein unausgesetztes flüsterndes Geräusch aus. Bei alledem herrscht in der Atmosphäre eine unbeschreibliche Trockenheit (Dampfarmut), die mit dem Feuchtigkeitsgefühl in grellem Widerspruch steht. Tabak zerfällt in dürre Staubtheilchen.“

In den Beschreibungen der Polarreisenden wird erzählt, dass todte Thiere viel langsamer als in südlicheren Gegenden in Verwesung übergehen. Leichen von erschossenen Rennthieren, die erst nach längerer Zeit aufgefunden worden, waren mehr oder weniger vertrocknet und zusammengeschrumpft (mumificirt), sonst aber gut erhalten (vgl. die Verhältnisse der Alpengegenden!). Ebenso halten sich hölzerne Gegenstände lange Zeit unbeschädigt.<sup>1)</sup>

Es ist indessen wohl wahrscheinlicher, dass diess nicht auf der Trockenheit des Klimas, sondern vielmehr auf dem Mangel an fäulnissbewirkenden Mikroorganismen in der reinen Luft dieser Gegenden beruht. Vielleicht ist hierin auch die Ursache davon zu suchen, dass Reisende (z. B. auf Spitzbergen) nicht von Schnupfen, Brustschmerzen u. dgl. belästigt werden, obgleich ihre Kleider oft nass werden und sie nicht immer Gelegenheit haben, dieselben zu wechseln. Besonders vortheilhaft hat man Spitzbergens Klima im Sommer gefunden, wesshalb man sogar vorgeschlagen hat, hier ein Sanatorium zu gründen.

Ein zweiter bemerkenswerther Umstand ist der, dass das Eisen nur wenig von Rost angegriffen wird. So berichtet Ekholm<sup>2)</sup>, dass eiserne Nägel in

1) Vgl. z. B. Malmgren, *öfversigt af Spetsbergens fanerogamflora. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps Akademiens förhandlingar, Stockholm 1862, S. 267*: „Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Verwesung organischer Stoffe in den arktischen Regionen sehr langsam von Statten geht, wesshalb mehrjährige Pflanzenreste beinahe unverändert neben den neuen Schösslingen der perennirenden Wurzel bestehen. Ein vor einem halben Jahrhundert errichtetes Grabkreuz sieht aus, als wäre es von gestern. Man könnte beinahe sagen, dass Steine und Bergarten schneller verwandelt werden, als organische Stoffe.“

2) *Observations faites au Cap Thorsden, Spitzberg, par l'expédition suédoise, publiées par l'académie des sciences de Suède. Stockholm 1891. Tome I. Introduction historique par N. Ekholm p. 8.*

Kisten, die zehn Jahre lang auf Spitzbergen der Luft ausgesetzt gewesen, gar nicht oder wenigstens höchst unbedeutend gerostet wären, wesshalb sie ebenso brauchbar wie neue gewesen. Da die Kisten ganz offen und den Niederschlägen exponirt waren, kann der Grund dieser Erscheinung nicht im Mangel an Feuchtigkeit liegen. Haben wir auch hier die Erklärung in der Abwesenheit von Bakterien zu suchen? Und kann man dieselbe Erklärung auch auf den merkwürdigen Fall anwenden, dass Meteorsteine, die sich in arktischen Gegenden gut erhalten haben, dagegen nach ihrer Transportierung in südlicheren Gegenden trotz aller Vorsichtsmassregeln hier immer mehr verwittern?

Betrachten wir, wie sich die Pflanzen selbst in Bezug auf ihre anatomische Entwicklung im höchsten Norden verhalten, so dürften sie das unverwerflichste Zeugniß für das gesteigerte Bedürfniss eines Transpirationsschutzes ablegen, mag nun die Ursache sein, welche sie will. Hierfür muss ich wieder auf Warming verweisen, der unmittelbar nach dem oben (Seite 145) angeführten Citate hinzufügt: „Diese Ergebnisse in Bezug auf das Klima (dass nämlich die arktische Flora einem trockenen Klima angepasst ist) finde ich vollständig bestätigt, wenn ich den Bau der Vegetationsorgane, speziell den des Blattes der betreffenden Pflanzen, betrachte.“

In der Fortsetzung gibt Warming zur Erläuterung eine durch Abbildungen illustrierte Beschreibung. Hier sei nur daran erinnert, was schon oben (Seite 132) über *Juniperus communis* var. *nana* gesagt ist, und besonders sei ferner auf die mit den *Juniperus*-Arten analogen Verhältnisse der *Lycopodiaceen* aufmerksam gemacht.

Beinahe alle skandinavischen *Lycopodium*-Arten kommen in Gebirgsgegenden in Formen mit anliegenden Blättern vor, und nach Warming (a. a. O. S. 115) treten *L. Selago* auf Grönland meistens in einer anliegend blätterigen Form auf, die Berlin *alpestre* genannt hat, und *L. annotinum* findet sich ebenfalls beinahe immer in der anliegend blätterigen Form, die Hartmann *alpestre* genannt hat.

Vgl. hiermit, wie es sich in alpinen Gegenden verhält! In Hartmann, *handboki Skandinaviens flora*, 12. Aufl. (herausgegeben von Th. O. B. N. Krok, Stockholm 1889) S. 27 ff. ist unter *Lycopodium Selago* bemerkt: variirt in Gebirgsgegenden mit kürzeren, mehr oder weniger anliegenden, gewöhnlich gelbgrünen Blättern mit zuweilen niederliegendem, wenig verzweigtem Stengel: *f. adpressa* Desv. (wahrscheinlich = *alpestre* Berlin) und unter *L. clavatum*: variirt in Gebirgsgegenden mit kurzen Zweigen, mit anliegend dachziegeligen Blättern, einzelnen Aehren an einem 1—1,5 cm langen Stiel: *f. lagopus* Laest, sowie unter *L. annotinum*: variirt ebenfalls in Gebirgsgegenden mit kurzen Zweigen, kürzeren und aufrechten,

beinahe anliegend dachziegeligen Blättern: *f. alpestris* Hn. Ferner ist bemerkenswerth, dass von den beiden mit (kleinen und) anliegenden Blättern versehenen Arten *L. alpinum* und *L. complanatum*, erstere auf Heiden, besonders in Gebirgen vorkommt, die letztere, die übrigens über Skandinavien verbreitet ist, dennoch theils die feuchte Westküste Norwegens vermeidet, theils auch in einer auf Heiden wachsenden Form *Chamaecyparissus* auftritt, die stärker anliegende Blätter hat und nach Blytt nicht mit Bestimmtheit irgendwo in Norwegen beobachtet worden ist.

Eine von mir zufällig unternommene anatomische Untersuchung, um den Blattbau von *L. complanatum* und *L. clavatum* zu vergleichen, ergab, dass die anliegenden Blätter jener Art bifacial sind und Spaltöffnungen nur auf der einen Seite besitzt und dass solche „Gürtelkanäle“ vorzukommen scheinen, die Tschirch am Schwammparenchym von *Olea* und *Hakea* beschrieben und abgebildet hat. Die abstehenden Blätter von *L. clavatum* dagegen sind un-differenzirt, mit Schwammparenchym und Spaltöffnungen auf beiden Seiten, sowie ohne die genannten eigenthümlichen Bildungen.

Vgl. Eriksson, J., *Lycopodinébladens anatomi. Lunds årsskrift. T. 28. 1891 92. S. 43* über *Lycopodium complanatum*, bei welchem Eriksson die dorsalen, lateralen und ventralen Blätter untersuchte: Die lateralen Blätter sind dreikantig, mit einer oberen, einer unteren und einer inneren dem Stamme anliegenden Fläche. Spaltöffnungen kommen in grösster Anzahl an der oberen Fläche vor, besonders unten an der Basis, hier und da tritt auch eine an der inneren Fläche auf, wogegen sie an der unteren Fläche gänzlich fehlen. Die Blätter der Oberseite haben an ihrem freien Theile keine Spaltöffnungen an der unteren (äusseren) Fläche und nur einige wenige an der oberen. An den Blättern der Unterseite scheinen Spaltöffnungen gänzlich zu fehlen.

In Bezug auf die hier oben angedeutete Beobachtung von „Gürtelkanälen“ im Schwammparenchym des *L. complanatum* habe ich bei Eriksson keine Angabe finden können.

Von besonderem Interesse ist Eriksson's Aeusserung auf S. 37: „Bei *L. alpinum* und *erythraeum*, beide alpin, wird ein Schutz gegen allzu lebhaftes Transpiration vor allem dadurch erreicht, dass die Blätter anliegend sind und die Spaltöffnungen an der inneren Fläche besitzen. *L. reflexum* hat seine Spaltöffnungen an der unteren Fläche, da aber die Blätter nach unten gebogen sind, gewinnt auch diese rupestrische Art einen erforderlichen Schutz.“

Wenn man an ähnliche Fälle wie die oben (S. 132) genannten denkt, kann man es schwerlich vermeiden, diese arktischen und alpinen Formenveränderungen auf die Verdunstung zu beziehen.<sup>1)</sup> — Im All-

1) Siehe indessen Warming a. a. O. 115: „Ich wage nicht zu behaupten, dass diese Richtungsverschiedenheit gerade die Herabminderung der Verdunstung zum Zweck hat; sie ist vielleicht durch rein äussere Einflüsse entstanden, ohne

gemeinen lässt sich wohl nicht bestreiten, dass die vegetative Verkleinerung der arktischen Pflanzen (wenigstens in den oberirdischen Theilen) und besonders die Grössenabnahme der transpirirenden Blätter auf die Transspiration hemmend wirken, oder mit anderen Worten, dass sie einen Transspirationsschutz bilden, wobei es dahingestellt bleiben mag, ob die Ursache der Gedrungenheit zunächst in den Transspirationsverhältnissen direct oder in dem Einfluss der Beleuchtung<sup>1)</sup> zu suchen ist, oder in den allgemeinen ungünstigen Verhältnissen (Nahrungszufuhr u. ä.) ihren Grund hat, welche die Pflanzen zwingen, ihre Entwicklung so viel als möglich zu beschränken.<sup>2)</sup>

Es mag sich nun mit dem arktischen Klima verhalten, wie es will, und es dürfte auch von weniger Bedeutung sein, ob es im Allgemeinen und im gewöhnlichen Sinne am ehesten als ein trockenes oder als ein feuchtes aufzufassen ist. Die Hauptfrage ist die: Gibt es Gründe, die dafür sprechen, dass Polarpflanzen einen stärkeren Transspirationsschutz benöthigen, als Pflanzen (derselben oder anderer Art), die in südlicheren Breiten unter gewöhnlichen Verhältnissen vorkommen. Das was ich im Folgenden vorzubringen habe, scheint mir anzudeuten, dass diess wirklich der Fall ist. Ich lasse es indessen dahingestellt sein, welcher von den unten angeführten Gründen als der hauptsächlichste anzusehen ist, oder ob in verschiedenen Gebieten und an verschiedenen Standörtern (Expositionsbedingungen) Schwankungen stattfinden können.

1. Schwankungen der Temperatur bewirken, auch wenn sie verhältnissmässig unbedeutend sind, in der relativen Feuchtigkeit der Atmo-

---

irgend ein beabsichtigtes „Schützen“ oder „Zweckmässigkeit“, die die Jetztzeit so eifrig bemüht ist überall herauszufinden.“

1) Vgl. Krašan, F., *Ueber den combinirten Einfluss der Wärme und des Lichtes auf die Dauer der jährlichen Periode der Pflanzen, ein Beitrag zur Nachweisung der ursprünglichen Heimatzone der Arten. Engler's Jahrb. 1882, B. 3, S. 81*: „Es ist evident, dass die Pflanze um so gedrungener und compacter werden muss, je reichlicher ihr das Licht zu Gebote steht, dagegen umso mehr in die Höhe wachsen und umso mehr auf die Verlängerung der Achsentheile verwenden wird, je spärlicher sie mit Licht versorgt ist.“ . . . „Daraus ergibt sich zugleich der entgegengesetzte, für die Pflanze günstigere Fall, indem nämlich reichlicheres Licht einen entsprechend gedrungeneren, compacten Körperbau bedingt, die Anlage und Entwicklung der Blüten beschleunigt und somit die Blütheperiode abkürzt.“

2) Vgl. Warming, a. a. O. S. 119 ff. — Damit möchte ich auch Kjellman's Worte (a. a. O. S. 504 ff.) von der Materialersparniss vereinigen, die mir nur ein anderer Ausdruck für dieselbe Sache zu sein scheint.

sphäre grosse Veränderungen wegen der in den arktischen Regionen geringen absoluten Feuchtigkeit, die wiederum eine Folge der niedrigen Temperatur ist. Temperaturveränderungen sind, wenigstens in einigen Gegenden, durch Windverhältnisse bedingt, wie in Grönland durch die föhnartigen Winde, die dort vorkommen. Aber im Allgemeinen sind sie einer Wirkung der Sonne, sowie dem relativ bedeutenden Unterschiede der Schatten- und Sonnentemperaturen, d. h. dem, der zunächst und im Allgemeinen dem Temperaturunterschiede der Luft und eines der Sonne ausgesetzten Thermometers entspricht (vergl. unten Abschnitt 2), zuzuschreiben.

Man sollte kaum glauben, dass die arktische Sonne hohe Temperaturgrade bewirken könnte. Direkte Versuche haben es aber bewiesen. So sagt Klinggräff<sup>1)</sup>: „Auf Spitzbergen und Nowaja Semlja gehen die Schattentemperaturen selten über  $+4^{\circ}$  bis  $6^{\circ}$  R., die Sonnentemperaturen öfter über  $14^{\circ}$  bis  $16^{\circ}$  R. Scoresby beobachtete auf den Spitzbergen einmal in der Sonne  $18^{\circ}$  und gleichzeitig im Schatten nur  $+2^{\circ}$  R. Moissejew auf Nowaja Semlja gleichzeitig in der Sonne und im Schatten  $27^{\circ}$  und  $6^{\circ}$  R. Middendorff sah in Sibirien unter  $70\frac{1}{2}^{\circ}$ , bei  $20^{\circ}$  R. im Schatten („sogar in der Entfernung eines Fusses“, vergl. S. 655 des Originals) in der Sonne an einem dunkeln Hintergrund den Schnee und bei einigen Graden Frost im Schatten in der Sonne das Pech schmelzen, sowie unter  $74^{\circ}$  bei wenigen Wärmegraden im Schatten, das Thermometer in der Sonne bis über  $30^{\circ}$  R. steigen. So bedeutend sind die Unterschiede der Sonnen- und Schattentemperaturen in Mitteleuropa nicht“ etc. — Warming theilt in seiner oben vielfach citirten Schrift (S. 100 ff.) Tabellen über Messungen in Grönland (Expedition der Fylla 1884), und zwar in Vegetationshöhe mit, wobei man gleichzeitig an einem geschwärzten Thermometer bis  $40^{\circ}$  C. und an einem ungeschwärzten  $36\frac{1}{2}^{\circ}$  C. beobachtete (*Tesuisak*, d. 29. Juli). Leider vergass man zugleich die Temperatur im Schatten zu bestimmen. Es wird nur bemerkt, dass die Beobachtung an der Leeseite eines Steines und bei schwachem Wind stattfand, und dass die Temperatur gleich darauf bedeutend herabsank.

Man kann allerdings solchen Untersuchungen vorwerfen, dass sie keine Aufschlüsse geben über die Temperaturveränderungen, denen die Pflanzen selbst ausgesetzt sind. Dazu wäre ja erforderlich, die Temperatur im Innern der Pflanzen zu messen, z. B. dadurch,

1) v. Klinggräff, C. J., *Zur Pflanzengeographie des nördlichen und arktischen Europas*, 2. Aufl., *Marienwerder* 1878, S. 11 ff.

dass man ein Thermometer in die Versuchspflanze hineinsteckt. Es ist indessen wahrscheinlich, dass die Absorption der Wärmestrahlen sowohl bei den Pflanzen als auch bei dem Thermometer wenigstens im Grossen und Ganzen dieselbe ist (siehe unten).

Man kann sich leicht einen Begriff von den grossen durch plötzliche Temperaturveränderungen hervorgerufenen Unterschieden in der Spannkraft des Wasserdampfes innerhalb und ausserhalb einer Pflanze machen, sei es nun, dass diese Differenzen hervorgerufen werden dadurch, dass die von Wolken kurz vorher bedeckte Sonne plötzlich hervorbricht und ihre Strahlen auf die Pflanzenwelt wirft, oder dadurch, dass z. B. eine Pflanze, die vorher im Schatten eines Felsens gestanden, im Laufe des Tages in einem Nu dem vollen Sonnenlichte ausgesetzt wird, um früher oder später wieder in Schatten gehüllt zu werden. Gesetzt auch, dass die Luft im Schatten mit Feuchtigkeit gesättigt ist, und dass die Spannkraft des Wasserdampfes innerhalb der Pflanze derjenigen ausserhalb derselben nahezu das Gleichgewicht hält; aber wie anders müssen sich nicht die Verhältnisse gestalten, wenn die Wärme im Innern der Pflanze von ungefähr  $0^{\circ}$  bis auf  $30^{\circ}$  steigt, während sich die Temperatur der die Pflanze umgebenden Luft nicht erheblich ändert! Da wäre es nicht wunderbar, wenn die Pflanze schnell ihre Wassermenge verlöre und der Verdörrungsgefahr ausgesetzt würde.<sup>1)</sup> Um dies zu verhüten, ist ohne Zweifel ein guter Transpirationsschutz von grösster Bedeutung — wenn man nicht annehmen muss, dass die verdickten Wände entstanden sind, um die Pflanze vor einer etwaigen Zerspaltung durch den Druck von innen zu bewahren? Dass sogar eine verhältnissmässig kurze Zeit andauernde Verdunstungsgefahr schaden und daher Schutz erfordern kann, dahin deuten einige unten herangezogene Experimente und Thatsachen.

---

1) Man sollte glauben, dass das geringe Sättigungsdeficit der Luft in den arktischen Gegenden eine nur unbedeutende Transpiration herbeiführen müsste, da die Luft durch die Verdunstung der Wassermassen u. s. w. bald mit Feuchtigkeit gesättigt sein würde. Aber durch die Strömungen in der Atmosphäre erneuert sich die Luft immerwährend, was an den beschatteten Plätzen eine wiederholte Condensation des Wasserdampfes zur Folge hat, sowie eine unausgesetzte Verdunstung an den von der Sonne beschienenen, bei der Zufuhr von weniger Wasser enthaltenden Luft (Schattenluft). Liegt hierin vielleicht die Erklärung jener oft auftretenden Dünste und Nebel, die über den arktischen Gegenden schweben und die Vorstellung herbeigeführt haben, dass die Luft hier ausserordentlich feucht wäre?



2. Die Intensität der Sonnenstrahlung. Man hat die Intensität der Sonnenstrahlung unter verschiedenen Breiten und unter gewissen Voraussetzungen (Abwesenheit von Atmosphäre) berechnet und hat dabei folgendes Ergebniss erlangt. „Die Bestrahlung des Pols ist am 21. Juni um mehr als 20% grösser als die grösste, die der Aequator je erhält, und um 36% grösser als die am Aequator gleichzeitig stattfindende Bestrahlung.“ (Hann a. a. O. S. 62.) Wie bekannt, ist es aber in der That anders. Es gibt jedoch einige Umstände, die, abgesehen von den verlängerten Tagen während der Vegetationsperiode, eine verhältnissmässig gesteigerte Sonnenintensität andeuten. Dafür spricht u. a. der grosse Unterschied der Schatten- und Sonnentemperaturen, woraus folgt, dass die Luft wenig von den Lichtstrahlen absorbiert. Die Ursache hat man in der geringen absoluten Feuchtigkeit der Luft, im verminderten Kohlen säuregehalt (vgl. unten Abschnitt 3 und 4) und (vor allem) in dem verminderten Staubgehalt der Luft zu suchen.<sup>1)</sup>

Dass die Sonne auch bei bewölktem Himmel ihre Wirkung betätigen kann, scheint aus folgenden Worten Middendorff's (Hann, S. 72) hervorzugehen: „Der Himmel war zwar grösstentheils bewölkt, aber die Sonne machte trotzdem ihre Anwesenheit am Himmel sehr merkbar.“

Ausserdem hat man die gesteigerte diffuse Reflection der Schneefelder u. s. w. (vgl. Hann S. 30. u. 72), sowie die Vorliebe zu beachten, mit welcher die arktische Vegetation vorzugsweise solche Plätze wählt, die eine günstige Lage besitzen, z. B. einen Abhang, wo wenigstens manchmal am Tage die Sonnenstrahlen weniger schief fallen, als sie es auf ebenem, wagerechtem Boden thun, wo nur eine geringere Anzahl Strahlen der Pflanze zu Gute kommen würde (vgl. Kjellman, a. a. O. S. 464). Schliesslich dürfen wir den allerwichtigsten Grund nicht vergessen, nämlich das immerwährende Licht während der Vegetationsperiode, infolge dessen obengenannte Berechnung ein für die Polargegenden so günstiges Resultat zeigt. Den Einfluss desselben auf die Entwicklung der Pflanzen hat Kjell-

1) Nach freundlicher Mittheilung des Herrn Dr. K. Ångström, Laborator der Physik an der Universität Upsala. Vergl. die beiden Schriften desselben: *Beiträge zur Kenntniss der Absorption der Wärmestrahlen durch die verschiedenen Bestandtheile der Atmosphäre. Bihang till K. svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. XV, Abth. 1, Nr. 19. Stockholm 1889.*

*Beobachtungen über die Strahlung der Sonne. Separatabdruck aus den Annalen der Physik und Chemie. Neue Folge. Bd. XXXIX. Leipzig 1890.*

mann (a. a. O. S. 526 ff.) durch Versuche gezeigt, aus denen deutlich genug hervorzugehen scheint, dass die Ursache der gesteigerten Lebensthätigkeit, besonders der vermehrten Assimilation und der davon abhängigen vergrösserten Transpiration (Zuwachs) in diesem ununterbrochenen Licht zu suchen ist.

Vergl. Drude O., *Handbuch der Pflanzengeographie*, Stuttgart 1890, S. 17: „In der Wirkungsweise des Erdumlaufs um die Sonne im Jahreswechsel und in der des Wechsels von Tag und Nacht, welche die grosse jährliche und die kleinen täglichen Perioden des Pflanzenlebens erzeugen, pflegt man stets von der Wärmewirkung zu sprechen, ohne dem Lichte die gebührende Rolle zuzuertheilen. Und dennoch muss diese vorangestellt werden, da die sich aus der atmosphärischen Kohlensäure ernährenden grünen Pflanzenorgane zwar diese ihre fundamentale organische Arbeit durch Acclimatisation bei verhältnissmässig niederen Temperaturen (über Null) auszuführen lernen, aber niemals das Licht entbehren können. Die Lichtperiode ist daher der oberste Regulator des pflanzlichen Lebens.“

Lemström bezweifelt jedoch, dass man dem Lichte allein oder in einem höheren Grade die verhältnissmässig grossartige Entwicklung der Pflanzenwelt zuschreiben kann, die ihn auf seinen Reisen in den Polarländern so überrascht hat. Er hat daher eine neue Hypothese für die Erklärung dieser Erscheinung aufgestellt; er findet sie in den elektrischen Strömungen der Luft, die in den Polargegenden am stärksten auftreten sollen. Durch Experimente (in Finland) hat er den wohlthuenden Einfluss derartiger Erscheinungen auf die Pflanzen dargethan, und besonders beachtenswerth scheint hierbei der Umstand zu sein, dass derartige Versuche, die in südlicheren Gegenden (Frankreich) wiederholt worden sind, bewiesen haben, dass eine gleichzeitige starke Sonnenhitze schädlich ist, wesshalb es den Anschein hat, als ob der Einfluss der Elektrizität gleichsam speciell für höhere Breitengrade bestimmt wäre und vielleicht eine Art von Ersatz für die niedrigere Temperatur biete. Fernere Untersuchungen dürften jedoch von nöthen sein. Siehe weiteres Lemström, S., *Om elektricitetens inverkan på växterna*. Helsingfors 1890. Promotionsprogramm.

3. Den verminderten Dampfdruck, d. h. die allmähliche Abnahme der absoluten Wassermenge je weiter nach Norden. Diese Abnahme ist theils durch die niedrige Temperatur bedingt, theils ist eine locale oder periodische starke Minderung der Wassermenge als Folge von föhnartigen Winden, Kondensationserscheinungen bei Anwesenheit grosser Eismassen<sup>1)</sup> u. s. w. wahrscheinlich, wodurch auch die relative Feuchtigkeit in höherem oder niedrigerem Grade ab-

Vgl. auch, was ich oben (S. 149) mit Rücksicht auf die langsame Verwesung über den etwaigen Einfluss der grösseren oder kleineren Bakterienlosigkeit der Luft gesagt.

1) Vgl. unten Dufour's und Forel's Untersuchungen über die starke Kondensation des Wasserdampfes durch Schnee- oder Eismassen, wobei sie gefunden, dass die Luft in der Nähe von Gletschern trockener als in einiger Entfernung davon ist. Diese Thatsache muss wohl in arktischen Gegenden in noch höherem Grade vorhanden sein.

nimmt. Der Wasserdampf absorbirt, wie bekannt, in hohem Maasse die Lichtstrahlen, besonders die am wenigsten brechbaren (die gelben etc., vgl. Hann, S. 143 ff.) und also die für die Assimilation wirksamsten Strahlen.

4. Die Abnahme der Kohlensäure in der Luft infolge von Kondensirung durch das Meerwasser und auch wegen der unbedeutenden Entwicklung dieses Gases aus verwesenden organischen Stoffen etc. — Hamberg<sup>1)</sup> hat gezeigt, dass Meerwasser die Kohlensäure der Luft condensirt und zwar desto stärker, je weiter nach Norden, und also im Allgemeinen je kälter das Meerwasser ist. Ob diese Abnahme der Kohlensäure einen bedeutenden Einfluss auf die Polarvegetation übt, muss dahingestellt bleiben, und ebenso ob oder inwiefern man hierin die Erklärung der eigenthümlichen Erscheinung zu suchen hat, dass einige Meeresstrandpflanzen auch auf hohen Bergen auftreten, aber in der zwischenliegenden Gegend fehlen (vgl. Schimper a. a. O.)

Wagner<sup>2)</sup> bringt indessen die starke Palissadenausbildung bei alpinen Pflanzen u. a. in Beziehung mit der je nach der Höhe infolge der Luftverdünnung stärkeren Abnahme der Kohlensäure, wesshalb die Pflanzen vollkommener Apparate nöthig haben für die vermehrte Arbeit, aus einer grösseren Luftquantität die für sie noth-

1) Vgl. Hamberg, A., *Hydrografiskt-Kemiska iakttagelser under den Svenska expeditionen till Grönland 1883. Bihang till K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 9 Nr. 15 und Bd. 10 Nr. 13. 1884—1885.* — Aus seinen Experimenten glaubt Hamberg den Schluss ziehen zu dürfen, dass „ein und dasselbe Meerwasser bei niedrigerer Temperatur grössere Mengen gebundener Kohlensäure enthält als bei höherer“ (Nr. 13. S. 39). Und er sagt ferner (S. 41): „Die warmen Oberflächenströme, welche den Polen zufließen, müssen auf ihrem Lauf nach kälteren Gegenden immer mehr Kohlensäure aus der Luft absorbiren. Wenn man die grossen Unterschiede in Betracht zieht, welche, obenstehenden Tabellen nach, in der Fähigkeit des Meerwassers, bei verschiedener Temperatur verschiedene Mengen Kohlensäure zu binden, vorzukommen scheinen, wird man vielleicht einen Erklärungsgrund für den verhältnissmässig niedrigen Kohlensäuregehalt der Atmosphäre, den die französische Expedition nach dem Cap Horn 1882—1883 in der Nähe des südlichen Eismeres beobachtete, finden. Noch interessanter erscheint mir die von derselben Expedition gemachte Beobachtung, dass der Kohlensäuregehalt der Luft während der Nacht geringer war als am Tage, geringer bei niedriger Temperatur als bei höherer. Um dieses Phänomen zu erklären, verweisen die beiden Erklärer jener Beobachtungen auf die Wirkungen des nahegelegenen Meeres. Die Richtigkeit dieser Auffassung dürfte kaum einem Zweifel unterliegen.“

2) Wagner, A., *Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. Separatabdruck aus den Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-Naturw. Classe, Bd. CI, Abth. 1. Mai 1892.*

wendige Kohlensäure zu beschaffen, die sie in niedrigeren Gegenden in einer weniger grossen Luftquantität vorrätig haben. Hiermit muss auch eine stärkere Transspiration in Beziehung stehen, was auch Sorauer<sup>1)</sup> durch Experimente bewiesen hat: „Auffallend und einseitigen ohne positive Erklärung zu registriren ist die Thatsache, dass die Pflanzen, denen die Kohlensäure der Luft entzogen, pro Quadratcentimeter Fläche und pro Gramm Trockensubstanz mehr verdunstet haben, als die der Kohlensäure zugänglichen Pflanzen.“ — Es wäre dies ein Fall analog dem, den Sorauer gefunden, als er Pflanzen in allzu schwacher Nahrungslösung zog, wobei die Verdunstung ebenfalls zunahm, und wesshalb er die Frage aufwirft (die man auch mit Beziehung auf die Kohlensäure stellen könnte): „Sollte die Pflanze sich zu grösserer, einseitiger Arbeitsleistung anstrengen, um den Mangel durch vermehrte Zufuhr aus dem Wurzelmedium zu decken?“<sup>2)</sup>

5. Die Windstärke. Dieser misst Kihlman, wie oben erwähnt worden ist, grosses Gewicht bei. Da es indessen scheint, dass dieser Factor in verschiedenen Gebieten der Polarregion einen sehr ungleichen Werth hat (wenigstens während der Vegetationsperiode)<sup>3)</sup>, so dürfte daher, abgesehen von seinem an und für sich bedeutenden Einfluss auf die Verdunstung, die specielle Bedeutung desselben für das arktische Klima etwas zweifelhaft sein.

6. Herr Dr. N. Ekholm, Assistent an der meteorologischen Centralanstalt zu Stockholm, hat mich darauf aufmerksam gemacht, dass die arktischen Pflanzen, da die Verdunstung wie bekannt einen grossen Verlust an Wärme mit sich bringt, wahrscheinlich die Transpiration einschränken müssen, um sich gegen einen zu grossen Verbrauch von Wärme zu schützen. Sowohl die Polarpflanze, als auch die Wüstenpflanze hätte sich also gegen Verdunstung zu schützen, aber während, wie es scheint, die Letztere dieses thut, um die Ver-

1) Sorauer, *Studien über Verdunstung*. Wollny, *Forschungen III*, 1880, S. 468. — Vgl. indessen Kohl, a. a. O. S. 43 ff., der anderer Meinung ist.

2) Eine andere Erklärung hat H. Jumelle (*Nouvelles recherches sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes*, *Revue générale de Botanique*, Paris 1891, Nr. 30, S. 241—248 und Nr. 31, S. 293—305) gegeben (S. 305): „Si, à la lumière, l'absence d'acide carbonique a pour effet d'accélérer la transpiration des plantes ou des organes verts, cette accélération s'explique par ce fait que l'énergie des radiations absorbées par la chlorophylle, ne pouvant plus être employée pour la décomposition de l'acide carbonique, se reporte entière sur la transpiration.“

3) So beobachtete Dr. Ekholm (nach freundlicher mündlicher Mittheilung) auf Spitzbergen im Sommer 1883 überwiegend nur schwache Winde oder Windstille.

dunstung zu verhindern, würde die Erstere es thun, um zur Ausführung ihres Lebensprocesses Sonnenwärme zu sparen<sup>1)</sup>.

Zu diesen eben angeführten Gründen für das gesteigerte Bedürfniss der arktischen Pflanzen von Transspirationsschutz könnte man noch mehreres hinzufügen, aber das Gesagte, worunter ich meistentheils das grösste Gewicht legen möchte auf den starken Wechsel der relativen Luftfeuchtigkeit oder, vielleicht besser gesagt, auf den grossen Unterschied zwischen der Temperatur innerhalb der Pflanze und der ausserhalb derselben, dürfte, ausser dem Zeugniß der Pflanzen selbst, am besten für diese Auffassung sprechen. Ferneren Anlass zu derselben Annahme geben mehrere Analogien aus anderen Klimaten, worauf ich im Folgenden zurückkommen werde. In der zunächst folgenden Darstellung werde ich indessen von der Voraussetzung ausgehen, dass das arktische Klima ein trockenes ist, wenigstens in der Beziehung, dass es einen höher entwickelten Transspirationsschutz der Pflanzen fordert.

### **Steht die xerophile Ausbildung in irgend welcher Beziehung zu dem verschiedenen localen Auftreten der Pflanzen in verschiedenen Klimaten?**

Im Anschluss an das oben (S. 145) Gesagte sei nun die Frage aufgeworfen: Wie soll man einestheils die xerophile Ausbildung der genannten Pflanzen und andernteils ihr verschiedenes locales Auftreten in verschiedenen Klimaten erklären; stehen diese beiden Erscheinungen zu einander in Beziehung?

Nach Kihlman u. a. (vgl. oben) würde die relativ niedrige Temperatur des wasserreichen Bodens sowie die starken ausdörrenden Winde die Ursache der Nothwendigkeit eines stärkeren Transspira-

1) Vgl. Tschaplowitz, F., *Gibt es ein Transspirations-Optimum?* Bot. Zeitung 1883, S. 361. — Kihlman, a. a. O. S. 114. — Es könnte scheinen, als ob ich mich bei der Erwähnung des arktischen Klimas zu sehr mit Kleinigkeiten beschäftigt und zu sehr in Details vertieft hätte, die im Grossen und Ganzen keinen wesentlichen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen ausüben könnten. Es dürfte jedoch besser sein, auch scheinbaren Geringfügigkeiten seine Aufmerksamkeit zu schenken, als sie zu übergehen, denn wir wissen thatsächlich nicht, einen wie grossen oder wie kleinen Einfluss diese üben können. Man vergleiche die unberechenbar grosse Bedeutung folgender in der Luft nur spärlich vorkommenden Stoffe für Pflanzen und Thiere: Wassergas 0,84 Vol. Proc., Kohlensäure 0,04 Vol. Proc. und Ammoniak 0,0001 Vol. Proc. Eine geringe Steigerung des Kohlensäuregehaltes der Luft macht sie für die Athmung unbrauchbar und „schon Schwankungen von 1% der relativen Feuchtigkeit bringen merkliche Aenderungen in der Hautausdünstung hervor“. (Hann, a. a. O. S. 35.)

tionsschutzes sein. Wenn wir nun näher betrachten, wie es sich in dieser Beziehung mit den obengenannten Beispielen, *Ledum palustre* und *Pyrola rotundifolia*, verhält, so finden wir sie allerdings in ihrem südlicheren Verbreitungsgebiet auf nasserem Boden, während dagegen ihre nördlichsten Standörter wenigstens in der Regel als trockene angegeben werden. Was die Windstärke betrifft, so ist sie im Süden oft beinahe gleich Null, da *L. palustre* gewöhnlich in kleineren Waldsümpfen tief in grossen Wäldern vorkommt, und *P. rotundifolia* in Gebüschern gut geschützt steht. In einem Uebergangsgebiet dagegen, wozu man die von Kihlman studirte Halbinsel Kola rechnen könnte, wirken beide genannte Factoren. Soll man nun annehmen, dass der Wasserreichthum des Bodens im Süden denselben Einfluss besitzt wie die windige Lage im Norden, oder dass die Kälte des Bodens, auch da wo derselbe trocken ist, im Norden genügt, um dasselbe Erschweren der Wasseraufnahme zu verursachen, das im Süden durch den nasserem (und daher kälteren?) Boden hervorgerufen wird, oder dass der Boden in den Polargegenden wasserhaltig genug ist, um im Verein mit der hier herrschenden stärkeren Kälte dasselbe Resultat wie im Süden zu bewirken? Es wäre jedoch sonderbar, wenn sich die Pflanzen unter dem Einfluss von scheinbar so verschiedenen äusseren Bedingungen ohne merkbaren Unterschied im inneren anatomischen Bau (s. oben) entwickelt hätten. Ausserdem sollte man ja auch meinen können, dass dieselben, da sie sich an dem einen Orte den äusseren Verhältnissen angepasst haben, sich auch denen an dem anderen Orte, also auch dem Klima der Westküste Norwegens, hätten anpassen können.

Sehen wir nun nach, ob es ähnliche Verhältnisse auf anderen Gebieten gibt, d. h. ob Beispiele davon vorkommen, dass dieselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standörtern vorkommen, so fehlen hierfür allerdings die Belege nicht ganz. Leider geben jedoch die Floren und in noch höherem Maasse die Herbariumetiquetten öfters nur allzu unvollständigen Aufschluss über die localen Fundstätten. Während nun einige Pflanzen, deren eigentliches Verbreitungsgebiet die continentalen Gegenden von Europa und Asien sind, bei uns (im südlichen und mittleren Schweden) an feuchten Stellen vorkommen, so weiss man dagegen im Allgemeinen nicht, wie ihre Standörter in continentaleren Gegenden beschaffen sind<sup>1)</sup>. Die

1) Mir wenigstens ist es nicht gelungen solche Aufschlüsse durch die mir zugänglichen Floren zu erhalten. Vielleicht gibt es hier und da in anderen Schriften zerstreute Andeutungen, aber wegen der vielen verschiedenartigen



in Bezug auf Verbreitungsverhältnisse am besten bekannte sogenannte Continental-Pflanze dürfte die Fichte (*Picea excelsa*) sein. Sie kommt sowohl auf Bergen als auch auf Ebenen des inneren continentalen Russlands vor. Bei uns hält sie sich am liebsten an niedere feuchte Gegenden. Im ganzen westlichen Norwegen fehlt sie oder tritt nur in vereinzelt Exemplaren auf<sup>1)</sup> (vgl. weiter unten).

Ueber die Ostgrenze der Fichte heisst es in Willkomm, *Forstliche Flora von Deutschland und Oesterreich etc.* S. 77: „Nach Trautwetter soll eine gerade Linie, welche aus dem Osten der finnischen Halbinsel Kola in ziemlich südöstlicher Richtung bis zum Zusammenfluss des Wjätka und Kama (ungefähr 55° 29') hinzieht, die Ostgrenze der europäischen Fichte ziemlich genau ausdrücken.“ Wie bekannt, beginnt dann nach Osten hin (und in Sibirien hinein) die sibirische Fichte (*P. obovata*), die jedoch als Art nicht von der europäischen zu unterscheiden sein dürfte: „Specifisch verschieden sowohl in botanischem Sinne als in forstwirthschaftlicher Beziehung ist *P. obovata* und *P. excelsa* nicht; das hat Teplouchoff, der an Ort und Stelle den allmählichen Uebergang bezüglich der Zapfengrösse und Zapfenform und speciell der Zapfenschuppen beobachtete, schlagend bewiesen. Vielmehr ist *P. obovata*, wie der genannte russische Forstmann sehr richtig bemerkt, nur eine klimatische Abart oder Form der gemeinen Fichte, wofür sie schon Grisebach gehalten hat“ (Willkomm S. 94.)

Nun pflegt man, wie bekannt, das locale Vorkommen bei uns von continentalen und arktischen (glacialen) Pflanzen durch den Kampf ums Dasein zu erklären. Bei dem Eindringen derselben in Skandinavien (z. B. der Fichte) oder bei ihrer Verdrängung aus demselben (z. B. der Glacialpflanzen) haben dergleichen Pflanzen den Kampf ums Dasein mit anderen Pflanzen nicht an den bevorzugten

---

Fragen, die ich in der vorliegenden kurzen Darstellung berühren muss, habe ich davon absehen müssen, jene Gegenstände gründlicher zu untersuchen. Es ist auch weniger mein Zweck, eine Menge Thatfachen zu sammeln, als vielmehr eine Erklärung einiger, wenn auch vereinzelter Fälle zu versuchen.

In Bezug auf schwedische Verhältnisse haben wir eine vorzügliche Schrift von C. F. Nyman, die ich oben citirt habe und deren vollständiger Titel lautet: *Utkast till svenska växternas naturhistoria eller Sveriges Fanerogamer skildrade i korthet med deras växtställen och utbredning m. m., deras egenskaper, användning och historia i allmänhet. Trä delar. Örebro 1867 och 1868.*

1) Ferner gibt es einige Angaben über Pflanzen, die theils im Tieflande, theils in Alpengegenden vorkommen und bei denen man als etwas Eigenthümliches hervorzuheben pflegt, dass sie in tieferen Gegenden an wasserreichen und schattigen Plätzen vorkommen, während sie dagegen auf den Bergen auf dürrer und freiem Boden wachsen, z. B. *Parnassia palustris*, *Pyrola rotundifolia* u. a. m. Da indessen die alpine Frage besonders behandelt zu werden verdient, so werde ich ihr im Folgenden ein eigenes Kapitel widmen, worauf ich verweise.

Plätzen aufnehmen können, sondern sie sind in die Moore hinabgedrängt worden<sup>1)</sup>.

Keineswegs will oder kann ich die grosse Rolle in Abrede stellen, die der Kampf ums Dasein in der Natur spielt, wage aber dennoch zu bezweifeln, dass in den genannten Fällen die wirkliche Ursache der Verbreitung darin zu suchen wäre. — Die Kiefer (*Pinus silvestris*) ist wegen ihrer Verbreitung für weniger continental zu halten als die Fichte. Trotzdem kommt sie bei uns im Allgemeinen vor auf trockenerem Boden, Kiezhügeln, Bergen u. s. w., aber im südlichen Schweden wenigstens besteht die eigenthümliche Erscheinung, dass es nicht die Fichte, sondern die Kiefer ist, die sich auf feuchteren Mooren niederlässt, wenn schon ihr Dasein nur ein kümmerliches ist. Man kann also sagen, dass die Kiefer theils auf Bergen, theils auf feuchteren Mooren („nassen Moortorf“<sup>2)</sup>) vorkommt, während die Fichte dagegen die Mitte hält zwischen diesen beiden Extremen. Es sieht also wegen der Verbreitung dieser beiden Baumarten aus, als ob die Fichte bei ihrer Einwanderung in Skandinavien die Kieferbestände auseinandergesprengt hätte, und es ist ja auch möglich, dass sich die Kiefer nach Ausrottung aller Fichten auch über diese Zwischengegend ausbreiten würde, obgleich es auch eintreffen könnte, dass die hiesigen Verhältnisse dem Gedeihen der Kiefer nicht günstig genug wären. Nähme man wiederum alle Kiefern fort, so ist es weniger wahrscheinlich, dass die Ausbreitung der Fichte viel erheblicher würde, wenigstens nicht in den sumpfigen Gegenden von Südschweden, denn sonst würde sie schon jetzt dort festen Fuss gefasst haben, wo die Kiefer zerstreut genug steht, um sie nicht zu hindern.

Wenn es sich aber auch so verhält, dass die eine von diesen Pflanzen im Kampf ums Dasein unterliegt, so muss man wohl nach

1) Vgl. jedoch Areschoug, F. W. C. (*Bidrag till Skandinaviska Vegetationens historia. Lunds Universitets Årsskrift 1866—67*, S. 4 ff.), der die Sache anders betrachtet, was auch besser mit der Erklärung, die ich hervorgehoben, übereinstimmt. Er sagt nämlich von den hier und da in Skandinavien vorkommenden arktischen Pflanzen: „Entweder bilden sie sozusagen den Nachtrab einer Vegetation, die früher in der Gegend vorherrschend war, wo sie jetzt ganz isolirt an solchen Punkten wachsen, deren locale Verhältnisse die sonst ungünstigen Veränderungen des Klimas u. s. w. in etwa aufheben, oder sie sind, um mich desselben Bildes zu bedienen, die Vorposten einer Vegetation, die bemüht ist, sich über jene Gegend auszubreiten, in welcher diese vereinzelt Repräsentanten sich an besonders günstigen Stellen niedergelassen haben.“

2) Vgl. Hult, R. *Blekinges Vegetation. Ett bidrag till växtformationernas historia. Meddel. af Societ. pro fauna et flora fennica. 12. 1885.* S. 181.

der Ursache dieses ungleichen Streites zu fragen berechtigt sein. Ist die Ursache zu suchen in verschiedenem Wurzelsystem, in verschiedener Keimfähigkeit der Samen, in Schattenverhältnissen oder in verschiedenen Ansprüchen an Wasser, Kalk und Mineralstoffen im Allgemeinen u. s. w.? <sup>1)</sup> Und wie soll man das umgekehrte Verhältniss im nördlichsten Skandinavien erklären, wo die Fichte in den Mooren auftritt, aber die Kiefer nicht oder wenigstens seltener<sup>2)</sup>, sowie die beiderseitige eigenthümliche Verbreitung dieser Bäume im übrigen? (siehe unten.)

Was die arktischen (glacialen) Pflanzen betrifft, so möchte ich als einen Beweis für die wenigstens grosse Unwahrscheinlichkeit, dass der Localwechsel in unseren Gegenden durch den Kampf ums Dasein hervorgerufen ist, den Umstand anführen, den Kjellman (a. a. O. S. 485) erwähnt, dass nämlich ein Theil der charakteristischen Sumpfpflanzen in den Polargegenden sowohl in Sümpfen als auch an trockenen Plätzen vorkommen, dass sie aber im letzteren Falle eine viel grössere Ausbildung erhalten<sup>3)</sup>. In unseren Gegenden verhält es sich aber meines Wissens umgekehrt (wenn sie sich überhaupt an trockenen Stellen entwickeln). Dieses scheint anzudeuten, dass die Pflanzen in verschiedenen Klimaten an den Plätzen auftreten, die sich für sie am besten eignen, kann aber nicht direct aus dem Kampf ums Dasein erklärt werden. Was besonders die xerophil ausgebildeten und darunter vorzugsweise die immergrünen Pflanzen betrifft, so hat man in ihrer geringeren Wachstumsenergie einen Beweis dafür sehen wollen, dass sie gerade in Sümpfen den Kampf ums Dasein mit weniger Erfolg aufnehmen können.<sup>4)</sup>

Es liegt wohl am nächsten, die Ursache der allgemeinen und localen Verbreitung derselben Arten gerade in den dabei hervortretenden Verschiedenheiten zu suchen. Wenn daher eine Art in dem

1) Vgl. Ebermayer, E., *Die physikalischen Einwirkungen des Waldes auf Luft und Boden und seine klimatologische und hygienische Bedeutung*, Berlin 1873, S. 187. — Derselbe, *Die gesammte Lehre der Waldstreu etc.* Berlin 1876, S. 290 ff.

2) Vgl. Hjelt, H., och Hult, R., *Vegetationen och flora i en del of Kemi Lappmark och norra Östervotten. Meddel. of Soc. pro f. & fl. fenn. 12, 1885, S. 43.*

3) Es kann also auch nicht der Mangel an Sümpfen sein, der diese Pflanzen zwingt, auf dürrem Boden aufzutreten (vgl. Klinggräff, a. a. O. S. 35)

4) Vgl. Fleischer, *Die Schutzeinrichtungen der Pflanzenblätter gegen Vertrocknung. 16. Bericht über das kgl. Realgymnasium und die Landwirtschaftsschule zu Döbeln, 1885, Seite XXXV: In der geringen Wachstumsenergie ist der Hauptgrund dafür zu suchen, dass die gegen Vertrocknung gut geschützten-*

continentalen Gebiet auf trockenem, in dem insulären auf feuchtem Boden auftritt, so muss man den Wechsel des localen Vorkommens der Pflanze theils in der Beschaffenheit des Klima's theils in der des Bodens suchen.

„Unter Klima verstehen wir die Gesammtheit der meteorologischen Erscheinungen, welche den mittleren Zustand der Atmosphäre an irgend einer Stelle der Erdoberfläche charakterisiren“ (Hann, a. a. O. S. 4). Die klimatischen Elemente oder Factoren, die zusammen das Klima bilden, sind mannigfacher Art. Als den von meteorologischem Gesichtspunkt wichtigsten derselben pflegt man die Temperatur zu betrachten, d. h. die Wärme der Luft, darnach die atmosphärische Feuchtigkeit u. s. w. Vom botanischen Standpunkt aus dürfte es am geeignetsten sein, die Feuchtigkeit an die erste Stelle zu setzen, wenigstens bei dem Vergleiche eines continentalen mit einem insulären Klima. Denn das, was gerade das Erstere im Gegensatz zu dem Letzteren charakterisirt, sind theils die excessiven Temperaturverhältnisse, theils die Trockenheit der Luft. Nun aber liegt, wie man weiss, die Ursache, wesshalb das insuläre Klima kein excessives ist, gerade in der Feuchtigkeit der Luft. „Feuchte Luft stumpft extreme Wärme und Kälte ab“. <sup>1)</sup> Ohne die anderen klimatischen Factoren zu übersehen, berücksichtige ich in der folgenden Beweisführung nur die Feuchtigkeit. Es scheint mir nämlich gerade in der Verbreitung dieser Pflanzen, in dem Gegensatze, welcher zwischen der Feuchtigkeit der Luft und der des Bodens besteht, ein Fingerzeig zu liegen, der uns darauf achtzugeben ermahnt, besonders wenn man bedenkt, eine wie grosse Bedeutung die Transpiration und die dadurch vermittelte Wassercirculation und Stoffaufnahme für die Pflanzen besitzt. Da ich also den Grund der besprochenen Verbreitung in den **Transpirationsverhältnissen** suche, so werde ich

---

Pflanzen auf solchen Standorten, welche immer das nöthige Wasser besitzen, nicht in Concurrenz treten können mit den übrigen Arten, welche keine oder wenig entwickelte Schutzeinrichtungen haben; dass sie sich im Kampf um's Dasein also nur an solchen Localitäten behaupten können, denen sie durch diese specielle Ausrüstung angepasst sind.

1) Ebermayer, *Die physikalischen Einwirkungen etc.* S. 443. — Vgl. Engler, A., *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt*, Th. II, Leipzig 1882, S. 323: „Die Feuchtigkeit ist ein noch wichtigerer Factor als die Wärme, denn wir sehen mehrfach, dass die Areale von Feuchtigkeit und Wärme bedürftenden Pflanzen und Pflanzengruppen sich über mehrere Breitengrade erstrecken, während sehr oft unter demselben Breitengrade sehr scharfe Grenzen zwischen den xerophilen und hygrophilen Pflanzengemeinden existiren. . . .“

nun auseinandersetzen, wie ich mir den Einfluss des Klimas, besonders in Beziehung auf xerophil ausgebildete und fixirte Pflanzen, denke.

Angenommen, dass das Klima irgend einer Gegend während langer Epochen ausgeprägt continental gewesen und dass sich irgend eine Pflanzenart von Generation zu Generation z. B. auf einem trockenen und frei gelegenen Hügel befanden. Die Pflanze hat sich immer mehr an dieses Klima gewöhnt, sich demselben angepasst und eine xerophile Ausbildung erhalten. Die Wasserzufuhr der Pflanze aus dem Boden steht in einem gewissen Verhältniss zu der Evaporationskraft der Luft und dieses Verhältniss hat sich der Anpassung und der xerophilen Ausbildung gemäss zu dem für die Pflanze geeignetsten gestaltet. — Abgesehen von selteneren Ausnahmefällen und innerhalb gewisser Grenzen in Bezug auf Wasserzufuhr kann wohl nicht geleugnet werden, dass, je mehr Wasser in der Luft enthalten ist, die Transspiration und demzufolge auch die Wassercirculation innerhalb der Pflanze desto schwieriger stattfinden können, und dass wiederum, je mehr Wasser in dem Boden (*ceteris paribus*) enthalten ist, das Wasser mit desto grösserer Leichtigkeit der Pflanze zugänglich sein muss und daher die Transspiration unterstützt wird. Ich gehe also von der Annahme aus, dass die Feuchtigkeit der Luft und die des Bodens in dieser Hinsicht zwei einander entgegenwirkende Factoren sind. Bezeichnet man erstere mit L, letztere mit B, so können wir in dem ebengenannten continentalen Zustande

$$\frac{L}{B} = T$$

setzen, wobei T die Transspiration bezeichnet. Die Factoren L und B können sich natürlich ändern und zwar theils im selben Verhältniss vergrössern oder verkleinern, wobei in allen Fällen das Verhältniss dasselbe bleibt ( $nT$ ;  $n = 1$ ), theils ungleichförmig, wobei sich der Werth von T ändert und grösser ( $n > 1$ ) oder kleiner ( $n < 1$ ) wird, je nach dem Uebergewicht des Zählers oder des Nenners. Die Schwankungen, denen T in dem continentalen Klima unterworfen ist, sind nicht grösser, als dass die Pflanze sie ertragen kann.

Anders steht die Sache, wenn das Klima wegen Niveauänderungen oder anderer Ursachen zu einem mehr insulären überzugehen anfängt. Einer der genannten 3 Variationsfälle ( $n \geq 1$ ) kann dann eintreten. Aus Gründen, die ich unten nennen werde, behaupte ich, dass es unter den gemachten Voraussetzungen anzunehmen ist, dass L im Vergleich zu B grösser wird, und dass wir also schreiben dürfen

$$\frac{L_1}{B_1} = n T,$$

wobei  $n$  grösser als 1 ist; und wenn der Werth von  $n$  grösser wird als der Maximumwerth während der continentalen Periode, so ist auch vorauszusetzen, dass die Pflanze dies nicht ohne Weiteres ertragen kann. Entweder passt sie sich nun den neuen Umständen an und wird z. B. in ihrem anatomischen Bau weniger xerophil, wodurch die Transpiration gesteigert und daher der schädliche Einfluss der grösseren Feuchtigkeit der Luft aufgewogen wird, oder, im Falle die einmal erworbene Ausbildung der Pflanze sich nicht in nennenswerthem Maasse ändern lässt, mit anderen Worten, wenn die Eigenschaften fixirt sind, muss die Pflanze entweder untergehen oder auch auf eine andere Art das gestörte Gleichgewicht wieder herzustellen suchen und zwar durch Aenderung des Standortes. Es ist nämlich wahrscheinlich, dass das Verhältniss von  $L$  zu  $M$  je nach dem Standort wechselt und dass z. B. näher am Fusse des Hügels, den wir als die ursprüngliche Heimath der Pflanze angenommen, die Feuchtigkeit des Bodens durch das Zusammenfliessen des Niederschlags in einem relativ höheren Maasse zunimmt als die Feuchtigkeit der Luft. Wenn also das Klima von einem continentalen zu einem insulären übergeht, muss die Pflanze unter den angenommenen Voraussetzungen den Hügel hinabwandern und sich einen wasserreicheren Boden suchen (sowie umgekehrt bei dem Uebergang von einem insulären zu einem continentalen Klima).

Es lässt sich aber auch denken, dass die Verhältnisse an einem anderen Standort ganz andere werden können, dass also eine Pflanze, die sich während der continentalen Periode an einem niedrigeren, geschützteren und schattigeren Ort befanden, wo sich die Feuchtigkeit der Luft besser erhält, dagegen die des Bodens wegen des geringen Niederschlages verhältnissmässig unbedeutend ist, höher hinauf wandern wird, wenn sich das Klima u. s. w. ändert. Wenn wir uns nun der Einfachheit wegen nur an den ersten Fall halten, so ist es selbstverständlich, dass wir diese Beweisführung nicht auf die Spitze treiben dürfen. Man darf also nicht sagen, dass die Pflanze desto mehr Wasser aufnimmt, je mehr Wasser man dem Boden zuführt, denn es gibt natürlich hierin wie auch sonst eine Grenze, die die Pflanze nicht überschreiten kann; aber diese Grenze ist bei verschiedenen Arten verschieden weit entfernt. Wenn daher eine Art die Fähigkeit besitzt, alle Standortstufen in Bezug auf Bodenfeuchtigkeit durchzumachen, von der trockensten bis zu der nassesten, so muss eine andere Art viel früher den Kampf aufgeben, denn wenn die Pflanze jene Grenze



erreicht hat, bleibt ihr nichts Anderes übrig, als zu Grunde zu gehen — vorausgesetzt, dass die Eigenschaften der Pflanzen fixirt sind.

Es ist ferner wohl überflüssig, hervorzuheben, dass die obigen Formeln sehr schematisch sind und nicht mit mathematischer Genauigkeit angewendet werden können. So können L und B nicht zu gleicher Zeit und in gleichem Maasse vergrößert oder verkleinert werden, als bis zu einer gewissen Grenze, wenn auch der Werth von T in der Formel nicht gleich bleiben sollte, und andererseits lassen sich andere Modificationen denken, wie z. B. dass T beim Uebergang von einem Klima zu einem anderen einen verschiedenen Werth erhält, je nach der Zeit des Jahres oder der Vegetationsperiode, ohne dass dabei das Maximum oder Minimum der vorigen Periode überschritten oder geringer wird.

Das eben Gesagte müsste nun eigentlich durch directe Experimente controlirt werden. So viel ich aber habe sehen können, sind noch keine Versuche gemacht, um z. B. in Gegenden von ausgeprägt continentalem oder insulärem Klima die Feuchtigkeit der Luft und die des Bodens gleichzeitig und an Standörtern derselben Art (Bodenbeschaffenheit etc.) zu bestimmen. Wahrscheinlich würde es auch schwierig sein, solche Untersuchungen mit hinreichender Genauigkeit auszuführen. Die durch derartige Versuche erzielten Resultate würden sich natürlich ebenso verhalten wie directe Untersuchungen der Verhältnisse beim Uebergang des Klimas von einem continentalen zu einem insulären, wenn man im Stande wäre, solche zu machen. Und ebenso muss sich auch eine Pflanze unter ähnlichen Umständen verhalten — natürlich unter der Voraussetzung, dass ihr Auftreten mit klimatischen Eigenthümlichkeiten in Beziehung steht.

Für die Kategorie von Pflanzen, die in continentalen (arktischen und alpinen) Klimaten auf trockenem Boden und in insulären (resp. in südlichen und in Tiefebenen) auf feuchterem Boden auftreten, scheint mir die oben gegebene Erklärung die annehmbarste. Man darf jedoch nicht ausser Acht lassen, dass der Natur viele Mittel zur Verfügung stehen, und dass sie die verschiedenen Factoren und Verhältnisse auf unzählige Weise combiniren und dasselbe Resultat auf verschiedenen Wegen erlangen kann. Es ist daher immer mehr oder weniger schwierig, verallgemeinernde Regeln aufzustellen, da man, trotz des besten Willens, nur auf die einzelnen Factoren achtgeben kann, die mehr auffallen. Ich setze daher die Möglichkeit voraus, dass es auch Pflanzen gibt, die sich umgekehrt wie die obengenannten verhalten, d. h. die in arktischen, alpinen und continentalen Regionen an

feuchten Orten vorkommen, während sie im südlicheren, niedrigeren und mehr insulären auf trockenem Boden auftreten. Ein sicheres Beispiel hiervon kenne ich indessen nicht. Was aber die Verbreitung einiger Pflanzen in Schweden betrifft, so kommen hier Verhältnisse vor, die hierin einander zu widersprechen scheinen. Einige treten nämlich im nördlichen Schweden an trockneren Plätzen auf als im südlichen, während bei anderen das Umgekehrte der Fall ist. Von den vorigen wären zu nennen: *Salix livida* Whlbn. und *Betula nana* L., als Beispiel der zweiten Art weiss ich nur *Alnus incana* L. anzuführen, obgleich es mehrere geben dürfte, die sich ebenso verhalten.

Nach Nym an (a. a. O.) gehört *Salix livida* eigentlich den Wäldern von Lappland und Norrland an, wo diese Pflanze am schönsten wird und nicht selten an trockenen Plätzen wächst; sie fehlt aber auch nicht auf feuchten Waldwiesen in anderen Theilen des Reiches, obgleich sie nach Süden immer seltener und kleiner wird, so dass sie nicht selten einer kleinen Kriechweide an Wachsthum gleicht. — *Betula nana* steigt an den trockenen und harten Abhängen der Gebirge im Allgemeinen höher hinauf als irgend ein anderer Strauch, und die Gebirge sind ohne Zweifel die eigentliche Heimath der Zwergbirke. Uebrigens kommt sie, besonders im Süden, auf niederem Boden, in Sümpfen und Mooren etc. vor. — *Alnus incana* wächst allgemein in Lappland, Vesterbotten und im nördlichen Norrland und ist in diesen Gegenden ebenso üppig an Ufern und Gewässern wie *A. glutinosa* weiter nach Süden, wo wiederum *A. incana* spärlicher auftritt oder auch höhere trocknere Plätze aufsucht, an denen sie am schönsten und am besten entwickelt wird („besonders auf den Höhenzügen [„åsar“], die im Innern des Landes verlaufen“).

Um jedoch solche Verbreitungsverhältnisse richtig beurtheilen zu können, ist es u. a. nöthig, die klimatischen Verhältnisse des nördlichen Schwedens, verglichen mit denen des südlichen, zu kennen. Vielleicht sind die Differenzen der Evaporationskraft der Luft (des Klimas) in den einzelnen Theilen dieses Gebietes (Schweden) nicht gross genug, als dass nicht andere Verhältnisse hier ihr Spiel treiben und scheinbare Ausnahmen herbeiführen könnten. Wenn das Klima von z. B. Lappland continentaler als im Süden ist, was, soviel ich weiss, die allgemeine Ansicht ist (sichere meteorologische Angaben fehlen), so scheint es, dass die sowohl hier als auch südlicher wachsenden Pflanzen den obengenannten Beispielen (aus arktischen etc. Gegenden) in Bezug auf Vorkommen folgen, und die Erklärung, die ich eben gegeben, lässt sich also auch auf sie anwenden. Die Aus-

nahme von dieser Regel, die *Alnus incana* macht, kann vielleicht aus der Art und Weise, wie sie südlicher auftritt, erklärt werden: „besonders auf den Höhenzügen, die im Inneren des Landes verlaufen“, aus welchen Worten hervorgeht, dass sie daselbst (im Süden) vorzugsweise die continentalsten Plätze aufsucht, wo also die Verdunstung verhältnissmässig gross sein muss und vielleicht grösser ist als an den tiefer gelegenen Standörtern in Lappland.

Es gibt indessen Anzeichen, die darauf hindeuten, dass Lappland insulärer ist als das übrige Schweden. Beobachtet man *Ledum palustre* eines Waldmoores im südlichen Schweden, so wird man finden, dass die an den Rändern des Sumpfes wachsenden Exemplare, geschützt und beschattet von dem umgebenden und auch eine Strecke in den Sumpf hinein wachsenden Walde, die breitesten Blätter besitzen und dass die *Ledum*-Individuen desto schmalblättriger werden, je mehr man sich der offenen Mittelpartie des Sumpfes nähert. Es bleibe dahingestellt, ob dieser Wechsel der Blattgrösse eine Folge ist der Beleuchtung, der Luftfeuchtigkeit, der Bodenbeschaffenheit oder anderer Ursachen, aber nach der Analogie der gewöhnlichen Flächenvergrößerung der Blätter bei Pflanzen, die im Schatten (und in Feuchtigkeit) wachsen, wo also im Kleinen insulärere Bedingungen obwalten als auf freier Strecke, könnte man Ursache haben, anzunehmen, dass die breitere Blattform für ein insuläres Klima geeigneter ist, und dass man, wenn man daher irgendwo *Ledum palustre* (oder andere Pflanzen) mit Blättern von grösserer Fläche als die gewöhnlichen auftreten sieht, dann einigermaßen das Recht hat, an dieser Stelle auf ein mehr insuläres Klima zu schliessen (vgl. Kerner, a. a. O. I, 263). Nun kommt indessen in Lappland eine aussergewöhnlich breitblättrige Form von *L. palustre* vor (= *v. dilatata* Wahlenb., *Flora lapponica*), zu welcher man in südlicheren Gegenden kaum ein Seitenstück finden wird (vgl. oben S. 145) und die stark an *L. groenlandicum* (*L. latifolium*) erinnert. — Aber andererseits wächst *Andromeda polifolia* „am schönsten und am üppigsten in Lappland, wo sie sehr schmalblättrig und röthlich wird“ (Nyman a. a. O.). — Ferner könnte man nach meinen obigen Schlüssen in dem Auftreten der Fichte in Lapplands Torfmooren (vgl. oben S. 163) einen Beweis für ein etwas insuläreres Klima finden.

Solche Verschiedenheiten, wie sie *Ledum palustre* und *Andromeda polifolia* in Bezug auf die Entwicklung der Blätter unter wahrscheinlich denselben äusseren Verhältnissen zeigen, können zum Nachweis dienen, wie sehr man irreführt werden kann, wenn man auf eine andere Pflanze das anwenden will, was man bei einer besonderen als geltend gefunden hat. Vgl. auch die im Nachtrage citirte Abhandlung von Meigen S. 407: „An trockenen Orten findet man eine Pflanze (*Godetia Cavanillesii*), die 5—12 cm hoch wird und in der Regel lanzettliche bis 6 mm breite Blätter hat; an feuchten Stellen wird sie bis 30 cm hoch und trägt mehr lineale Blätter, die selten breiter werden als 3 mm.“ Nach Meigen soll sich die Blattfläche im letzteren Falle vermindern (irgend welche Angabe über die Länge der Blätter in beiden Fällen findet sich jedoch nicht), was das Gegentheil wäre von dem, was er sonst beobachtet hat. So bemerkt er z. B. von einer *Adiantum*-Art (S. 399), dass im Schatten ihre Blättchen ziemlich gross seien, im Freien dagegen kleiner bleiben u. s. w. Nun sind allerdings diese

Fälle nicht völlig mit einander zu vergleichen, denn man weiss nicht, ob der feuchtere Ort des ersteren Falles auch schattiger ist, oder ob der schattigere Ort des letzteren Falles auch feuchter ist. Doch sei die Frage aufgeworfen: Sind einige Pflanzen als stark ausgeprägte Schattenpflanzen (resp. Hygrophilen), andere dagegen als stark ausgeprägte Sonnenpflanzen (resp. Xerophilen) anzusehen, und erhalten sie in Verhältnissen, die den normalen entgegengesetzt sind, in beiden Fällen verminderte Blätter (nach dem Gesetze der mechanischen Coincidenz im Organismus), sind sie also mit den Resultaten, die Jaccard's Experimente dargehan, zu vergleichen? Als Beispiel übrigens davon, wie ganz verschieden Pflanzen gegen dieselben äusseren Verhältnisse reagieren können, erlaube ich mir, auf die sehr interessanten Untersuchungen zu verweisen, die Wiesner in den *Berichten der D. Bot. Gesellsch. 9, 1891, S. 46 ff. (Formveränderungen von Pflanzen bei Cultur in absolut feuchtem Raume und im Dunkeln)* mitgetheilt hat, und die beweisen, dass, während einige Pflanzen, wie *Plantago media*, weder im feuchten Raume noch im Etiolement ihren ursprünglichen Habitus ändern, dagegen andere Pflanzen (z. B. *Sempervivum tectorum*) in beiden Fällen ihre Blattrosetten auflösen und nur entwickelte Stengelglieder ausbilden, wie es auch andere Pflanzen gibt, die nur in dem einen von beiden Fällen (im feuchten Raume: *Capsella bursa pastoris*; im Etiolement: *Taraxacum officinale*) sich auf diese Weise verändern.

Besonders auffällig sind solche Veränderungen, wenn wir die vielgestaltige Gattung *Hieracium* in der Natur studieren, wo man Arten antrifft, die im Uebrigen kaum von einander unterschieden werden können, die aber gerade in letztgenannter Hinsicht eine erstaunliche Verschiedenheit zeigen. Da also Arten der *Silvaticum*-Gruppe (siehe z. B. meine Abhandlung *Värmländska Archieracier. Upsala 1889*) nicht einmal in tiefem und feuchtem Schatten die basale Blattrosette auflösen, haben wiederum andere zur *rigidum*-Gruppe gehörende unter allen Umständen alle Internodien entwickelt; aber bei einer Gruppe, die zwischen diesen beiden steht, nämlich *murorum*, findet man die Arten in solcher Weise verschieden, dass sie an offenen Standorten basal-rosettgestellte Blätter erhalten und dadurch häufig grosse Aehnlichkeit mit zunächststehenden Arten der ersten Gruppe zeigen, im Schatten dagegen neigen sie mehr zu der letzten, der *rigidum*-Gruppe hin.

Eine Beziehung zwischen diesen Erscheinungen und der verschiedenen Blüthezeit der Vertreter der verschiedenen Gruppen, sowie der Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse während verschiedener Jahreszeiten in Bezug auf Transpiration, Licht u. s. w., lässt sich leicht in Uebereinstimmung mit Wiesner's Darstellung in einer früheren Abhandlung denken. (*Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung mit Rücksicht auf das Gesetz der mechanischen Coincidenz im Organismus. Bot. Zeitung 1889, S. 1-9, 24-29.*)

In Beziehung zu dem oben erwähnten Verhältniss der Gattung *Hieracium* stehen ausserdem mehrere andere interessante Erscheinungen, worauf ich vielleicht später und an anderer Stelle zurückzukommen Gelegenheit finden dürfte.

In Bezug auf *Betula nana*, sowie auf eine ganze Gruppe von Pflanzen (eigentlichen Gebirgspflanzen), als deren Typus man sie aufstellen kann, sei bemerkt, dass man in der Art und Weise ihres Vorkommens weniger einen Gegensatz zwischen dem südlichen und dem nördlichen Schweden zu suchen hat, als vielmehr zwischen einem alpinen und einem tiefländischen Klima. Was *Salix livida* betrifft,

so geht aus der Beschreibung ihres Vorkommens hervor, dass sie im Süden nicht gedeiht oder wenigstens nicht dieselbe Entwicklung erlangt wie im Norden, was man dahin erklären könnte, dass sie im Süden aus irgend einem Grunde gezwungen wird, einen für sie nicht passenden Standort einzunehmen. Ausserdem lässt sich ja denken, dass die südlichere Form dieser zu einer äusserst polymorphen Gattung gehörenden Art mehr verändert sein und ihre Variation weiter getrieben haben könnte, wesshalb man schwerlich die beiden Formen mit einander vergleichen kann.

Einige andere zerstreute Angaben, die ich zufällig notirt habe, mögen hier noch ihren Platz finden: Nach Norrlin<sup>1)</sup> kommt *Hieracium Auricula* (gleichwie andere *Hieracium*-Arten, wie *H. succicum*, *H. brachycephalum* und *H. cochleare*) in nördlichen Gegenden an trockneren Plätzen vor als in südlicheren. Ebenso hat der bekannte Hieraciologe, Assistent H. Dahlstedt, mir gefälligst mitgetheilt, dass er beobachtet hat, wie diese Art in Jämtland und Härjedalen an trockenen Abhängen wächst, während sie in südlicheren Provinzen (Östergötland, Småland etc.) vorzugsweise nur auf tieferem feuchtem Boden vorkommt. Derselbe hat ferner während einer Reise auf dem Continent

1) Norrlin, J. P., *Adnotationes de Pilosellis fennicis. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica II, n. 4. Helsingfors 1884* und *Bidrag till Hieracium-Floran i Skandinaviska halföns mellersta delar. Ebendasselbst III n. 4. 1888.* — Es ist möglich, dass eine künftige gründliche Untersuchung über die verschiedenen Formeneinheiten der Gattung *Hieracium* (sowie anderer polymorphen Gattungen), sowie über deren locales Auftreten für die Erörterung solcher Fragen, wie der vorliegenden von grosser Bedeutung sein wird. Denn es ist ja wahrscheinlich, dass innerhalb einer so formenreichen und lebenskräftigen Gattung die Concurrrenz (der Kampf um's Dasein) auf die Spitze getrieben sein muss, woraus folgt, dass jeder äussere Vortheil einen grösseren Einfluss, als er sonst ausüben würde, haben muss, und dass daher eine specielle Form den Kampf mit den verwandten mit Erfolg nur an dem Standort und unter den Bedingungen im übrigen aufnehmen kann, die für sie die günstigsten sind.

Bei meinen, während der verflossenen Jahre betriebenen Studien der *Hieracium*-flora in Südschweden bin ich oft überrascht worden von der eigenthümlichen, aber verhältnissmässig grossen Verbreitung der besonderen distinkten *Hieracium*-Formen, von ihrem plötzlichen Aufhören oder Wiederauftreten, von ihrer Frequenz u. s. w. In einigen Fällen liegt wohl der Grund, wenigstens für kleinere Gebiete, mehr in zufälligen Ursachen, wie Samenverbreitung u. ä., aber im Grossen und Ganzen ist diese Erklärung nicht genügend, wie es auch nicht befriedigt, den Grund in der Plasticität dieser Gattung zu suchen, denn trotz dieser treten wenigstens viele von ihren Formen in einem weiten Gebiete von Skandinavien mit wenigstens äusserlich unveränderten Charakteren auf, soweit man es nach einer minutiösen Untersuchung beurtheilen kann.

beobachtet, dass *Rhinanthus major* und *minor* (in der Nähe von München), sowie *Veronica Anagallis* (bei Genf) dort an trockneren Plätzen vorkommt als bei uns in Schweden.

Nach einer mündlichen Mittheilung des Herrn Adjunkt Th. O. B. N. Krok kommt *Sesleria caerulea* in dem übrigen Europa auf trockenem Boden vor, bei uns auf feuchten Wiesen u. s. w. (mit Ausnahme von der Insel Gotland).<sup>1)</sup>

Volken's (a. a. O. S. 20) nennt *Ranunculus Lingua* „eine Wiesenpflanze“<sup>2)</sup>, bei uns müsste er eher „eine Wasserpflanze“ heissen und demzufolge ist er bei uns auch glatt („oder besonders oben anliegend behaart“, nach Hartman, Skand. Flora) oder jedenfalls bedeutend weniger behaart als die „durch lange und abstehende Haare weichhaarige“ *R. bulbosus*. In den Gegenden (bei Berlin?), wo Volken's diese beiden Arten untersucht hat, fand er dagegen: „Die Behaarung findet sich auf Stengel und Blatt der Wiesenpflanze *R. lingua* zum mindesten ebenso stark entwickelt als bei *R. bulbosus*, der häufig dürre und sandige Plätze aufsucht“.

*Lonicera caerulea* kommt in Schweden (Dalarne und Vestmanland) „in ziemlich feuchten Hainen (und auf Wiesen) in Gebirgsgegenden vor“ (Nyman). Wie ihr Standort in continentaleren Gegenden, besonders in Asien, ist, weis ich nicht, aber nach Kolb<sup>3)</sup> „erträgt sie die brennendste Sonne“.

Aus diesen zerstreuten Aufzeichnungen geht, soweit man daraus Schlüsse ziehen kann, hervor, dass die Pflanzen keine allgemeine Regel für ihr locales Auftreten mit Rücksicht auf den geographischen Breitengrad befolgen. Dagegen scheint die Verbreitung und das verschiedene locale Auftreten wenigstens der obengenannten Pflanzen gut mit der von mir vorgeschlagenen Erklärung zu stimmen, die ihren Grund in klimatischen Verhältnissen hat. Denn das südliche Schweden ist unzweifelhaft im Allgemeinen mehr insulär als theils wenigstens gewisse Gegenden weiter nach Norden (z. B. Jämtland) und theils das übrige (also im Süden gelegene) Europa im grossen und ganzen.

1) Vielleicht haben wir indessen hier zwischen zwei Arten zu unterscheiden, nämlich *Sesleria caerulea* L. und *S. varia* Jacq. Vgl. R. v. Wettstein, Ueber *Sesleria caerulea* L. in Verh der k. k. Zool.-bot. Ges. in Wien Bd. 38, S. 557 (1888). Ob unsere gotländische Form für *S. varia* anzusehen ist, habe ich leider nicht entscheiden können, da mir kein Exemplar von dieser Insel zu Gebote gestanden hat.

2) Siehe Nachtrag.

3) Kolb, Die europäischen und überseeischen Alpenpflanzen, Stuttgart 1890, S. 177.



Untersucht man nun, wie es sich mit der allgemeinen Verbreitung der obengenannten Pflanzen verhält, so wird man finden, dass sie sich beinahe alle (*Hieracium Auricula*, *Rhinanthus major* und *minor*, *Veronica Anagallis*, *Ranunculus Lingua* sowie *Lonicera caerulea*) von Sibirien aus mehr oder weniger weit nach Westen ausbreiten, weshalb sie als ausgeprägt continentale Pflanzen anzusehen sind.<sup>1)</sup>

### Nicht-plastische („fixirte“) Pflanzen und ihr Entstehen.

Da sich die eben vorgeschlagene Erklärung der eigenthümlichen Verbreitung solcher Pflanzen wie *Ledum palustre*, *Pyrola rotundifolia* etc. auf die Fixirung derselben und ausserdem auf Transspira-tionsverhältnisse stützt, will ich kurz etwas näher auf diese beiden Fragen eingehen.

Niemand bestreitet wohl, dass verschiedene Pflanzen eine relativ verschiedene Fähigkeit besitzen sich anzupassen. Während die eine Pflanze so bildbar ist, dass sie sich fast in jedem beliebigen Maasse umbilden (anpassen) kann, wie z. B. die ubiquitären Unkräuter, so gibt es hinwiederum Pflanzen, welche nicht einmal unbedeutende Veränderungen der äusseren Bedingungen ertragen können, ohne zu Grunde zu gehen, oder wenn sie fort dauern können, so zeigen sie dennoch nicht durch merkliche Modificationen ihrer (anatomischen) Charaktere ihre Reaction gegen neue Verhältnisse oder Anpassung an dieselben (s. oben S. 144). Das ist besonders der Fall bei einigen immergrünen Pflanzen<sup>2)</sup>, und da es gerade diese Kategorie ist, aus der ich meine besten Beispiele geholt habe, verdienen sie besonders erwähnt zu werden. Der Grund dafür, dass es gerade diesen Pflanzen schwer fällt, ihren anatomischen Bau den jeweiligen Veränderungen der äusseren Verhältnisse anzupassen, liegt vielleicht in

1) In Engler's *Entwicklungsgeschichte* (I, S. 173) findet man angegeben, dass *Arnica montana* „in den Mooren Mittel- und Norddeutschlands“ vorkommt; in Schweden dagegen tritt sie auf Waldwiesen u. dgl., wo sonst die mehr xerophilen Archieracien zu Hause sind, auf. Die allgemeine Verbreitung derselben — nach der kurzen Darstellung Nyman's (a. a. O. I, 3) zu urtheilen, die auch den im Texte mitgetheilten Notizen zu Grunde gelegen — scheint darzuthun, dass man sie für weniger continental zu halten hat, und dass sie deshalb nicht in dieselbe Kategorie gebracht werden darf, wie die im Texte genannten, und also auch nicht wie jene zu beurtheilen ist.

2) Vgl. Noack, F., *Der Einfluss des Klimas auf die Cuticularisation und Verholzung der Nadeln einiger Coniferen*. Pringsh. Jahrbücher, 1887, Nr. 18 S. 529 mit Rücksicht auf die „grosse Resistenz gegen klimatische Einflüsse“ bei den Blättern der Coniferen. Auch einige nicht sempervirente Pflanzen erweisen sich als wenig plastisch, wie Stahl (a. a. O. S. 5) von *Oxalis Acetosella* gezeigt hat.

ihrer geringen Wachstumsenergie (vgl. Fleischer, a. a. O., u. a.), die ihnen nicht gestattet, schnell genug sich umzubilden, um das Entstehen krankhafter Erscheinungen zu verhindern. Aber mit noch grösserem Rechte dürfte man berechtigt sein, den Grund in dem hohen Alter der immergrünen Pflanzen, besonders derer der kälterer Länder, zu suchen.

Pflanzen mit ausdauernden Blättern finden sich, wie bekannt, hauptsächlich in den wärmeren Gegenden, in Ländern, wo die klimatischen Verhältnisse der Beibehaltung der Blätter während des ganzen Jahres keinen Abbruch thun. Trotz der ungünstigen Verhältnisse in nördlichen, kälteren Ländern gibt es indessen auch hier einige Pflanzen mit stets grünen Blättern, und da es sich nicht denken lässt, dass diese unter den jetzt obwaltenden Umständen entwickelt worden sind, so muss man annehmen, dass ihre Sempervirenz eine von den Stammeltern ererbte Eigenschaft ist, eine Eigenschaft, die permanent geblieben, die sich fixirt hat. „Das wird natürlich nur möglich sein, wenn sie (die Pflanze) durch eine ausserordentlich lange Reihe von Generationen hindurch unter Verhältnissen gelebt hat, welche die Sempervirenz fördern.“ . . . „Hätten immer nur solche klimatische Verhältnisse in Mitteleuropa und im Norden stattgefunden wie gegenwärtig, so würde ein Pflanzentypus von der Natur der immergrünen Coniferen sicher nicht existiren, es wäre unmöglich; allein wenn wir an die Urzeit denken, wo Mitteleuropa zu einer gewissen Zeit eine Temperatur besass, wie heutigen Tages die Tropen, oder gar an die noch ältere Periode, als die Erde rings um die Pole die erste Baum- und Strauchvegetation zu erzeugen vermochte, wo mit tropischer Wärme sich die Wirkung eines 4—6 Monate lang continüirlich anhaltenden Lichtes vereinte, so dass bei der mehr als genügenden Feuchtigkeit, die damals den ersten Gewächsen zu Gebote stand, eine Unterbrechung der organischen Thätigkeit nicht möglich war, — wenn wir uns in diese Periode der Erdgeschichte im Geiste versetzen, so werden wir begreifen, dass unter solchen Lebensbedingungen die Pflanze nur derbe, zähe und persistirende Blätter hervorbringen konnte. Damals entstand höchst wahrscheinlich der Typus der Lycopodiaceen mit ausdauernden Blättern, der Typus der Coniferen, der Typus der Gewächse mit permanenter Sempervirenz überhaupt. Hätten aber solche Zustände nur kurze Zeit gedauert, so hätte der Typus mit bleibenden Blättern in einen solchen mit periodisch abfallenden umgeschlagen, und wir würden gegenwärtig von Coniferen nur solche, die sich vor Anbruch des Winters entlauben,

wie *Gingko* und die Lärche, in den verschiedenen Florengebieten haben. Es scheint, dass der Ursprung der stabilen Sempervirenz bis in jene Urzeiten zurückreicht und im äussersten Norden oder im äussersten Süden (im arktischen und antarktischen Gebiete) seine Wiege hat.“ . . . „Die grössten Gegensätze im periodischen Wechsel der Temperatur während des Jahres vermochten im Laufe vieler Jahrtausende die Sempervirenz solcher Gewächse nicht aufzuheben. Letztere verkündigen uns gegenwärtig durch ihr unter allen Umständen immergrünes, derbes und zähes Laub mit verdickter Epidermis und langer Functionsdauer, wie die klimatischen Verhältnisse ursprünglich in jenen Gegenden der Erde beschaffen waren, die als Schöpfungs-herd ihrer Sempervirenz angesehen werden können, da sie das Gepräge einer anhaltenden und mächtigen Wirkung des mit erhöhter Wärme combinirten Lichtes an sich tragen, so können wir nirgends sonst als im hohen Norden ihren Ursprung suchen, in den Polargegenden, wo durch mehrere Monate hindurch das Licht ununterbrochen auf dieselben einwirkte und zu einer Zeit, als die Temperatur der Erde 35—40° C. höher war als gegenwärtig“. (Krasan, a. a. O.)<sup>1)</sup>

An dieser Stelle mag auch Folgendes aus Engler's *Entwicklungsgeschichte* (II S. 325) angeführt werden, was ich auch nicht besser als durch seine eigenen Worte ausdrücken kann: „Ferner ist von grossem Einfluss auf die Verbreitung der Pflanzen die Lebensfähigkeit des Typus. Ein veralteter Typus wird leicht den äusseren Einflüssen unterliegen, der lebensfähige sie überwinden. Die Lebensfähigkeit äussert sich vor allem in der Fähigkeit, Nachkommen zu erzeugen. Der höchste Grad der Lebensfähigkeit äussert sich darin, dass die Pflanze die Fähigkeit besitzt, veränderliche Nachkommen zu erzeugen; denn damit ist die Möglichkeit gegeben, dass dieselben sich klimatischen Aenderungen des Landes entsprechend anpassen und somit ihr Terrain behaupten oder im Kampf mit weniger lebensfähigen Arten erweitern. Man kann wohl sagen, dass diese Lebensfähigkeit als der wichtigste Factor bei der Verbreitung der Pflanzen anzusehen ist.“

Die hier behandelten Pflanzen (die C-Pflanzen oder wenigstens die xerophil ausgebildeten unter ihnen) brauchen natürlich nicht absolut fixirt zu sein. Denn es lässt sich ja denken, dass sie deshalb

1) Vgl. Engler, A., *Die geographische Verbreitung der Coniferen*. Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4. Lieferung, S. 62. „Es ist für die Coniferenvegetation des nördlichen extratropischen Florengebietes als sicher anzunehmen, dass ein grosser Theil derselben in den Nordpolarländern seine ursprüngliche Heimath hat“ etc.

weniger Erfolg im Kampf ums Dasein erringen, weil es ihnen grössere Schwierigkeiten bereitet oder weil sie längere Zeit gebrauchen als andere Pflanzen, um ihre Charaktere zu ändern, es raubt ihnen so zu sagen mehr Kraft und strengt sie mehr an, wodurch sie geschwächt und von anderen Pflanzen überwunden werden. In anderen Gegenden mit denselben ungünstigen äusseren Verhältnissen, wo aber die concurrirende Vegetation eine andere und schwächere ist, wäre es wohl möglich, dass sie ihren Platz behaupten und Zeit genug haben könnten, ihre Entwicklung den Umständen anzupassen. Dies dürfte besonders bei der Cultur derselben der Fall sein, da es in dem Interesse des Gärtners liegt, alle Concurrenten derselben fern zu halten.

Die höchst merkwürdigen Culturversuche, die Schimper (a. a. O. S. 1050) im botanischen Garten zu Buitenzorg, Java, angestellt, wo er u. a. die *Mangrove*-Pflanze *Sonneratia acida* auf dürrem Boden und in brennender Sonne anpflanzte und woselbst dieselbe nichts desto weniger einen grossen Theil ihrer xerophilen Ausbildung verlor (sie erhielt u. a. bifaciale Blätter statt ihrer gewöhnlichen isolateralen), scheinen jedoch eher krankhafte Veränderungen infolge der allzu ungünstigen und ungewöhnlichen äusseren Verhältnisse herbeigeführt zu haben. — Man vergleiche hiermit die vor kurzem angestellten Untersuchungen Jaccard's, P., *Influence de la pression des gaz sur le développement des végétaux. Revue générale de botanique. Nr. 55, 56 und 57, 1893*), aus welchen hervorgeht, dass sowohl verdünnte als auch comprimirte Luft im Allgemeinen das Wachsthum der Pflanzen beschleunigt (*accélération de croissance*), dass also in dieser Beziehung zwei Maxima vorkommen und dass die Verhältnisse bei normalem Luftdruck die Mitte halten. Ebenso liesse es sich vielleicht denken, dass ein zu weitgehender Mangel an Feuchtigkeit bei Pflanzen, die gleichwohl Lebensfähigkeit genug besässen, um nicht zu Grunde zu gehen, eine Entwicklung hervorbringen könnte, die sonst aus entgegengesetzten Gründen hervorgeht.

Bei dieser Gelegenheit erlaube ich mir Folgendes aus Schimper<sup>1)</sup> anzuführen: „Auf die habituelle Aehnlichkeit zwischen alpinen Gewächsen und Halophyten ist schon zu wiederholten Malen aufmerksam gemacht worden, so namentlich für die algierische Flora durch Battandier (*Quelques mots sur les causes de la localisation des espèces. Bulletin de la Soc. bot. de France 1887*), welcher das Vorkommen fleischiger oder stark behaarter Gewächse als charakteristisch für den Strand und die höchsten Gipfel des Atlas hervorhebt und erwähnt, dass gewisse ubiquitäre Pflanzen, wie *Polycarpon tetraphyllum* und *Plantago Coronopus*, an beiden Standorten in ganz ähnlicher Weise von der normalen Form abweichen. Diese Aehnlichkeit erstreckt sich aber auch auf die systematische Zusammensetzung der Vegetation; die Strandflora und die alpine Flora des Atlas haben manche Arten

1) A. a. O. S. 1055 ff. — Für die nach Schimper angeführten Angaben sind natürlich nur er und die von ihm citirten Verfasser verantwortlich.

gemeinsam, die in den Zwischenregionen vollständig fehlen. Diese bedeutsame Aehnlichkeit ist nicht auf Algerien beschränkt. So wächst *Erodium maritimum* auf den höchsten Gipfeln Corsicas. *Rhodiola rosea* und *Primula stricta* gedeihen, nach Lecoq, als Halophyten auf dem Strand in Lappland, und Hr. Glaziou sagte mir, dass die Flora des Strandes bei Rio de Janeiro mehrere Arten mit derjenigen der Gipfel der Serra do már, die in den Zwischenregionen fehlen, gemeinsam hat.“

Ebensolchen Austausch von Florenelementen hat Schimper auf Java gefunden. Von besonderem Interesse ist seine Beobachtung, dass sich Epiphyten ebenso verhalten: „Dieser Wechsel des Standorts zwischen den Pflanzen der alpinen Regionen, derjenigen des Strandes und der Epiphyten, der früher räthselhaft erschien, hat für uns nichts Unbegreifliches, indem alle diese Gewächse die gemeinsame Eigenthümlichkeit haben, dass an ihren gewöhnlichen Standorten die Verhältnisse der Wasserversorgung ungünstig sind, so dass sie überall wesentlich gleiche Schutzmittel gegen Transspiration erworben haben.“

Es ist nicht ersichtlich, ob solche Pflanzen wie *Plantago Coronopus* etc. auch hygrophil entwickelt sein können. Dagegen sagt Schimper von einigen auf den Bergspitzen Javas vorkommenden und hier xerophil entwickelten Pflanzen ausdrücklich, dass sie tiefer thalwärts hygrophil entwickelt sind. Wahrscheinlich gibt es theils Pflanzen, die z. B. am Fusse des Berges eine andere anatomische Umbildung als auf dem Gipfel desselben erfahren haben, theils solche, die einzig und allein wegen ihres anatomischen Baues und gerade deshalb an solchen Localitäten vorkommen können, wo sie aus irgend einem Grunde, wenn ich so sagen darf, ihre Ausbildung irgendwie verwerthen können, also entweder an Küsten, auf Berggipfeln, in entschieden continentalen Ländern, in arktischen Regionen u. s. w.

Wie man sieht, findet Schimper den Grund dieses Auftretens derselben Arten an Küsten und auf Berggipfeln nicht in der grösseren Feuchtigkeit, die nach der Meinung einiger (vgl. Kerner, *Das Pflanzenleben der Donauländer* S. 247; Klinggräff, a. a. O. S. 77, siehe weiter unten) an beiden Localitäten die Transspiration vermindern, sondern gewissermaassen umgekehrt in der gemeinsamen Gefahr einer zu starken Transspiration, obgleich die Ursache hiervon bei alpinen Pflanzen eine andere als bei Strandpflanzen sein würde.<sup>1)</sup> Dass diese Art von Austausch von Florenelementen an den

1) Uebrigens sei bemerkt, dass ein solcher Austausch von Pflanzen nicht nur zwischen Gebirgen und Meeresküsten, sondern auch zwischen Gebirgen und Flora 1895.

genannten Localitäten keineswegs die Regel ist, sondern dass eher und vielleicht häufiger das Gegentheil stattfindet, da sehr viele alpine Pflanzen, die sonst auffallend tief ins Flachland hinabgehen, dennoch den eigentlichen Meeresrand meiden, der für sie gleichwohl nach Schimper's Erklärung am geeignetsten sein würde, das kann man u. a. aus folgender Aeußerung Blytt's (Engler's Jahrbücher 1882, S. 3) ersehen: „Diese Schieferflora hat überall dasselbe leicht kenntliche Gepräge und zeigt einen entschieden arktischen Charakter. Dieselben Arten findet man wieder auf Spitzbergen, in Grönland und anderen hochnordischen Gegenden. Im südlichen Norwegen ist diese Flora auf die Gebirge beschränkt; erst in den nördlichen Theilen des Landes steigt dieselbe wie in den anderen arktischen Gegenden in das Flachland herab. . . . Aus derselben (der beigegebenen Karte von Norwegen) erhellt, dass die hierher gehörenden Pflanzen das Küstenklima scheuen. Die Gebirge am Meeresrand sind selbst da, wo sie aus Schiefer bestehen, arm an arktischen Pflanzen. Die reichsten derartigen Pflanzencolonien treten in den eigentlich continentalen Gebirgsregionen auf, wo sie durch unsere höchsten Bergzüge und ausgedehntesten Firnmasse gegen die Seeluft geschützt sind, welche sonst durch die herrschenden Südwestwinde über das Hochland hineingeführt wird. — Diese arktische Flora hat, wie bereits oben erwähnt, die allergrösste Aehnlichkeit mit der Spitzbergens und Nordgrönlands. Dr. Kjellman hat mir erzählt, dass man auch auf Spitzbergen die artenreichste Flora in der grössten Entfernung von der Küste an den inneren Enden der Fjorden (z. B. des Isfjords) findet, so dass die besprochene Pflanzengruppe auch unter so hoher Breite die Nähe des offenen Meeres flieht“ etc.

Dieser Umstand ist jedoch nicht an und für sich als ein Beweis aufzufassen gegen die Erklärung von Schimper, denn die verschiedenartigen äusseren Verhältnisse, die an so verschiedenartigen Localitäten wie Meeresküsten und Gebirgen in übrigen Be-

---

Binnenseeküsten stattfindet (vgl. unten). Man kann daher unschlüssig werden, ob man annehmen soll, dass es wirklich der Salzgehalt des Meerwassers ist, der diesen Austausch (und die dadurch bedingte xerophile Ausbildung, nach Schimper) bewirkt. Sollten vielleicht irgend eine Modification des Sonnenlichtes wegen Reflectionerscheinungen oder anderer Ursachen, Condensirung der Kohlensäure u. s. w. (vgl. ferner Hann, a. a. O. S. 116 ff.) bewirken, dass Pflanzen in der Nähe vom Wasser xerophil ausgebildet werden, oder dass Pflanzen, die sonst an Localitäten mit starker Verdunstung, z. B. in Alpengegenden, auftreten, auch in der Nähe von Wasser, sei es salzigen oder süssen, wachsen können?



ziehungen<sup>1)</sup> obwalten, hindern höchst wahrscheinlich viele und vielleicht die meisten Pflanzen, an beiden Standörtern aufzutreten. Hierin kann man auch einen wesentlichen Unterschied finden zwischen wenigstens einigen von den Pflanzen, mit denen sich Schimper beschäftigte, und denen, die in vorliegender Schrift besonders zur Sprache kommen. Jene scheinen in hohem Grade plastisch zu sein, diese nicht.

### Ueber die Transspiration der Pflanzen.

Die grosse Bedeutung der Transspiration für das Leben der Pflanze dürfte wohl von Niemand mehr angezweifelt werden.<sup>2)</sup> Die Pflanzen bestehen grösstentheils aus Wasser, Wasser ist ihr Hauptnahrungsmittel (vgl. Ebermayer, *Die physikalischen Einwirkungen* etc. S. 182) und durch das Wasser werden ihnen die nöthigen anorganischen Stoffe zugeführt. Nun weiss man, dass das Wasser (bei den gewöhnlichen Landgewächsen) nur aus dem Boden aufgenommen werden kann, wenigstens in keinem anmerkenswerthen Maasse auf andere Weise (vgl. Sachs, *Vorlesungen* S. 305), und nur unter dieser Bedingung gilt natürlich meine obige Auseinandersetzung. Eine andere Frage aber ist die: Wie wird das Wasser aufgenommen? und wie wird daher die Transspiration ermöglicht? Geschieht es durch äussere oder innere Kräfte?

Es ist üblich gewesen, sich hauptsächlich nur an die äusseren zu halten, wahrscheinlich wegen der Schwierigkeit, den inneren, physiologischen näher auf den Leib zu rücken. Wenn man daher behaupten kann, dass einige, und zwar, wie es scheint, die meisten, beinahe ausschliesslich die äusseren Kräfte berücksichtigen, welche

1) Vgl. z. B. die Erklärung über die angeführte Stelle, die Blytt in der Fortsetzung gibt, und die übrigens dieselbe ist, die er in einer früheren Schrift ausgesprochen und die ich an einer anderen Verbindung wiedergegeben (s. unten).

2) Vgl. u. a. Burgerstein, A., *Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transspiration der Pflanzen*. Zwölfter Jahresbericht des Leopoldstädter Communal-, Real- und Obergymnasiums in Wien 1876, S. 1; Sachs, *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*, Leipzig 1882, S. 272 ff.; Kerner, a. a. O. I, S. 260. — Die Gründe, die Volken's (*Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste*, Berlin 1887, S. 30) gegen die Bedeutung der Transspiration anführt, sind natürlich leicht zu widerlegen, wesshalb ich mich hier nicht auf sie einzulassen brauche (siehe Weiteres im Nachtrag). — Für die Orientirung in der weitläufigen Transspirationlitteratur leistet ausgezeichnete Dienste Burgerstein, A., *Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transspiration der Pflanzen*. Verh. d. k. k. Zool.-bot. Ges. in Wien. 1. Theil in Bd. 37, 1887; 2. Theil in Bd. 39, 1889.

direct durch die Verdunstung des Wassers wirken, und die daher je nach der Beschaffenheit des Transspirationsschutzes stärker oder schwächer werden, so fehlt es andererseits nicht an Anderen, die in den anderen Gegensatz gefallen sind und die Wasserströmung und die Transspiration durch innere Kräfte, „Wurzeldruck“ u. s. w. haben erklären wollen. Und da denjenigen, welche letzterer Meinung huldigen, meine Schlussfolgerungen in Bezug auf die Erklärung der Verbreitung der Pflanzen vielleicht weniger wahrscheinlich sind, dürfte es nicht unzweckmässig sein, hier etwas näher auf diese Fragen einzugehen.

A priori ist es nun wahrscheinlich, dass hier wie in allen ähnlichen Fällen, wo zwei Gegensätze einander gegenübergestellt sind, die Wahrheit in der Mitte zwischen beiden Extremen liegt, und dass die Transspiration daher durch sowohl innere als äussere Ursachen bedingt ist.<sup>1)</sup> Welche Gruppe man nun als die wichtigste anzusehen hat, das dürfte schwer, wenn nicht unmöglich, zu entscheiden sein, und zwar ebenso unmöglich wie zu entscheiden, ob das Herz oder der Magen der wichtigste Theil des Thierkörpers ist, oder, um ein vergleichbareres Beispiel zu wählen, ob die inneren Ursachen, welche die Wärmebildung des Körpers verursachen, wichtiger sind oder nicht als die äusseren Ursachen, die dem Körper die Wärme erhalten und die, wie bekannt, von der Beschaffenheit der Haut, von Fettbildungen etc. abhängen. Die einen sowohl als die anderen sind für das Leben des Organismus nothwendig und Störungen nicht nur in der einen, sondern auch in der anderen sind gleich verderblich. Unter gewissen Umständen jedoch treten die einen mehr hervor als die anderen. Denn da es wohl ausgemacht ist, dass die inneren Erscheinungen im Verhältniss zu den äusseren durch andere oder wenigstens modificirte Kräfte oder Ursachen bedingt werden, so können wohl in einer gewissen Gegend und unter gewissen Umständen die Störungen der einen grösser als die der anderen sein. Wenn daher Nahrungsverhältnisse u. ä., denen man vor allem Anderen einen Einfluss auf die inneren Verhältnisse von Pflanzen und Thieren beimessen kann, keine Veränderung erleiden, so entsteht auch keine innere Anpassung,

1) Vgl. Sachs, G., *Beiträge zur Lehre von der Transspiration der Gewächse*. Botan. Zeitung 1860, S. 123: „Um den Antheil der Activität der Pflanze einerseits und der Einwirkung der Luft und Temperatur an den Blättern andererseits zu bezeichnen, kann man sagen: durch die in der Pflanze thätigen Kräfte wird ein gewisses Quantum Wasser in den Blättern disponibel gemacht zur Verdunstung, diese selbst wird allerdings nach Maassgabe der Trockenheit und Wärme der Luft bewerkstelligt“.

während z. B. der Wechsel des Klimas, der directer und unmittelbarer die äusseren Theile des Organismus angreift, in diesen grosse Veränderungen hervorrufen kann und umgekehrt.

Dass indessen die Verhältnisse hier wie überall, wo man sich mit den Erscheinungen bei lebenden Wesen bewegt, äusserst complicirt werden und Irrthümer leicht entstehen können bei einer allzu einseitigen Beurtheilung (die übrigens schwerlich vermieden werden kann), ist augenscheinlich. Als einen solchen Irrthum möchte ich Sorauer's Schluss (a. a. O. S. 454) ansehen, den er aus seinen Versuchen mit concentrirten Nährlösungen zieht: „Die Pflanze braucht unter denselben Witterungsverhältnissen in einer concentrirten Nährlösung weniger Wasser aufzunehmen, um das g Trockensubstanz zu bilden, und demgemäss verdunstet auch der Blattfläche bedeutend weniger. Man sieht auch hier wieder, wie wenig begründet die Auffassung der Verdunstung als mechanischen Vorgangs ist, indem dieselbe Blattgrösse unter gleichen äusseren Verhältnissen ganz enorm verschiedene Wassermengen in derselben Zeit aushaucht.“ — Woher weiss man in diesem Falle, dass die Pflanze gleichsam herumtastet und dann erst gewahr wird, dass hier ein kräftiges Gericht aufgetischt wird, von dem es nicht so viel zu sich zu nehmen braucht? Kann man nicht mit eben demselben Rechte Ursache und Wirkung umkehren und behaupten: da das Wasser aus einer concentrirten Lösung bedeutend langsamer verdunstet, so verlangsamt auch die Transspirationströmung, und deshalb kann die Pflanze während derselben Zeit nicht ebenso viel Wasser aufnehmen wie aus einer weniger concentrirten. — Es ist ja auch wahrscheinlich, dass sich die physischen Diffusionserscheinungen bei der Aufnahme der Wurzelhaare von verschiedenen concentrirten Lösungen verschieden verhalten werden. In beiden Fällen hat man es also mit rein äusseren (mechanischen) Ursachen zu thun.

Wenn die äusseren Verhältnisse wirklich von untergeordnetem Einfluss auf die Transspiration wären, so wäre man zu der Annahme berechtigt, dass die inneren ihnen leicht entgegenwirken (oder dieselben ersetzen) könnten. Dies ist aber nicht der Fall. Denn ebenso wenig, wie sich die Thiere ohne Schaden durch innere Wärmeentwicklung gegen eine ungewohnte Kälte schützen können, ebenso wenig können die Pflanzen eine durch übergrosse Feuchtigkeit der Luft herabgesetzte Transspiration durch Wurzeldruck etc. ersetzen.<sup>1)</sup>

1) Vgl. z. B. Kerner a. a. O. I, S. 260: „Bei den meisten grün belaubten Blütenpflanzen ist ein vollständiger, länger dauernder Ersatz der Transpiration durch den Wurzeldruck nicht von Vortheil. Die Erfahrung hat gezeigt, dass

Andererseits darf man aber keineswegs glauben, dass dieselben äusseren Verhältnisse ausschliesslich die Transpiration bedingen<sup>1)</sup>, denn wie sollte man sich dann die Erscheinung erklären können, dass die eine Pflanze sich auf alle erdenkliche Weise gegen ein ungünstiges Klima zu schützen sucht, die andere dagegen nicht? (vgl. z. B. Kjellman, *Ur Polarväxternas lif* S. 479, sowie Volkens eigene Angaben, s. unten, S. 186) und wie soll man sich mit nur einiger Wahrscheinlichkeit in mehreren eigenthümlichen Verhältnissen zurechtfinden können, auf die ich mich jedoch hier nicht näher einlassen kann, wesshalb ich auf die einschlägige Litteratur verweise. Hier mag zur weiteren Verständigung nur noch ein Vergleich aus der uns näher liegenden Thierwelt dienen. Man scheut sich nicht zu sagen, dass die niedrige Temperatur einer Schlange (oder eines Fisches) theils davon abhängt, dass die Haut derselben nicht die Fähigkeit besitzt, eine höhere Temperatur festzuhalten (also eine äussere Ursache), theils davon, dass deren Respirationsorgane, Herz u. s. w. (also innere Ursachen) viel zu unvollkommen sind, als dass sie eine höhere Wärme hervorbringen und dem Körper zuführen könnten. Hätte man keine anderen Beweise, so könnte man aus der Analogie den Schluss ziehen, dass die Transpiration, die für die Pflanzen von so grosser Bedeutung ist, nicht von nur äusseren, rein mechanischen Kräften beeinflusst und von ihnen vermittelt sein könnte.

Nun bestreitet allerdings Volkens, dass die Transpiration für die Pflanzen von so grosser Bedeutung wäre wie man meint, und er stützt seine Behauptung u. a. durch die Folgerung, dass, da z. B. die submersen Gewächse nicht zu transpiriren brauchen, es auch unwahrscheinlich sein muss, dass die Transpiration für andere Pflanzen eine nothwendige Lebensbedingung wäre. Es scheint mir dies etwas grünbelaubte Pflanzen, wenn sie längere Zeit in einem dunstgesättigten Raume gehalten werden, nicht weiterwachsen, sondern krank werden, die Blätter verlieren und zu Grunde gehen, und zwar geschieht diess auch dann, wenn Beleuchtung, Temperatur der Luft und des Bodens, Zusammensetzung und Feuchtigkeitszustand des Erdreiches, kurz alle Lebensbedingungen für die betreffende Pflanze die denkbar günstigsten sind“ etc.

1) Vgl. indessen Volkens: *Zur Kenntniss der Beziehungen etc.*, S. 3, woselbst er sagt: „Die Transpiration der Pflanzen ist ein rein physikalischer Process und in Bezug auf ihre ursächlichen Momente vollkommen der Verdunstung einer freien Wasserfläche an die Seite zu stellen“ etc. Sowie derselbe, *Die Flora etc.*, S. 39, wo es heisst: „Nur wenn man die äusseren Agentien, Wärme und Feuchtigkeit der Luft, als alleinige ursächliche Momente gelten lässt, ist es gestattet, aus der sichtbaren Struktur einer Pflanze auf die Höhe der Verdunstungsintensität zu schliessen.“

Aehnliches zu sein, als wenn jemand behaupten wollte, dass auch andere Thiere ohne wärmeerhaltende Bekleidung leben könnten, da die Schlange es ohne Nachtheil thun kann; und diese letzte Schlussfolgerung wäre vielleicht um so wahrscheinlicher, als der Abstand zwischen der Schlange und den übrigen höheren Thieren (z. B. den Vögeln), sowohl in Bezug auf Lebensweise als auch phylogenetisch gesehen, grösser sein dürfte als der zwischen den submersen und vielen anderen höheren Pflanzen. Ausserdem ist zu beachten, dass sich die submersen Pflanzen wahrscheinlich einen Ersatz für die fehlende Transspiration und die damit in Verbindung stehenden Verhältnisse auf andere Weise verschaffen (vgl. Sachs, *Vorlesungen* S. 297).<sup>1)</sup>

Was den Wassergehalt der Luft und des Bodens, sowie deren Einfluss auf die Transspiration der Pflanzen betrifft, so weiss man aus directen Versuchen, dass die Transspiration unter übrigens gleichen Verhältnissen je nach Vergrösserung des Wassergehaltes der Luft erschwert wird und dass dieselbe in wasserdampfgesättigter Luft höchst unbedeutend ist, wenn auch nicht ganz aufgehört hat. Dass man auch in wassergesättigtem Raume Transspiration hat nachweisen können, hat man u. a. aus dem grösseren Dampfdruck im Inneren der Pflanze erklären wollen, der eine Folge der Eigenwärme derselben wäre.<sup>2)</sup>

Einander widersprechender sind dagegen die Meinungen über den Einfluss gewesen, den der verschiedene Wassergehalt des Bodens auf die Transspiration der Pflanzen übt. Während (nach Burgerstein) Hales, Risler u. a. beobachtet, dass die Transspiration je nach der zunehmenden Feuchtigkeit des Bodens zunahm, sind dagegen Andere, Guettard und Sprengel, entgegengesetzter Ansicht. Sachs hat indessen darauf aufmerksam gemacht, dass es weniger auf die quantitative Wassermenge des Bodens ankommt, als vielmehr auf dessen Fähigkeit, Wasser festzuhalten, welche die aufsaugenden Wurzelzellen überwinden müssen; und ein anderer Verfasser (Fleischer a. a. O. S. IV) sagt: „Dass der Wassergehalt des Bodens einen Einfluss äussere, derart, dass aus nassem Boden mehr

1) Ich will hiermit natürlich durchaus nicht gesagt haben, dass man die Vegetation verschiedener Klimate nicht mit einander vergleichen dürfe, und dass man nicht befugt sei, daraus seinestheils Schlussfolgerungen zu ziehen betreffs der Beschaffenheit des Klimas, denn im Allgemeinen gilt ja die Regel, dass sich die Reaction der Pflanzen gegen äussere klimatische Factoren im Bau der Pflanzen ausdrückt.

2) Vgl. Sachs, *Experimentalphysiologie* S. 226.

Wasser in der Zeiteinheit aufgenommen und auch mehr verdunstet wird als aus trockenem Boden, dass also die Pflanzen die Fähigkeit besitzen, die Transpiration der geringen Wasserzufuhr halber in gewissem Grade einzuschränken, scheint allerseits für selbstverständlich gehalten worden zu sein; wenigstens sind mir vergleichende Versuche über gerade diesen Punkt nicht bekannt; nur hat Sorauer gelegentlich festgestellt, dass Pflanzen (Kirchsämlinge) in Wassercultur auf die gleiche Oberfläche mehr verdunsten als solche in Sandcultivur.“

Soweit ich finden kann, gibt es also keinen Umstand, der mit Bestimmtheit gegen die von mir gegebene Erklärung der Verbreitung gewisser Pflanzen spräche. Beim ersten Anblick könnte es allerdings absurd erscheinen, dass die Pflanzen einen desto wasserreicheren Standort aufsuchen sollten, je feuchter das Klima ist; und umgekehrt: je trockener die Luft ist, je heisser und je weniger beschattet die Sonne scheint und je stärker also die Transpiration wird, desto dürrere und wasserärmere Localitäten sollten sie vorziehen! Aber dasselbe Paradoxon findet man ja in der Natur, z. B. wenn man eine Pflanze aus der Wüste mit einer aus der Mitte eines dichten feuchten Waldes zusammenstellt. Man findet es wieder bei einem Vergleich zwischen Land- und Wasserpflanzen und wenn man die bedeutende Transpiration der ersteren derjenigen der letzteren gegenüberstellt.

Schliesslich sei noch ein Beispiel aus dem Gebiete unserer Culturgewächse angeführt und die Schwierigkeit erwähnt, Topfpflanzen in Wohnzimmern zu erhalten. Durch die dortige hohe Temperatur in Verbindung mit der geringen absoluten Feuchtigkeit der Luft wird die relative Feuchtigkeit der Luft derselben verhältnissmässig unbedeutend, daher die Luft selbst mehr oder weniger trocken. Deshalb verdorren auch gewisse Pflanzen trotz reichlicher Begiessung. Nun ist es aber gerade das Merkwürdige, dass gerade diese reichliche Begiessung am häufigsten der Grund ist jenes Missgedeihens und Aussterbens der Pflanzen, und dass diese am Leben erhalten werden können, wenn man so vorsichtig ist, die Töpfe nur sparsam mit Wasser zu versehen — eine Thatsache, die also mit meiner Ansicht aufs beste übereinstimmt.<sup>1)</sup>

Hinsichtlich der Topfpflanzen dürfte man wohl im Allgemeinen der Meinung sein, dass die erwähnte Erscheinung davon abhängt, dass die Wurzeln bei zu reichlicher Begiessung faulen, indem nicht Luft genug für die Respiration der Wurzeln vorhanden ist u. s. w. (siehe

1) Vgl. Sachs, *Vorlesungen etc.* S. 306 ff.



Sachs, S. 307) — was ich durchaus nicht bestreiten will, noch kann, und es mag wohl möglich sein, dass meine Erklärung keine oder nur untergeordnete Giltigkeit hat. Da ich indessen keinen sicheren Beweis für die andere Meinung kenne, habe ich mich berechtigt geglaubt, meine eigene Ansicht vorzutragen. Ich will diesem Beispiel jedoch keine zu grosse Bedeutung beilegen oder daraus einen Beleg für meine Erklärung der Abhängigkeit der Pflanzen von Transspira-tionsverhältnissen entnehmen, denn von diesem vielmehr unmittelbaren Einfluss kann man wohl mit grösserem Rechte vermuthen, dass er durch mehrere ungünstige Factoren bedingt ist.

Hiermit darf man natürlich nicht das auffälligere Bedürfniss der Begiessung verwechseln, das die Landgewächse an heissen Sommertagen empfinden, ebenso wenig wie man unter allen Umständen den Satz aufrecht halten darf, dass die Pflanzen desto weniger Wasser haben müssen, je trockener und wärmer es ist. Denn man hat genau zu unterscheiden zwischen der tiefer liegenden, mehr inhärenten diesbezüglichen Verschiedenheit zwischen Land- und Wasser- oder Sumpfpflanzen — sei es nun, dass sie durch allmähliche Anpassung dahin gelangt sind, an ihren jetzigen Standörtern zu gedeihen oder nicht — und dem mehr zufälligen, unwesentlichen und übrigens allen Pflanzen gewissermaassen gemeinsamen Bedürfniss nach Begiessung (wie die Thiere Nahrung nöthig haben). Und nur durch eine Verwechslung dieser beiden Dinge erscheint es als ein Widerspruch, dass in Gegenden mit der stärksten Verdunstung (z. B. in Wüsten) die Wasserzufuhr am geringsten ist oder, mit anderen Worten, dass die Wasserversorgung geringer sein muss, je stärker die Verdunstung ist.

Bei einigem Ueberlegen sieht man leicht ein, dass Sorauer's Versuche mit „Durstpflanzen“ (a. a. O. S. 428), die er anstellte um zu untersuchen, ob solche Pflanzen, die an dünnen Localitäten vorkommen (wie die an dünnen Sandhalden wachsende *Pinus austriaca*) bei reichlicherer Wasserversorgung reichlicher transspiriren würden, und die negativ ausgefallen sind, meiner obigen Beweisführung, in welcher ich voraussetze, dass das Verhältniss  $\frac{L}{B}$  einen wenigstens annähernd constanten Werth hat, und dass also die Transspiration dieselbe ist, nicht widersprechen. Denn es lässt sich ja denken, dass in den Sorauer'schen Versuchen auch die Feuchtigkeit der Luft zugenommen hat; wenn nicht, so ist ja anzunehmen, dass innere Ursachen (auf die S. gerade so grosses Gewicht legt) die Transspiration z. Th. gehindert haben können, das für die Pflanze geeignetste Maass zu

überschreiten. — Dass die Verdunstung in der That aber wechseln kann, beweisen Sorauer's eigene Versuche mit Sand- und Wassercultur (s. das Citat oben S. 184).

### Kihlman's und Anderer Deutungsversuche der xerophilen Ausbildung der hydrophilen Pflanzen.

In Bezug auf die Meinungen, die zur Erklärung der xerophilen Ausbildung einiger Sumpfpflanzen hervorgetreten sind und die ich oben (S. 134) kurz wiedergegeben habe, sei hier die wie es scheint am besten begründete derselben, nämlich die von Kihlman, etwas näher ins Auge gefasst. Kihlman macht selbst darauf aufmerksam, dass man gegen seine Theorie einwenden kann: „dass unter den Sumpfpflanzen auch solche auftreten, bei welchen besondere Vorrichtungen zur Verminderung der Transpiration nicht hervortreten“, und als Beispiel derselben führt er *Rubus Chamaemorus* u. a. an, „die trotzdem die windoffensten, ungünstigsten Oertlichkeiten nicht scheuen“; ferner dass man aus südlicheren Gegenden Beispiele von Sumpfpflanzen hat, die xerophil ausgebildet sind (z. B. *Butomus*, *Iris*, *Scirpus*- und *Juncus*-Arten), obgleich Kihlman hier nicht glaubt, dass die Verhältnisse derartig sind, dass ein vermehrter Transpirationsschutz nöthig wäre, wie es der Fall in nördlicheren Gegenden ist (wegen der Windstärke und der Kälte des nassen Bodens). — In dieser Bemerkung, besonders in deren letztem Theil, scheint mir ein grosses Bedenken gegen die Richtigkeit der Erklärung Kihlman's zu liegen. Denn wenn man sich auch vorstellen kann, dass *Rubus Chamaemorus* u. a. sich zu den mit Schutzvorrichtungen versehenen Pflanzen der hochnordischen Sümpfe ebenso verhalten wie mehrere schutzlose Pflanzen (z. B. *Schouwia Schimperii*, *Scopolia nutica*, nach Volkens, *Zur Kenntniss der Beziehungen* etc. S. 32) in trockenen Klimaten zu ihren xerophil ausgebildeten Genossen, so wird es noch schwerer, das Verhältniss von *Butomus* und *Iris* etc. zu erklären. — Kennt man das locale Auftreten dieser Gewächse unter verschiedenen klimatischen Umständen und kann man für deren Ausbildung und Verbreitung dieselbe Erklärung geben, die ich oben für *Ledum palustre* etc. glaublich zu machen gesucht?

Ebenso wenig wie ich jedoch bezweifle, dass es nicht Pflanzen geben könnte, deren xerophile Ausbildung nach der von Kihlman vorgeschlagenen Erklärung aufzufassen wäre, ebenso wenig bestreite ich Schimper's Annahme, dass die javanesischen Strandpflanzen infolge der Concentration des Wassers xerophil ausgebildet wären.

Eine ähnliche Erklärung habe ich für unsere Sumpfpflanzen zu geben versucht. Das Wasser in Mooren und Sümpfen verhält sich allerdings umgekehrt wie das Meerwasser in Bezug auf Salzconcentration, aber es wäre ja denkbar, dass andere diesen Oertlichkeiten eigenthümliche Stoffe hier vorkommen, die einen ähnlichen Einfluss wie das concentrirte Meerwasser ausüben könnten. So hat Burgerstein (*Ueber den Einfluss* etc. S. 25) Versuche mit Huminsubstanzen („Humuskörpern“) gemacht, die er aus dem Boden ausgezogen, und dabei gefunden, „dass sich solche wässerige Humusextracte insofern wie Nährstofflösungen verhielten, als auch sie die Transpiration herabsetzten“. — Indessen ist zu bemerken, was Schimper unter anderen Beweisen für die Richtigkeit seiner Ansicht anführt, dass in den nahegelegenen Süßwassersümpfen (auf Java) die Pflanzen hygrophil entwickelt waren<sup>1)</sup> (im Gegensatz also zu den Strandgewächsen).

Eine fernere Ursache könnte man aus folgender Aeusserung Ebermayer's (*Die gesammte Lehre der Waldstreu* etc. S. 232 ff.) herausfinden: „Humus besitzt unter allen Bodenbestandtheilen nicht bloss das grösste Absorptionsvermögen für Wasserdampf, sondern nimmt auch unter allen am meisten Wasser auf; nach ihm folgt der Thon und Kalkschlamm, während dem Quarzsand diese werthvollen Eigenschaften fast gänzlich abgehen. Bei einem angestellten Versuche absorbirten z. B. 100 Gewichtstheile Sand nur 12,2 g Wasser, 100 Gewichtstheile Torf (Humus) 114,4 g Wasser. Der Humus kann den Wassergehalt des Bodens schon dadurch erhöhen, dass er in Folge seiner porösen Beschaffenheit durch Flächenattraction das Vermögen besitzt, aus der atmosphärischen Luft eine bestimmte Menge zu absorbiren und dasselbe in den tieferen, kühleren Bodenschichten oder während der Nacht in der erkalteten Bodenkrumme zu tropfbar flüssigem Wasser zu verdichten; es ist also wie Kochsalz oder wie Pottasche hygroskopisch, wenn auch in geringerem Grade. . . . Durch die Knop'schen Versuche (Landw. Versuchsstationen V. Bd. S. 110) ist nachgewiesen, dass das Quantum Wassergas, welches irgend ein poröser Körper zu absorbiren und zu kondensiren vermag, unabhängig ist von der relativen Sättigung der Luft mit Wasserdampf und nur abhängt a) von der Beschaffenheit und Natur des porösen Körpers und b) von der jeweiligen Temperatur. Bei niedriger Tem-

---

1) Ob übrigens nicht eine genauere Untersuchung der javanesischen Süßwassersümpfe auch Pflanzen mit xerophiler Ausbildung ergeben würde?

peratur nehmen die porösen Körper mehr Wasserdampf als bei höheren Temperaturgraden auf.“

Wegen solcher Beobachtungen könnte man geneigt sein, die Verbreitung der genannten Pflanzen gerade diesen Umständen zuzuschreiben. Es wäre ja z. B. nicht unglaublich, dass die niedere Temperatur der arktischen Regionen eine viel zu starke Kondensirung des Wassers auf Moorboden (?) herbeiführen könnte und andererseits eine genügende auf anders beschaffenem Boden, so dass er weder zu wenig noch zu viel Wasser hält. Für die Bedeutung einer gleichmässigen Wasserzufuhr der obersten Schicht spricht vielleicht auch das unterirdische System der genannten Pflanzen (wenigstens eines Theiles derselben), das nur in geringer Entfernung von der Oberfläche verläuft und dieser mehr oder weniger parallel, z. B. bei *Pyrola*, bei der Fichte im Gegensatz zur Kiefer.<sup>1)</sup> — Gegen alle diese Erklärungsweisen, sowie gegen noch andere, die man wohl finden könnte, obgleich es unnöthig ist damit noch mehr Raum zu verschwenden, können indessen Anmerkungen gemacht werden, die mir schwer widerlegbar zu sein scheinen.

### Von Pflanzengeographen gegebene Erklärung einiger Verbreitungs-Erscheinungen.

Hinsichtlich der oft ausgesprochenen Ansicht der Pflanzengeographen, dass die Verbreitung der hier erwähnten Pflanzen aus dem Kampf ums Dasein zu erklären wäre, besonders bei dem Eindringen in ein Gebiet oder bei dem Verdrängtwerden aus demselben, habe ich schon (S. 161) meine Bedenken darüber geäußert, will aber dennoch hier etwas näher darauf eingehen.

Die Frage gilt natürlich nicht, ob die Pflanzen von dem gegenseitigen Kampf unberührt sind, der sonst überall in der organischen Natur vorzukommen scheint, sondern vielmehr, ob man das Richtige getroffen, wenn man den hauptsächlichsten Grund der Verbreitungs-

1) Man beachte auch Kerner von Marilaun's (a. a. O. S. 279 ff.) Bericht über das Vorkommen von Pflanzen mit Rollblättern (dieses gilt also auch von *Ledum palustre*), sowie seine Erklärung dieses Blattbaues als eines Mittels, die Spaltöffnungen gegen Benetzung etc. zu schützen. Diese Auffassung ist wohl nicht ganz mit meiner Erklärung unvereinbar, aber wegen der von meiner abweichenden Ansicht über die Verdunstungsverhältnisse des arktischen und des alpinen Klimas, die er zu hegen scheint, steht sie jedenfalls so, wie sich Kerner Ursache und Wirkung vorstellt, mit meiner Auffassung des Hauptcharakters dieser Blätter als für den Transpirationsschutz (= zur Minderung der Verdunstung) ausgebildeter Organe im Widerspruch.

verhältnisse in diesem Gesetze sucht. Im Allgemeinen gibt man keine directe und eingehende Beweise für diese Ansicht, und es ist ja auch deutlich, dass solche schwerlich zu geben sind. Seitdem man aber mit mehr oder weniger Erfolg nachgewiesen, dass Bodenbeschaffenheit u. s. w. für die Erklärung der Pflanzenverbreitung nicht genügen, ist man desto geneigter, in jedem Verbreitungsfalle die Folge eines Kampfes ums Dasein, einer Wanderung wegen geologischer Umwälzungen u. dgl. zu sehen.

Zum Beweise dafür, dass wirklich der Kampf ums Dasein die Pflanzenvertheilung verursacht hat, scheint folgende Angabe bei Blytt (a. a. O. S. 9 Note) zu sprechen: „Arten, welche in der Natur nur an sehr sumpfigen Orten wachsen, werden im botanischen Garten in Christiania in ganz trockenem Boden gezogen und nicht mehr begossen als alle übrigen, gedeihen aber nichtsdestoweniger ausgezeichnet, z. B. *Veronica Beccabunga*, *Anagallis* und *scutellata*, *Carex chordorrhiza*, *Epipactis palustris*, *Naumburgia thyrsiflora* u. m. Die Erklärung liegt darin, dass der Gärtner die Rolle des Sumpfes übernimmt, d. h. die Nebenbuhler fern hält, indem er das Unkraut ausjätet.“

Die Erklärung, die Blytt hier gibt, will ich nicht bestreiten. Die eine Pflanze verhält sich auf die eine Weise, die andere auf die andere. Doch könnte man fragen, ob diese Pflanzen, wenn sie die Wahl gehabt hätten, einen trockneren oder einen feuchteren Ort vorgezogen hätten? Auch wenn sie an trockneren Standorten gut zu gedeihen scheinen, ja auch wenn sie hier noch üppiger schiessen, als an ihren natürlichen Standörtern, so ist damit nicht gesagt, dass erstere Localität wirklich für sie zweckmässiger ist, dass sie sich also dort länger behaupten und eine quantitativ oder qualitativ kräftigere Nachkommenschaft erzeugen könnten. Dass das Gegentheil auch stattfinden kann, dafür liefert der alpine *Aster Amellus* ein Beispiel, welcher, wenn im Flachlande gepflanzt, zwar eine bedeutende vegetative Entwicklung erreicht („*Aster Amelloides*“), aber anderer Verhältnisse halber — wie z. B. wegen der längeren Zeit, die er zur Vollendung seines jährlichen „Lebenscyclus“ gebraucht — muss man ihn doch an letzterem Platze für weniger vorthellhaft entwickelt halten (vgl. Krašan, a. a. O. S. 92). Dasselbe gilt von einem grossen Theile unserer cultivirten Pflanzen, und niemand wird wohl behaupten, dass eine wilde Blume, die in einem Garten gepflanzt, hier üppiger schießt und auf Kosten der Geschlechtsorgane doppelte Blumen entwickelt („ein glänzendes Elend“), oder dass samenlose

Obstsorten u. s. w. ihres Theils besser daran sind als ihre wild wachsenden Verwandten. Solche Erscheinungen sind wohl eher als abnorme pathologische Aeusserungen aufzufassen.

Von der Frage, wesshalb einige Pflanzen das Klima des Stiftes Bergen scheuen, gibt Blytt folgende Erklärung<sup>1)</sup>, die ich hier in der Uebersetzung wiedergebe: „Es kommt mir nicht unwahrscheinlich vor, dass die milden Winter an der Küste von Bergen, wo einige Grad Wärme oft mit Frost wechseln, von dieser Küste alle die Pflanzen fern halten müssen, die schon bei einem verhältnissmässig geringen Wärmegrad zu vegetiren anfangen, während sie zugleich leicht der Beschädigung durch die Kälte ausgesetzt sind. Ich muss jedoch ausdrücklich hinzufügen, dass es nicht meine Absicht ist, diesen Grund für jede einzelne der obengenannten Arten geltend zu machen.“ — Diese Erklärung erscheint allerdings ganz annehmbar, doch lässt sie die Verbreitung dieser Pflanzen im Uebrigen unerklärt, wesshalb sie südlicher in Sümpfen, dagegen auf Bergen und nördlicher auf trockenem Boden etc. auftreten, sofern man nicht annehmen wollte, dass auch das locale Auftreten selbst ebenso zu erklären wäre, d. h. dass man die Sümpfe als gegen Temperaturwechsel (besonders um den Eispunkt herum) geschütztere Localitäten ansehen müsste, was jedoch, so viel ich weiss, Niemand untersucht oder behauptet hat. Eher sollte man das Gegentheil erwarten, da sich das Wasser bei eintretendem Thauwetter in den tieferen Gegenden sammelt und hier bei sinkender Temperatur gefriert und dabei den Boden sowie die Pflanzen lockert und aufreisst. Sollte ich mich aber hierin irren, und wäre ersteres wirklich der Fall, erscheint es merkwürdig, dass die Reaction der Pflanzen gegen continentale und insuläre Klimate in erster Reihe durch einen solchen Umstand bedingt wäre, der doch, verglichen mit dem, was gerade das Charakteristische der verschiedenen Klimate bildet<sup>2)</sup>, wohl nur eine Neben-

1) Blytt, A., *Bidrag til Kundskaben om Vegetationen i den lidt sydfor og under Polarkredsen liggende Del of Norge*. Forh. i Vid. Selsk. Christiania 1871. S. 131. Vgl. Derselbe, *Christianias Omegns Phanerogamer og Bregner*. Universitetsprogram. Christiania 1870, S. 33: „Die Arten, welche die Silurformation vorziehen, fehlen beinahe ohne Ausnahme in den Küstengebieten westlich von Lindesnäs, was zu beweisen scheint, dass sie eine starke Sommerwärme benöthigen.“ Klinggräff a. a. O. S. 70: „Im mittleren und nördlichen Europa dringen nicht wenige Arten östlich weiter nach Norden als westlich, weil sie gelinde Winter und eine verlängerte Vegetationsperiode weniger beanspruchen als sonnenreiche, warme Sommer.“

2) Vgl. Blytt in Engler's Jahrbücher 1882 S. 3 ff., woselbst seine eben citirte Ansicht noch weiter entwickelt wird. — Ueber die klimatischen Verschieden-



sache ist. Ausserdem begegnen einer solchen Deutung andere Schwierigkeiten, wie z. B. die Frage von der xerophilen Ausbildung.

Einige Erklärungsversuche derartiger Verbreitungsverhältnisse findet man u. a. bei Krause, H. L., *Pflanzengeographische Uebersicht der Flora von Mecklenburg*. *Archiv d. Vereins d. Freunde d. Naturgeschichte in Mecklenburg, Güstrow 1884*, S. 23: „Es lässt sich annehmen, dass auf grossen Torfmooren die Temperaturcurve flacher — also dem Seeklima analog — verläuft, als auf dem benachbarten Diluvialboden. Denn Torf ist wie Wasser ein schlechter Wärmeleiter. Nach dieser Anschauung würden die nördlichen Gewächse auf den Torfmooren die Sommertemperaturen weniger fühlen“ etc. — S. 18: „See- und Continentalklima sind es nicht allein, welche Vegetationslinien bedingen. Es gibt eine Anzahl von Gewächsen, die an der Küste gedeihen, von der norddeutschen Ebene aber ausgeschlossen sind. Hier ist es nicht der kalte Winter, sondern der warme Sommer des Binnenlandes, der die Arten an die Küste drängt. Sie haben ihr Verbreitungsgebiet im Norden und erreichen bei uns eine Südwestgrenze. Ein Theil von ihnen tritt südlich wieder auf, aber auf der Höhe der Gebirge, wo sie gleichfalls eine niedrige Temperatur finden, z. B. *Primula farinosa*.“ — S. 31: „Den hohen Feuchtigkeitsgrad der Luft hat die Küste mit den Gebirgen gemeinsam. Eine Anzahl von Pflanzen sind dementsprechend den Gebirgen und der Küste gemeinsam. *Hippophaë rhamnoides* L. kommt an der Küste mit Unterbrechungen von Borkum bis Preussen und in den Alpen vor, von letzteren längs der Ströme in die Ebene vordringend. Die Feuchtigkeit der Luft kann es allein sein, welche eine solche Verbreitung bedingt, wie wir sie bei *Hippophaë* sehen.“ — S. ferner S. 32 über *Plantago maritima* und *Cochlearia officinalis*, denen in den Alpen *Plantago alpina* bezw. *Cochlearia pyrenaica* (Kalipflanzen?) entsprechen, sowie über in Gärten gezogene Pflanzen, die sonst nur am Meeresstrande vorkommen, wie *Crambe maritima*, *Cakile maritima*, *Lathyrus maritimus*, bei welchen Krause annimmt, dass es die feuchte Luft des Meeresstrandes sei, die es ihnen ermögliche, hier in dem trockenen Sande der Dünen zu wachsen, der wiederum andere Gewächse ausschliesse.

Von besonderem Interesse für die von mir berührten Fragen ist folgende Aeusserung von Blytt (in Engler's Jahrbücher 1882 S. 10): „Continentale Arten, welche in den südöstlichen Gegenden des Landes ohne Unterschied auf Kalk, Gneis, Porphy, Schiefer u. s. w. wachsen, sind oft in den westlichen und nördlichen Landestheilen an den trocknen, warmen Kalk gebunden, wie denn eine Menge von Arten ihre Nordgrenzen und ihre Höhegrenzen auf Kalk haben. Umgekehrt findet man aber auch auf der feuchten Westküste

heiten siehe oben S. 164. Vgl. auch oben S. 146 und S. 147, aus denen hervorgeht, dass die arktischen Pflanzen keineswegs immer von einer Schneedecke geschützt sind, sowie über das Vorkommen von gelinden Wintern auch in den hochnordischen Regionen. Hiermit will ich jedoch nicht behauptet haben, dass nicht die wahrscheinlich häufigeren Wechsel zwischen Frost und Aufthauen in südlicheren Gegenden der in dieser Beziehung empfindlichen nordischen Pflanzen verderbender sein können.

oft sogar Sumpfpflanzen auf steilen Bergabhängen und auf Steingeröll, wo sie in einem trockenen Klima unmöglich wachsen könnten. So habe ich an der Küste von Bergens Stift *Alnus glutinosa*, *Molinia caerulea*, *Succisa pratensis*, *Myrtillus uliginosa*, *Pinguicula vulgaris*, *Tricophorum caespitosum* auf steilen Bergen und auf Schutthalden wachsend gefunden, ja was noch mehr sagen will, man findet in unseren feuchten Küstengegenden nicht selten noch dazu mächtige Torflager, welche sich über Hügel und Abhänge hin ausstrecken.“ — Aehnliche Beobachtungen habe ich in weit mehr continentalen Gegenden von Skandinavien gemacht, als es die norwegische Westküste ist. So habe ich in der Provinz Wermland nicht selten *Sphagnum*-Bestände<sup>1)</sup> von grösserer oder geringerer Ausbreitung sowohl auf Gebirgskämmen als an den Seiten der Berge entlang angetroffen, wobei es auffallend ist, dass gerade die steilsten Abhänge die an solchen wasserliebenden Pflanzen reichste Vegetation besitzen. An solchen Bergwänden, wo man nur mit der grössten Schwierigkeit und mit gelegentlicher Hülfe von Baumästen u. ä. hinaufklettern kann, trifft man ausser mehreren Leber- und Blattmoosen, die sonst in Sümpfen oder anderen feuchten Standorten zu finden sind, auch phanerogame Sumpfpflanzen, wie einige *Eriophora*, *Carices* und *Gramineen*, hier und da zwischen den Mooshügeln (besonders Torfmoos) oder an anderen geeigneten Stellen an. Nun sieht man indessen, wie an solchen steilen Abhängen das Wasser beinahe unaufhörlich hinabrieselt oder hinabtröpfelt, wodurch der Pflanzenwuchs eine continuirliche und gleichmässige Feuchtigkeit erhält. Doch dürfte auch hier die Wasserarmuth in Perioden von anhaltender Dürre um so grösser werden, wesshalb derartige Localitäten hauptsächlich für Pflanzen passen werden, welche ein gelegentliches starkes Eintrocknen vertragen können (z. B. Moose). Dass aber überhaupt solche Standorte, von denen man meinen sollte, dass sie vor allen anderen trocken und für wasserliebende Pflanzen ungeeignet wären, thatsächlich dennoch in Bezug auf Wasserversorgung den gewöhnlichen Tieflandversumpfungen nahekommen, dürfte seine Ursache in der Bildung von Spalten und Rissen im Gestein haben, wodurch das Wasser von entfernteren Punkten hierher geleitet wird und so eine Art Quellader entsteht. Da ich indessen ähnliche Erscheinungen auch hoch oben nahe an der Spitze einiger Berge beobachtet habe, die ausserdem auf der eigentlichen Spitze keine wassergefüllten Ver-

1) Nicht nur *Sphagnum compactum* DC. (= *rigidum* Schimp.), das oft hier und da auf Felsenplatten u. s. w. vorkommt, sondern auch andere Arten, die man sonst gewöhnlich in Sümpfen antrifft.

tiefungen hatten, scheint es, dass diese Erklärung nicht genügt, sondern vielleicht in den Erdschichten der Spalten und Baumwurzeln etc., sowie besonders in den kryptogamen Beständen (Moosen und Flechten) zu suchen ist, die an der höchsten Spitze des Berges anfangen und an den Seiten desselben entlang wachsen. Bei atmosphärischen Niederschlägen sammelt sich hier eine verhältnissmässig grosse Menge Wasser, das dann allmählich abgegeben wird und hinunterfliessend auf diese Weise der tieferwachsenden Vegetation nach und nach zu gute kommt, und so weiter der Reihe nach. Es scheint desshalb nicht unwahrscheinlich, dass die Wasserversorgung der Pflanzen aus dem Boden an solchen Localitäten auf diese Weise nicht nur grösser ist als an den weniger abschüssigen Seiten des Berges, sondern sogar grösser sein kann als auf niederem ebenem Boden mit tiefer Erdschicht — wenigstens unter der Voraussetzung, dass der Boden weder eine solche Neigung, noch eine solche Lage besitzt, dass Wasser von anderen Seiten zufließen oder durchströmen kann, sowie dass das Wurzelsystem der Pflanzen nicht zu tief hinunterdringt. Denn eine hier wachsende Pflanze bekommt eine ebenso grosse oder meinetwegen noch grössere Regenmenge, als sie oben auf dem Berge erhalten würde, aber sie hat nicht Zeit, all dieses Wasser zu verwerthen oder besser gesagt, sie kann keinen Gebrauch davon machen während der relativ kurzen Dauer, da es zu ihrer Verfügung steht. Dem Gesetze der Schwere gehorchend dringt nämlich das Wasser mehr oder weniger senkrecht durch den Boden, und nur so viel bleibt, als derselbe absorbiren kann. Daher wird diese Wassermenge immer kleiner bis zum nächsten Niederschlag. Auf dem Berge dagegen wird wahrscheinlich theils mehr Wasser aufgespeichert durch die reichlich wasseraufsaugende Moosvegetation, theils auch das Eindringen des mechanisch zurückgehaltenen Wassers (das zwischen Aesten, Blättern etc. zurückbleibt) infolge der oft unterbrochenen Continuität der Leitung erschwert, da das nackte Gestein zwischen den einzelnen Beständen die Weiterleitung des Wassers verhindert; und theils schliesslich verschwindet dieses Wasser nicht direct in die Erde, sondern kommt erst dem einen Bestande nach dem andern zu gute, indem es während einer längeren Zeit nur tropfenweise ausportionirt wird. Die höher gelegenen Matten von Moos, Flechten etc. dienen also als Wasserbehälter, die während einer verhältnissmässig langen Zeit im Stande sind, die tiefer wachsenden Pflanzen mit Wasser zu versorgen, und der nächste Regenschauer füllt dies Reservoir von neuem. Und so behält die Vegetation etwas unterhalb

der Spitze des Berges bis zum Fusse desselben eine gleichmässige Feuchtigkeit, während auf anderen Seiten des Berges, die eine schwächere Neigung haben, das Wasser mehr oder weniger schnell durch die Ritzen verschwindet und auf diese Weise ohne Nutzen für die nächststehende Vegetation verloren geht.<sup>1)</sup>

Ein Umstand und vielleicht der wichtigste, der indessen nicht ausser Acht gelassen werden darf, ist die Fähigkeit einiger Pflanzen, Wasser aus der Luft zu holen. Besonders zeichnen sich in dieser Beziehung die Sphagnaceen aus (vgl. Kerner, Pflanzenleben I, S. 202 ff.). Ihre Condensirung des in der Luft befindlichen Wasserdampfes dürfte für die Bewahrung der Bodenfeuchtigkeit von grosser Bedeutung sein und dadurch auch für die Möglichkeit des Auftretens und Gedeihens von solchen Pflanzen, die von einem grösseren Wassergehalte des Substrats abhängig sind. Besonders dürfte dieser Umstand berücksichtigt werden müssen bei der Erklärung der von Blytt erwähnten Verhältnisse an der an Niederschlag reichen und daher wahrscheinlich durch grosse Luftfeuchtigkeit ausgezeichneten norwegischen Westküste (um Bergen)<sup>2)</sup>.

Die Beobachtung, die Schimper in Bezug auf Epiphyten gemacht, dürfte diesen Thatsachen nahekommen. Er sagt nämlich<sup>3)</sup>: „Dass die in den feuchten Wäldern nur als Epiphyten gedeihenden Gewächse in der alpinen Region ebenso ausschliessliche Bodenpflanzen werden, eine Erscheinung, die ich auch in den Bergen Brasiliens beobachtete, ist vollkommen begreiflich, da dieselben, entsprechend der Beschaffenheit des Substrats, Schutzmittel gegen Transpiration besitzen.“ — Nun weiss man indessen, dass wenigstens ein Theil der epiphyten Pflanzen besonders gut construiert ist, entweder um Wasser direct aus der Luft zu holen, oder um Wasserdampf zu condensiren<sup>4)</sup>, und desshalb scheinen solche Fälle nicht mit den oben

1) Man vergleiche hiermit die wichtige Aufgabe der Untervegetation (bes. Moose) unserer Wälder, die erste zu sein, die den Niederschlag sammelt und dann allmählich vertheilt. Wird der Wald umgehauen, so entstehen als indirecte Folge, wie eine traurige Erfahrung lehrt, nach reichlichem Niederschlag mehr oder minder verheerende Ueberschwemmungen.

2) Siehe Nachtrag.

3) Schimper, a. a. O. S. 1053. Vgl. Schimper's Auffassung des alpinen Klimas als eines trockenem.

4) Vgl. Schimper, A. F. W., *Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten*. Botan. Centralblatt 1884. — Kerner, *Pflanzenleben*, I, S. 203 ff. — Goebel (a. a. O. I, S. 188) bestreitet indessen die Fähigkeit dieser Pflanzen, Wasserdampf zu condensiren, aber wenn sie Vorrath an Wasser in flüssiger Form besitzen, dürfte auch jene Eigenschaft entbehrlich sein.

gegebenen Voraussetzungen bei den C-Pflanzen zu stimmen, bei denen man, so viel ich weiss, keine derartigen Vorrichtungen kennt, sondern annehmen muss, dass sie hierin nicht von der allgemeinen Regel abweichen, d. h. dass sie das Wasser nur aus dem Boden holen können.

Inwiefern nun die Erklärung dieser Verhältnisse, die ich hier besonders in Bezug auf das von Blytt erwähnte Vorkommen von Sumpfpflanzen auf Bergen u. s. w. in der an der norwegischen Westküste zu geben versucht habe, die richtige ist oder nicht, muss dahingestellt bleiben. Für dergleichen Fälle, die der oben gegebenen Deutung der Verbreitung einiger Pflanzen zu widersprechen scheinen, verweise ich auf das früher (S. 166 ff.) Gesagte und möchte hier nur kurz und andeutungsweise eines Umstandes hinzufügen, dessen nähere Untersuchung von grossem Interesse sein dürfte.

Wenn man nämlich die von Blytt zusammengetragenen Pflanzenlisten über die Elemente der norwegischen Flora durchsieht, so findet man, dass unter den subarktischen Pflanzen, nicht, wie man annehmen sollte, eine Auswahl der an den trockensten Localitäten vorkommenden die Küste meiden, sondern (eher) diejenigen, welche an den feuchtesten Standorten wachsen (vgl. oben S. 142). Nun sagt Blytt in seiner Schrift (Engler's Jahrbücher S. 6) von der subarktischen Flora: „In ihrer Gesammtheit betrachtet, trägt dieselbe einen insulären Charakter, denn ihre Arten scheuen in der Regel das Küstenklima nicht oder lieben zum grossen Theil sogar feuchte Standorte.“ — Soll man daher in dem feuchten Standort einen insulären Charakter in Bezug auf Pflanzen erblicken? Wenigstens in diesem Falle scheint dies nicht berechtigt zu sein, und wenn wir nachsehen, wie es sich mit der atlantischen und subatlantischen Flora verhält, von denen letztere „wie die atlantische eine Feuchtigkeit liebende ist“, so wird man finden, dass gerade die durch ihre Verbreitung ausgeprägtesten atlantischen Arten<sup>1)</sup> — ausser den wahren Wassergewächsen, sowie denen, die an die unmittelbare Nähe des Meeres gebunden sind (Meerstrandpflanzen) — wie *Erica cinerea*, *Genista anglica*, *Ilex aquifolium* u. s. w., und die man vor anderen als insuläre Pflanzen anzusehen Ursache haben könnte, an entschieden trockenen Standorten vorkommen.

Was nun die *borealen* und *subborealen* Gruppen betrifft — von denen es mit Beziehung auf die Repräsentanten der ersteren heisst: „Die meisten sind seltener oder fehlen gänzlich an den offenen feuchten

1) Vgl. Kjellman, *Öfvertryck efter föreläsningar* etc. S. 22: „Ilex-Pflanzen.“

Meeresküsten im Stifte Bergen“, und mit Beziehung auf die der letzteren: „Diese Flora hat wie die boreale ein continentales Gepräge“ —, scheint dagegen die continentalere (trocknere) Eigenschaft sowohl des Bodens wie die der Luft kennzeichnend zu sein, denn der grösste Theil derselben ist an einen trockenen Boden gebunden. — Wie indessen diese verschiedenartigen Pflanzen in Bezug auf Standorts- und Klimaverhältnisse zu betrachten sind, und besonders ob man befugt sein könnte, eine Erklärung in ihrer anatomischen Bildung etc. zu suchen, also denselben Weg zu betreten, den ich oben für die C-Pflanzen vorgeschlagen, müssen fernere Untersuchungen entscheiden.

Bei Vergleichung der Flora von Grönland, Island, Norwegens Westküste und anderen Gegenden ergeben sich einige Unterschiede, auf die u. a. Warming aufmerksam gemacht hat. Ob man indessen anzunehmen hat, dass diese Unterschiede zunächst von klimatischen Umständen abhängen oder von Verbreitungsverhältnissen infolge urzeitiger Landverbindung oder von anderen Ursachen, dürfte ungewiss sein. Das Wahrscheinlichste ist wohl, dass viele Ursachen zusammengewirkt haben, und dass bei der einen Art der eine Umstand, bei der anderen der andere das Uebergewicht gehabt hat und maassgebend gewesen ist. Einige Eigenthümlichkeiten dieser Verbreitung mögen jedoch hier erwähnt werden, da sie mit den oben behandelten Fällen in naher Beziehung zu stehen scheinen, wesshalb sich auch die nämliche Erklärung denken lässt.

Aus den Tabellen, die Warming über den Niederschlag auf Island, in Grönland und in Norwegen gegeben, erlaube ich mir folgenden Auszug über den jährlichen Niederschlag in mm wiederzugeben<sup>1)</sup>:

Island	{	Stykkisholm . . . 635	Norwegen	{	Bergen . . . . . 1724
		Berufjord . . . 1142			Aalesund . . . . . 1090
		Grimsey . . . . . 407			Christianssund . . . 891
Grönland	{	Ivigut . . . . . 1145,5		{	Tromsö . . . . . 941
		Godthaab . . . . 621,7			Alten . . . . . 274
		Jakobshavn . . . 218,9			Karasjok . . . . . 358
		Upervnik . . . . . 237,2			

Man ersieht hieraus eine sehr grosse Uebereinstimmung der Regenmenge von Island, Südgrönland und Norwegens Westküste. Aus den Pflanzenlisten (siehe Warming, S. 17, 186 u. ö.) geht hervor, um uns nur an die C-Pflanzen zu halten, dass viele von ihnen

1) Warming, a. a. O. S. 22 f. Diese Tabellen sind ursprünglich dem Meteorologischen Institut in Kopenhagen entnommen. Eine nähere Darstellung während der verschiedenen Monate findet man bei Warming.



in Grönland und auf Island fehlen, wie *Viola biflora*, *Trollius europaeus*, *Carex chordorrhiza* und *Buxbaumii*, *Hierochloa borealis*.<sup>1)</sup> Einige Pflanzen dieser Kategorie fehlen in Grönland, sind aber auf Island mehr oder weniger gemein, z. B. *Galium boreale*, *Salix phylicifolia*. Dass aber ein Vergleich der Floren dieser Gebiete, als Ganzes betrachtet, hinken muss, lässt sich leicht denken, wenn man einen Blick auf die obigen Tabellenauszüge wirft, aus denen der grosse Unterschied zwischen den verschiedenen Theilen desselben grösseren Gebietes, z. B. zwischen Süd- und Nordgrönland, hervorgeht. Die Regenmenge von Island ist allerdings verhältnissmässig gross und in Berufjord beträgt sie ungefähr so viel wie in Ivigtut auf Grönland. Wollte man nur darnach urtheilen, würde indessen Island weniger insular sein als das südlichste Grönland. Berücksichtigt man ferner die steten und starken Stürme von Island<sup>2)</sup>, so muss der Verdunstungseffect hier relativ gross und das Klima in dieser Beziehung ein continentaleres werden. Hat man hierin den Grund dafür zu suchen, dass *Galium boreale* auf Island „recht gemein“ und *Salix phylicifolia* „gemein“ sein können?

1) Natürlich gibt es auch andere skandinavische Pflanzen, die der norwegischen Westküste fehlen und die man auch nicht in Grönland oder Island angetroffen. Ich beabsichtige jedoch hier, nur einige Andeutungen zu geben, auch brauche ich nicht darauf aufmerksam zu machen, dass meine Erklärungen einen sehr einseitigen Charakter besitzen. Ich habe nämlich nicht Gelegenheit gehabt, hierbei die Erfahrungen zu berücksichtigen, die man in Bezug auf die historische Entwicklung, Wanderungen etc. hat machen können. — Auf dem Gebirge sind übrigens die Verhältnisse anders als auf dem Flachlande und auf jenem treten auch hauptsächlich einige Arten wie *Betula nana* auf (Grönlund, Ch., *Karakteristik af Planteraearten paa Island, sammenlignet med Floraen i flere andre Lande*. In: *Festskrift i anledning af den naturhistoriske Forenings Bestaaen fra 1833—1883, Kjöbenhavn 1890, S. 135*). Uebrigens dürften die Verhältnisse in arktischen Gegenden (Island und südlichstes Grönland gehören nicht zur arktischen Zone) wie auch in alpinen Zonen an benachbarten Localitäten wegen verschiedener Exposition u. s. w. bedeutend differiren können. Darauf deutet der Umstand, dass ein Theil unserer Sumpfpflanzen in diesen Gegenden sowohl an trockenen als auch an feuchten Stellen vorkommen können, und vielleicht ist es dieselbe Ursache, die die grosse Abwechslung in der Blattgrösse veranlasst, wie sie Warming bei *Andromeda polifolia* und besonders bei *Ledum* erwähnt.

2) Vgl. Klinggräff, a. a. O. S. 88: „Es gibt bekanntlich wenig so windreiche Gegenden auf der Erde wie Island, wo die Luft in steter und meist bedeutender Bewegung ist, und wo die Winde sich sehr oft zu so rasenden Stürmen steigern, dass jeder Verkehr im Freien unmöglich wird. Daher das sehr bezeichnende Scherzwort, dass der Isländer diejenigen Tage „windstille“ nenne, an denen der Wind nicht so stark ist, dass er ihm die Mütze „vom Kopfe reisst“. — Vielleicht liegt hierin die Erklärung jener Erscheinung, dass einige Pflanzen, wie *Ledum palustre*, auf dieser baumlosen Insel fehlen oder nur spärlich vorkommen.

Was besonders die Verbreitung der Birken betrifft, erlaube ich mir Folgendes aus Warming (a. a. O. S. 24) in deutscher Uebersetzung anzuführen: „Dass es klimatische Uebereinstimmungen sind, welche den Birkenwald an die äusserste Grenze der Baumvegetation sowohl in Grönland als auch auf Island und in Skandinavien gestellt haben, darüber hege ich keinen Zweifel. Die Birke ist offenbar ein sehr genügsamer Baum, der sehr viel Feuchtigkeit sowohl der Luft als auch des Bodens vertragen und der gut in der mehr feuchten als warmen Luft eines insulären Klimas gedeihen kann. Deshalb gedeiht sie in den drei genannten Ländern; nimmt aber die Luftfeuchtigkeit ab und die Kälte zu, so weicht die Birke zurück und unterliegt im Kampfe mit den Nadelhölzern. So weicht sie denn vor diesen zurück im nördlichen Russland vom Weissen Meer an und durch ganz Sibirien und Nordamerika. Wahrscheinlich dürften in diesen Gegenden ein continentales Klima, geringere Luftfeuchtigkeit und kalte, aus dem Eismeer wehende Winde der Grund sein, dass sie der Fichte und der Lärche gegenüber nicht mehr bestehen kann und dass sie erst südlich von der Nordgrenze derselben und an deren Leeseite Kraft genug erhält, ihren Platz zu behaupten.“

Mit Beziehung hierauf sei auch folgender Auszug aus Klinggräff (a. a. O. S. 73) wiedergegeben: „*Abies excelsa* Poir. bleibt auf dem skandinavischen Gebirge unter der Birke zurück, während sie auf den Alpen bis zur Baumgrenze aufsteigt und diese grösstentheils selbst bildet, da *Pinus Cembra* L. und *Larix europaea* DC. dort nur local auftreten. Aber auch die Birke ist auf den Alpen ein seltener Baum und mag aus diesem Grunde nur selten an der Grenze des Baumwuchses bemerkt werden. Martius (Grisebach, *Die Vegetation der Erde*, I, S. 546) fand auf der Grimsel, im Berner Oberlande, die Birke bis 6080 Fuss aufwärts und nur unter der Zirbelkiefer etwa 400 Fuss zurückbleibend, während hier die Tanne nur bis etwa 5000 Fuss reichte, die aber sonst in den Alpen auch bis 6000 Fuss und darüber aufsteigt. Es haben hier vielleicht Tanne und Birke gleiche Höhengrenzen, und die letztere kommt, wegen ihrer Seltenheit, nur wenig zur Geltung, während sie im westlichen Skandinavien das Seeklima besser gedeihen und höher als die Tanne auf das Gebirge steigen lässt. Aber auch unter der Kiefer bleibt *Abies* in Norwegen<sup>1)</sup> noch zurück. Denn nächst *Betula* geht hier *Pinus*

1) Ebenso verhält es sich auf den schwedischen Gebirgen, wo die Fichte nur ausnahmsweise höher steigt als die Kiefer, wie auf dem Zwickjock-Gebirge und auf der Åreskutan (vgl. Nyman, a. a. O. II, S. 284).

*silvestris* am weitesten nach Norden und am höchsten auf das Gebirge.“ . . . „Aber anderseits geht auf den Alpen, wo *Abies excelsa* gewöhnlich die Baumgrenze bildet, die Kiefer an einigen Stellen, z. B. auf der Gemmi, nach Mohl, eben so hoch wie Tanne, bis 6400 Fuss, und zwar nicht im verkrüppelten Zustande, sondern als aufrechter Baum. Ja, auf den Centralpyrenäen steigt die Kiefer sogar höher hinauf wie die Tanne und bildet dort die Baumgrenze, während sie dann wieder auf den nicht sehr entfernten Gebirgen der Auvergne, wo *Abies excelsa* Poir. ganz fehlt, selbst unter *A. pectinata* DC. zurückbleibt.“

Ueber die Ursache dieser Erscheinung sagt Klinggräff (S. 74): „Wahrscheinlich bedingen Bodenverhältnisse diese verschiedene verticale Anordnung der Kiefer und der Tanne, wobei dann freilich auffallend bleibt, dass *Pinus silvestris* von weiten Strecken des ebenen Mitteleuropas, wo doch hin und wieder ein ihr zusagender Boden vorhanden zu sein scheint, ganz ausgeschlossen ist. Es ist kein Grund ersichtlich, warum sie in den Ebenen Britanniens und Frankreichs so durchweg fehlt, warum sie in Dänemark fehlt, wo sie überdies in früherer Zeit vorhanden war, wie ihre in den dortigen Waldmooren lagernden Stämme beweisen“ etc.

Wenn ich die für ähnliche Verbreitungserscheinungen von mir gegebene Erklärung hier anwende, so würde dieses eigenthümliche Auftreten von Kiefer, Fichte und Birke in verschiedenen Gegenden von verschiedenem Gleichgewichtsverhältniss zwischen Luft- und Bodenfeuchtigkeit abhängen. Wenn man in einigen Gebieten, wo z. B. die Kiefer fehlt, allerdings einen „ihr zusagenden Boden“ findet, so hat man dennoch ein gutes Recht anzunehmen, dass die Beschaffenheit der Luft weniger zusagend ist. Da nun die Kiefer auf dem norwegischen Gebirge höher steigt als die Fichte, und umgekehrt auf den Alpen, da ferner die Birke hier selten ist, während sie in ersterer Gegend die Baumgrenze bildet, scheint dieses gut zu der von mir vorgeschlagenen Erklärung zu stimmen, denn die atmosphärische Feuchtigkeit muss wohl grösser (oder vielleicht besser gesagt die Evaporationskraft kleiner) sein an der niedrigeren Grenze des Baumwuchses in Skandinavien als an der höher gelegenen der südeuropäischen Gebirge.

Was die alpine Frage betrifft, verweise ich auf den im Folgenden enthaltenen Versuch einer Lösung derselben. Hier möchte ich indessen darauf aufmerksam machen, dass die oben vorgeschlagene Erklärung dem, was Klinggräff (a. a. O. S. 77) nach Kerner anführt, ganz zu widersprechen scheint: „Denn wie Kerner (*Das Pflanzenleben*

der Donauländer S. 247) mit Recht bemerkt, setzt in den Alpen-  
 gegenden weniger die von der Höhe gegen die Ebene zunehmende  
 Wärme, als die Abnahme der Feuchtigkeit den meisten Alpenpflanzen  
 eine Grenze, über welche thalabwärts sie nicht mehr fortzukommen  
 vermögen, und es erscheint darum auch in den Alpengegenden in  
 niedrigeren Regionen eine alpine Vegetation, wenn ihre Feuchtigkeits-  
 verhältnisse, durch örtliche Umstände bedingt, denen der alpinen  
 Region ähnlich sind.“ — Man darf wohl annehmen, dass, wenn  
 Klinggräff hier von „Feuchtigkeitsverhältnissen“ redet, er darunter  
 die des Bodens versteht. Da es aber wenigstens für einige Pflanzen,  
 die sowohl auf Alpen als im Tiefland auftreten, gerade charakteristisch  
 ist, dass erstere an trockenen und letztere an feuchten Oertlichkeiten  
 wachsen, so wird man, wenn man diesen Gedanken vor Augen hat,  
 finden, dass dies mit meinen vorher und nachstehend ausgesprochenen  
 Ansichten aufs Beste übereinstimmt.

Kerner (a. a. O.) sagt dagegen über die Flora am Ufer des  
 Achensees: „Als die wichtigste Ursache dieses tiefen Herabgehens  
 der alpinen Vegetation ist unstreitig die Wassermasse des Sees an-  
 zusehen, durch deren Einfluss die Uferflora fortwährend in einer  
 feuchten Atmosphäre erhalten wird.“ Und ferner geht aus der Fort-  
 setzung hervor, dass Kerner vorzugsweise (?) an die Feuchtigkeit  
 der Luft gedacht hat. Vergleicht man aber die Localitäten, die  
 Kerner besonders als durch grosse Luftfeuchtigkeit ausgezeichnete  
 nennt, mit der darauffolgenden Darstellung, möchte man wirklich be-  
 zweifeln, ob wirklich die Luft, die um „die Wände steil eingeschnittener  
 Bergschluchten, welche bis tief in den Hochsommer hinein mit den  
 Schneemassen der Lawinen angefüllt sind“, schwebt, so reich an  
 Feuchtigkeit ist wie andere Stellen von derselben Höhe (siehe unten  
 die Beobachtungen von Leist in der Nähe des Steinlimmi-  
 Gletschers, die Untersuchungen von Dufour und Forel etc.). —  
 Vergleiche ferner „die Ufergebiete tiefer Alpenseen“ mit der von  
 Schimper u. m. A. erwähnten Thatsache, dass mehrere Alpen-  
 gewächse an der Meeresküste vorkommen, sowie seine Erklärung  
 derselben. — Ferner: „Die kühlen schattigen Tobel, in welchen Bäche  
 und Wasserfälle schäumend und brausend zwischen Felsblöcken sich  
 durcharbeiten und die Umgebung weithin mit feinem Sprühregen  
 befeuchten“ etc. — Wegen derartiger Oertlichkeiten will ich nur auf  
 die bekannte Thatsache aufmerksam machen, dass alpine Pflanzen  
 leicht durch Giessbäche bis ins Tiefland hinabkommen und oft  
 in deren unmittelbarer Nähe angetroffen werden, wo sie kürzere oder

längere Zeit bestehen, um dann ebenso wie andere Pflanzen, die in ungewohnte Verhältnisse gerathen, früher oder später zu Grunde zu gehen oder von neuen Einwanderern ersetzt zu werden.

Man hat bemerkt, dass alpine, im Tiefland gezogene Pflanzen eine reichliche Begiessung fordern, um nicht zu verdörren, und dies ist zum Beweis dafür angeführt worden, dass in alpinen Gegenden eine grosse Feuchtigkeit herrschen sollte. Man beachte aber folgende Aeusserung Christ's<sup>1)</sup>, aus der hervorgeht, dass der Grund hierfür wahrscheinlich anderswo zu suchen ist: „Darum vergeilen auch so leicht die polsterförmigen Hochalpenarten, wenn sie in die Tiefe versetzt werden; sie verfallen der Erschöpfung, die ihnen das plötzliche, gesteigerte Wachsthum während der warmen Nächte zuzieht: sie verlängern anfangs alle ihre Theile in ungewöhnlicher, krankhafter Weise und welken hin.“ — An hochgelegenen Standorten dagegen dient ihnen die dortige niedrige Temperatur zum Schutz in dieser Beziehung, wie Christ meint. — Diese Erklärung dürfte auch für die arktischen Pflanzen zutreffen, und für diesen Fall möchte man vielleicht geneigt sein, in diesem Umstand die Erklärung für das locale Auftreten im Tiefland sowohl von alpinen als auch von arktischen Pflanzen zu suchen.

Was nun die nach Klinggräff citirten Abweichungen in der Verbreitung der Bäume in dem alpinen Gebiet betrifft, so könnte man, wenn man bedenkt, wie sehr die klimatischen Verhältnisse, besonders die Feuchtigkeit, sowohl auf verschiedenen Bergen als auch auf verschiedenen Seiten oder in verschiedenen Localitäten desselben Gebirges (s. folgenden Abschnitt) wechseln, Ursache haben zu vermuthen, dass der Grund dieser eigenthümlichen Verbreitung gerade hierin liegen könnte. Daher müssen die Grimsel im Berner Oberland, wo die Fichte vor der Birke zurücktreten muss, die Gemmi, wo Kiefer und Fichte gleich hoch gehen, die Centralpyrenäen, wo die Kiefer höher steigt als die Fichte, und die Berge der Auvergne, wo die Fichte durchweg fehlt (nach Klinggräff), ein feuchteres (insulärereres) Klima besitzen als die übrigen Alpengegenden, und die dortigen Verhältnisse daher den norwegischen näher kommen. Alles natürlich unter der Voraussetzung, dass in den genannten Gebieten keine anderen Factoren eingewirkt haben (s. oben S. 163).

Nachdem Obiges geschrieben war, habe ich mir in dem Meteorologischen Central-Institut zu Stockholm nähere Aufschlüsse über die Niederschlagverhältnisse der genannten Gegenden zu verschaffen gesucht.

1) *Pflanzenleben der Schweiz*, 1879, S. 260.

Aus den zuletzt erschienenen *Annalen der schweizerischen Meteorologischen Central-Anstalt* (1889) geht aus den Regenkarten hervor, dass die Gemmi und die Grimsel beide innerhalb oder auf der Grenze eines Gebietes liegen, das als „unsicher mangels an Beobachtungen“ bezeichnet wird. Aber ungefähr über erstere ist die Linie gezogen, die einen Niederschlag von 1500 mm angibt, und in der Nähe der letzteren verläuft die Linie von 1750 mm. Es gibt jedoch in der Schweiz andere Punkte, die einen noch grösseren Niederschlag besitzen, ob aber die Fichte hier vorkommt, weiss ich nicht, obgleich es sich ja denken lässt, dass die Verdunstung wegen einer höheren Lage oder anderer Umstände verhältnissmässig stärker sein und daher die Fichte hier gedeihen kann (?).

Nach den *Annales du Bureau Central Météorologique de France*, publiées de S. Mascart geht aus der Totalkarte über den Niederschlag von 1889 hervor, dass die Pyrenäen einen besonders grossen Niederschlag besitzen, am wenigsten in den östlichen, am meisten in den westlichen Theilen. Hier kommen zwei Niederschlagmaxima vor von grösserer Höhe als irgendwo anders in Frankreich, vielleicht mit Ausnahme einiger Punkte in den östlichen Gebirgen. Das Centralste dieser Maxima liegt etwas westlich von dem Mittelpunkt der Gebirgstrecke zwischen beiden Meeren. Die Regenmenge ist hier 1200 bis 1400 mm, während sie weiter nach Westen bis auf 1600 mm steigt. — In der Auvergne kommt auch ein Niederschlagmaximum vor, obgleich kleiner (800 mm), sowie ein in die centralsten Theile dieser Gebirge (ungefähr in der Mitte zwischen Clermont und Aurillac) hineinragendes grösseres Maximum (1000 mm). In anderen Jahren tritt das Auvergnier Maximum stärker hervor, z. B. 1886 und besonders 1882 und 1885, wo sich dasselbe Maximum über die Mitte der Auvergne mit einer Regenmenge von mehr als 1600 mm erstreckte. Ist vielleicht in früheren Zeiten der Niederschlag hier noch grösser gewesen und hat derselbe die Fichte vollständig gehindert, hier festen Fuss zu fassen? <sup>1)</sup>

1) Vgl. jedoch Kerner, A., *Die Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens* (Oesterr. botan. Zeitschrift 1879 S. 89): „Mit dem Tieferrücken der unteren Fichtengrenze auf der östlichen siebenbürgischen, vom Tieflande abgewendeten Flanke des Gebirges und mit dem zuletzt erwähnten vereinzelt Vorkommen der Fichte in tiefeingeschnittenen, schattigen, feuchten und kühlen Thalschluchten hängt auch die Erscheinung zusammen, dass sich im Bihariagebirge ganz ähnlich wie in den östlichen oberungarischen Karpathen im Beregher Comitate und in der Marmaros, noch mehr in den südöstlichen Ausläufern der Alpen im Küstenlande, am Krainer Schneeberg bei Fiume und überhaupt im Karstgebiete ausgedehntere Nadelholzwälder, nament-



Wenn man nun auch nicht in diesen oder damit in Beziehung stehenden Verhältnissen die Ursache der Verbreitung der Fichte sehen will, so erscheint doch das Fehlen der Fichte und ein reichlicher Niederschlag als ein eigenthümliches Zusammentreffen.

Willkomm<sup>1)</sup> sagt von der Verbreitung der Fichte: „Nach Ueberspringen des Rhonethales folgt die Südgrenze dem Kamme der Cevennen und erreicht jenseits der Ebene von Roussillon die Ost- und Centralpyrenäen, wo die Fichte auf beiden Seiten nur spärlich vorkommt. Hier in den catalonischen und aragonesischen Pyrenäen erreicht dieser Baum im Walde von la Cinca südlich vom Maladetta-gebirge den südlichsten Punkt seiner Verbreitung (etwa 42° 30'). In den Centralpyrenäen kommt die Fichte westwärts bis etwa zum 17° O. L. (von Ferro) zerstreut vor, von wo aus die Westgrenze beginnt, welche gegen NO. durch Central-Frankreich hindurch nach den Vogesen hinzieht, deren Kamme sie folgt.“

S. 92 ff.: „Die Fichte verlangt ferner zu ihrem Gedeihen eine feuchte Luft und einen gleichmässig durchfeuchteten Boden, welcher wegen ihrer flachen Bewurzelung vor dem Austrocknen geschützt sein muss. Daraus erklärt sich einestheils das reichliche Vorkommen und der schöne Wuchs dieses Baumes in allen innerhalb seines Bezirks gelegenen durch häufige Thau- und Nebelbildung und durch reichliche atmosphärische Niederschläge ausgezeichneten Gebirgen, sowie in Ostpreussen und den baltischen Provinzen, andernteils die aus den Tabellen II bis IV sich ergebende Thatsache, dass in den Alpen und mitteldeutschen Gebirgen die Fichte an den südwestlichen, südlichen, westlichen und südöstlichen Hängen weit höher emporsteigt als an den nordöstlichen, nördlichen, östlichen und nordwestlichen Hängen. Denn an letzteren ist sie den austrocknenden Ostwinden resp. den durch die kalten Nordwinde und die geringe Dauer der Insolation bedingten niedrigsten Temperaturgraden ausgesetzt, während sie sich an ersteren im Vollgenuss der feuchten Westwinde und einer lang andauernden Insolation und darauf beruhender höchster Temperaturgrade befindet. In dem nordöstlichen Theile unseres Gebiets wächst die Fichte noch auf sehr nassem ja völligem Bruchboden vortrefflich, lich geschlossene Fichtenbestände vorzüglich in den feuchteren Thalkesseln finden, während die Höhen, welche die Schluchten und Thalgründe umranden, mit Laubholz bewachsen sind. . . .“ „Zum Theile hat diese Erscheinung allerdings auch ihren Grund in den eigenthümlichen geognostischen Verhältnissen des hier speciell behandelten Gebietes.“

1) *Forstliche Flora von Deutschland und Oesterreich etc.* Leipzig 1887, S. 78.

z. B. in den baltischen Provinzen, wo diese Holzart fast ausschliesslich in den sumpfigen Flussniederungen und Tiefebene gefunden wird“ etc.

Man ersieht hieraus, dass Willkomm, im Gegensatz zu meiner vorhergehenden Darstellung, das Gedeihen der Fichte vor allem einem hohen atmosphärischen Feuchtigkeitsgrade zuschreibt. Dagegen scheint jedoch u. a. der Umstand zu sprechen, dass die Fichte das mehr insuläre atlantische Klima scheut. Was wiederum die Thatsache betrifft, dass die Fichte an niederschlagreicheren oder feuchteren Seiten der Gebirge höher aufsteigt, so kann man ja auch annehmen, dass gerade die mit der Höhe zunehmende Verdunstung (vgl. das Folgende) es der Fichte möglich macht, an solchen Bergen oder Bergseiten höher hinaufzusteigen, wo der Niederschlag reichlicher ist. Aber andererseits muss dann auch die untere Fichtengrenze an der feuchteren Seite höher hinauf liegen als an der trockenen. Es ist mir jedoch nicht gelungen, Angaben darüber zu finden, wie es sich hiermit verhält. Vielleicht bewirkt Verschiedenheit der Feuchtigkeit auf verschiedenen Niveaux der Gebirge, dass dies nicht ganz stimmt, wobei es noch allzu wahrscheinlich ist, dass eine Menge anderer Verhältnisse hier noch ihr Spiel treiben, wie z. B. Insolation, Temperatur und Bodenbeschaffenheit, was alles macht, dass ein auf eine einzige Thatsache gestütztes Gesetz nicht immer zuverlässig ist (vgl. das S. 202 Note nach Kerner citirte Verhältniss in den Bihariagebirgen).

### Das alpine Gebiet.

Ueber das alpine Klima und dessen Einfluss auf die Vegetation findet man die widerstreitendsten Angaben. Ehe ich mich jedoch auf einen Theil der einschlägigen neueren Litteratur näher einlasse, möchte ich zuerst Einiges über das alpine Klima im Allgemeinen sagen. Es könnte allerdings hinreichen, wenn ich nur auf Hann's *Klimatologie* verweise, da das Folgende hauptsächlich seiner umfassenden Schilderung des Höhenklimas entnommen ist; da man aber dieses Buch als Quelle einer Auffassung angeführt hat, welche derjenigen ganz entgegengesetzt ist, die ich daraus habe folgern können, gebe ich der Sicherheit halber Hann's eigene Worte wider.<sup>1)</sup>

1) Im Allgemeinen habe ich es vorgezogen, den Wortlaut der Verfasser selbst anzuführen, wenn auch dadurch mehr Raum beansprucht worden ist, um mit desto grösserer Deutlichkeit und Bestimmtheit gerade das sagen zu können, was jeder von ihnen selbst gesagt haben will und hierdurch zu vermeiden, dass auch durch scheinbar unbedeutende Wortveränderungen der Sinn anders werden.

In alpinen wie in arktischen Regionen ist es hauptsächlich die Frage von der Luftfeuchtigkeit, der der Streit gilt. Und während man auf beiden Gebieten die verhältnissmässig geringe absolute Feuchtigkeit zugibt, sind es nur der relative Sättigungsgrad und besonders die Verdunstung, die umstritten sind. Hann sagt (a. a. O. S. 176): „Die relative Feuchtigkeit, der Grad der Sättigung der Luft mit Wasserdampf, zeigt keinerlei gesetzmässige Aenderung mit der Höhe, sie ändert sich im Allgemeinen überhaupt wenig<sup>1)</sup> mit der Höhe. In tropischen regnerischen<sup>1)</sup> Gebirgen gibt es allerdings eine bestimmte Seehöhe, wo die Luft während der Regenzeit, welche örtlich den grösseren Theil des Jahres umfasst, fast constant mit Wasserdampf gesättigt bleibt, einen nahezu permanenten Wolkengürtel, der meist zwischen 1300—1600 m Höhe liegt.“ — S. 177: „Das Charakteristische der Feuchtigkeitsverhältnisse grösserer Gebirgshöhe ist der raschere Wechsel und die grösseren Extreme derselben. Volle Sättigung der Luft mit Wasserdampf, auf dem Boden aufliegende Wolken, wechseln häufig mit grosser Trockenheit.<sup>1)</sup> — S. 178: Neben den Verhältnissen der absoluten und relativen Feuchtigkeit im Gebirgsklima ist auch noch die Grösse der Verdunstung sehr zu beachten. Bei derselben relativen Feuchtigkeit, Temperatur und Windstärke ist auf den Höhen der Gebirge die Verdunstung viel stärker als in der Niederung infolge des verminderten Luftdruckes. Es trocknet alles viel rascher in grossen Höhen, getödtete oder gefallene Thiere mumificiren, ohne zu faulen (schon im unteren Engadin ist luftgetrocknetes Fleisch landesübliche Speise), der Schweiss verdunstet rasch, die Haut ist trocken und spröde, das Durstgefühl wird gesteigert. Die „Evaporationskraft“ des Hochgebirgsklimas darf deshalb nicht nach der relativen Feuchtigkeit allein beurtheilt werden, der verminderte Luftdruck ermöglicht eine viel raschere Verbreitung der gebildeten Wasserdämpfe, also eine Beschleunigung der Verdunstung. Dazu kommt dann auch noch die zeitweilig während schöner Witterung herrschende grosse Lufttrockenheit.“<sup>1)</sup>)

könnte, als er ursprünglich war, was hier um so nothwendiger gewesen ist, da dieser Aufsatz zuerst in einer anderen Sprache verfasst worden ist und somit eine doppelte Uebersetzung vonnöthen gewesen wäre.

1) Die Sperrung rührt von mir her. — Mangels directer und zuverlässiger Angaben über die Verdunstung pflegt man, wie bekannt, die Feuchtigkeitsver-

Ohne Zweifel können sich indessen die Verhältnisse sehr verschieden gestalten, theils in verschiedenen Gebirgen wegen verschiedener Umgebung oder anderen Ursachen, theils auf verschiedenen Höhen, Seiten oder Gebieten desselben Gebirges. So erwähnt Schimper, dass die Vegetation der javanesischen Gebirge in der Wolkenregion hygrophil, darüber aber xerophil gewesen sei. Einige mehr oder weniger zufällige Umstände, wie Föhnwinde, Condensirung oder Ausdehnung der Luft und des Wasserdampfes mit daraus folgenden Temperaturänderungen u. s. w. können wenigstens zeitweilig einen grossen Einfluss auf die Feuchtigkeit und die Verdunstung üben (vgl. Hann, Nordenskiöld<sup>1)</sup> u. a.). Dass nun unter solchen Umständen die Ansichten über das alpine Klima im Allgemeinen und besonders über dessen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen weit auseinandergehen, ist nicht zu verwundern. Trotz

hältnisse nach dem Niederschlag, der Menge der Wolkentage etc. zu schätzen. Hierdurch erhält man allerdings recht gute Vergleiche, sobald es sich um in übrigen Beziehungen gleichartige Gegenden handelt, wie wenn man ein Tiefland mit dem anderen (das von denselben äusseren Umständen beeinflusst wird), ein alpines Gebiet mit dem andern von derselben Höhe etc. vergleicht, natürlich alles unter der Bedingung, dass die Voraussetzungen der Verdunstung auch in übrigen Beziehungen gleich sind. — Wollte man aber aus dem verhältnissmässig starken Niederschlage der Alpengegenden folgern, dass das Klima derselben feuchter wäre als das der Ebene, so kann das ganz und gar verfehlt sein. Man vergleiche ferner Hann, z. B. S. 402 Note: „Es ist nicht überall die Regenzeit die Zeit grösster Trübung, die äquatoriale Westküste Afrikas z. B. macht eine Ausnahme.“ So heisst es von Gabun (S. 256): Bemerkenswerth ist die fast beständige Bedeckung des Himmels während der trockenen Zeit, die Regenzeit hat im Gegensatz hierzu mehr sonniges Wetter.“ — Und ferner (S. 405): „Man sieht daraus, dass grosse Lufttrockenheit wohl verträglich ist mit grossen Regensmengen, denn Genua wie Fiume zeichnen sich dadurch besonders aus.“ — S. 513 wird erwähnt, dass trotz der äusserst trockenen Luft in Central-Sibirien (im Winter) dennoch hier ein Frostnebel auftritt, „durch welchen die Sonne selbst kaum durchzublicken vermag.“ — Im Anschluss hieran und um einen direct aus Experimenten geholten Vergleich zwischen örtlichen Verschiedenheiten der Luft und der Bodenfeuchtigkeit zu geben, sei erwähnt, dass Wollny (*Der Einfluss der Pflanzendecke und Beschattung auf die physikalischen Eigenschaften und die Fruchtbarkeit des Bodens*, Berlin 1877, S. 130) beobachtet, dass unbewachsener Boden, z. B. Brachland, wasserreicher ist als bewachsener, dagegen ist die Luft über dem Boden im ersteren Falle trockener als im letzteren.

1) Hann (a. a. O.): „Der Gegensatz der Witterung auf beiden Seiten des Aldangebirges im Sommer soll ein höchst auffallender sein (Erman, Middendorff). Auf der einen Seite kalte Nebel, die fast nie die Sonne durchblicken lassen, auf der anderen Seite ein heiteres, heisses Sommerwetter.“ Nordenskiöld, a. a. O.

allem scheint es doch, als ob Hann's oben angeführte Worte in der Regel wenigstens in unseren gemässigten Klimaten gelten sollten; und dass sich dies auch in dem anatomischen Bau des Blattes kund gibt, werde ich gleich zu zeigen versuchen. Weniger zu verwundern ist dagegen, dass die Vegetation in einem derartigen constanten Nebelgürtel, wie ihn Schimper auf Java beobachtet<sup>1)</sup>, ein stark hygrophiles Gepräge erhält.

Da es für die Beurtheilung der im Vorhergehenden behandelten Fragen vom grössten Interesse ist, die alpinen Verhältnisse näher ins Auge zu fassen, muss ich mich jetzt mit einigen Verfassern beschäftigen, die den Einfluss des alpinen Klimas auf die Vegetation studirt haben.

Leist<sup>2)</sup> gelangt zu dem Resultat, „dass die in den Alpen an freien, sonnigen Standorten gewachsenen Blätter in Bezug auf ihre Form und Struktur des Mesophylls mit den Schattenblättern der Ebene übereinstimmen, indem sie die für die Schattenformen charakteristischen Veränderungen erleiden“. — Eine auffallende Ausnahme von dieser Regel macht jedoch das epidermale Gewebe, das, dem gewöhnlichen Verhalten der Schattenblätter entgegen, stärker ausgebildet wird (die Aussenwand wird verdickt etc.).

Dieser Bau der Alpenblätter ist nach Leist bedingt durch herabgesetzte Transspiration und grössere Bodenfeuchtigkeit; um dieses zu beweisen, lässt er sich zuerst auf die Frage ein: wodurch wird das Schattenblatt verursacht? und untersucht dann, ob die Bedingungen der Entwicklung von Schattenblättern thatsächlich in alpinen Gegenden vorhanden sind.

Indem sich nun Leist auf Vesque, Eberdt und auch auf eigene Experimente beruft, schliesst er zuerst, dass „die Verlängerung der Palissadenzellen und die Vermehrung ihrer Lagen durch starke Transspiration herbeigeführt wird. Umgekehrt werden bei verminderter Transspiration die Palissadenzellen kürzer und weiter und die Zahl der Palissadenschichten eine geringere“.

1) Ueber den Niederschlag sagt Schimper a. a. O. S. 1055: „Genauerer über die Niederschläge auf den alpinen Höhen Javas ist nicht bekannt. Jung-huhn spricht von heiterem Wetter als Regel, ich habe hingegen sowohl auf Java, wie bei zweimaliger Besteigung des Pidurutallagalla, stetigen Regen gehabt, der nur auf dem Pangerango durch heitere, brennend heisse Pausen unterbrochen wurde, während welcher das feuchte Gras auffallend schnell wieder trocken wurde.“

2) Leist, K., *Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter*. Mittheilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern 1889.

Nach Durchlesung der Abhandlungen von Vesque und Eberdt, auf die Leist seine eben angeführte Ansicht stützt, kann ich nicht sehen, dass hinreichende Gründe für die Behauptung vorgebracht sind, dass der Factor, der die Palissadenbildung veranlasst, die Transspiration sein sollte. Vesque<sup>1)</sup> sagt zwar: „les cellules en palissades se développent sous l'influence de la transpiration“, aber worauf stützt er diese Meinung? In der von Leist citirten Arbeit oder vielmehr in dem Originalbericht in den *Annales Agronomiques* p. 9 habe ich vergebens nach Beweisen hierfür gesucht. Auf p. 489 sagt V. hier: „j'ai fait, soit seul, soit avec la collaboration de M. Viet, un très grand nombre de cultures qui ont toutes fourni ce résultat unique, que la formation des cellules palissadiques peut toujours être ramenée à l'action de la transpiration. Je rendrai compte un peu plus tard de toutes ces expériences que j'aurai alors à discuter en détail.“ — Ich bin nicht sicher, ob man mit „un peu plus tard“ tiefer unten in derselben Schrift zu verstehen hat, oder ob hiermit eine folgende Abhandlung gemeint sei. Doch halte ich das Erstere für das Wahrscheinlichste wegen einiger anderer Aeusserungen. So sagt V. in der Fortsetzung (p. 489): „Les palissades se forment dans l'air sec et à l'obscurité; ce n'est donc pas la lumière en tant que lumière qui en provoque le développement. Ce ne peut être que la transpiration“, und auf p. 498 ff. findet man einige Experimente angeführt, die gerade zu dieser Aeusserung stimmen. Aber unter allen übrigen Maassen, die hier angeführt sind, sucht man vergebens nach irgend welchen Angaben über die Entwicklung des Palissadenparenchyms in den verschiedenen Fällen. Man erfährt nicht einmal, ob Palissaden überhaupt in beiden Fällen zur Entwicklung gelangt sind (im Dunkeln und keine oder geringe Transspiration, sowie im Dunkeln mit gleichzeitiger Transspiration) oder nur in dem einen!

Eberdt<sup>2)</sup> sucht zu zeigen, dass sich Stahl's Satz: „Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten angemessene Zellenform“ nicht bestätigt. Dabei scheint E. hauptsächlich die Anzahl der Zelllagen zu berücksichtigen; seine Beweisführung ist durchaus nicht überzeugend und kann wohl kaum die von Stahl und vielen Anderen vielfach gemachte Beobachtung umstossen, dass Schattengewächse

---

1) Vesque, G., *Annales Agronomiques* T. 9, Paris 1883, S. 481 ff. (Bot. Centralbl. B. 18 S. 259.)

2) Eberdt, O., *Ueber das Palissadenparenchym*, Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. Bd. VI, Berlin 1888, S. 363 ff.



(in der Regel!) ein auf irgend eine Weise schwächeres Palissadenparenchym besitzen als Sonnengewächse. Eberdt's Beweise für seine Ansicht, dass die Palissadenbildung durch die Transspiration verursacht wird, geben zu berechtigten Anmerkungen Anlass. So hat er Versuche mit *Tropaeolum majus* angestellt, aus welchen hervorgeht, dass sich diese Pflanze einen Transspirationsschutz verschafft durch Verdickung der Aussenwand etc., wenn sie auf trockenem Boden und in trockener Luft gezogen wird, dagegen auf feuchtem Boden und in trockener Luft, und in noch höherem Maasse auf feuchtem Boden und in feuchter Luft, ausser geringerem epidermalen Transspirationsschutz auch einen lockeren inneren Bau (grössere Intercellularräume etc.) zeigt. Das ist nun alles sehr schön, dagegen erfährt man nichts darüber, wie sich die Palissaden bei den verschiedenen Versuchen in Bezug auf ihre Längenentwicklung verhalten.

In einem anderen Falle, als E. nämlich *Hydrolea spinosa* untersuchte, die das eine Mal in der sehr feuchten Luft eines Aquariums wuchs, das zweite Mal aber, als er „dasselbe *Hydrolea*-Exemplar in trockene Atmosphäre brachte, wo die Transspirationsbedingungen günstiger waren“, zeigten sich beim letzten Male die Palissaden länger als beim ersten. Ob man nun dieses wirklich der Transspiration zuschreiben hat, dürfte wohl viel zu ungewiss sein. Jedenfalls erfährt man nichts darüber, ob nicht in dem letzteren Falle die Lichtverhältnisse anders als im ersteren (im Aquarium) waren, wesshalb man berechtigt ist, dies wenigstens zu vermuthen.<sup>1)</sup> Dass die epidermalen Schutzvorrichtungen gegen zu starke Transspiration in diesen Fällen der allgemeinen Regel gefolgt sind, gehört dagegen nicht hierher und

1) Es ist einleuchtend, dass das Licht nicht in beiden Fällen den nämlichen Einfluss besitzt, denn bei dem einen Versuch müssen die Lichtstrahlen durch einen mit Wasser reichlicher gesättigten Raum gehen als bei den anderen, und der Wasserdampf hat, wie bekannt, eine ganz besondere Fähigkeit, Lichtstrahlen zu absorbiren. Dasselbe kann man an Leist's Versuchen mit *Saxifraga cuneifolia* aussetzen (a. a. O. S. 188): „Zur Untersuchung der Frage, was für einen Einfluss grössere oder geringere Transspiration auf die Gestaltung gewisser Gewebepartien habe, werden Exemplare von *Saxifraga cuneifolia* in freier Luft gezogen an einer Stelle, wo sie nur Vormittags eine Zeit lang directes Sonnenlicht erhielten und neben ihnen andere ganz unter den nämlichen Beleuchtungsverhältnissen, aber unter einer Glasglocke, in feuchter Kammer, in feuchter Atmosphäre und ganz feuchtem Boden.“ Da Leist nur die von ihm hierbei beobachteten Veränderungen der Transspiration zuschreibt, so darf man wohl zweifeln, ob man wirklich berechtigt ist, die Beleuchtungsverhältnisse in beiden Fällen gleichzustellen. Im letzteren Falle müssen ja die Lichtstrahlen theils durch das Glas hindurchgehen, theils auch durch eine, wenn auch dünne Schicht sehr feuchter Luft.

darf nicht mit der Entwicklung des Assimilationssystems verwechselt werden.

In der Zusammenfassung (S. 374) sagt E. ferner: „Die Verlängerung der Palissadenzellen, die Vermehrung ihrer Lagen wird herbeigeführt durch das Zusammenwirken der Assimilation und Transpiration und zwar so, dass, je inniger die beiden Factoren zusammenwirken, die Zellen um so länger, der Lagen um so mehr werden.“ — Nun kann aber die Assimilation ja nur im Lichte stattfinden, wenn zugleich Wasser mit darin gelösten Stoffen zugeführt wird, was durch den Transspirationsprocess bewirkt wird. Man hat allerdings bewiesen, dass sowohl die gewöhnlichen Pflanzen im Dunkeln als auch die nichtassimilirenden (schmarotzenden) dennoch einigermaassen transspiriren, gleichwohl wird aber die Transspirationsströmung niemals so lebhaft wie im Sonnenlicht und während einer wahrscheinlich gleichzeitigen starken Assimilation. Kann man daher wenigstens mit einigem Rechte sagen, dass die Assimilation die Transpiration bewirkt, so kann man dagegen schwerlich das Verhältniss umkehren und sagen, dass diese jene zur Folge hat. Könnte man durch experimentelle Methoden dahin gelangen, Assimilation ohne Transpiration hervorzurufen, oder umgekehrt, oder wenigstens eine constante Abnahme der einen oder der anderen sicher zu berechnen, und zwar alles bei ganz derselben Beleuchtung, dann könnte man sich vielleicht darüber äussern, ob es die Transpiration ist oder nicht, die die Bildung von Palissaden verursacht.<sup>1)</sup>

1) Vgl. oben S. 184, wo ich, wie auch sonst in der ganzen vorhergehenden Abtheilung, die Assimilation gar nicht berücksichtigt habe, was mir auch überflüssig zu sein schien, da es nur die erforderliche Auseinandersetzung noch mehr verwickelt hätte. Man kann sagen, dass sich die stärkere oder schwächere Transpiration der Pflanzen ganz nach dem grösseren oder kleineren Einfluss des Lichtes richtet, dem sie ausgesetzt sind. Wenn daher eine continentale (Solar-)Pflanze, die an starke Beleuchtung und starke Transpiration gewöhnt ist und einen gut ausgebildeten Transpirationsschutz besitzt, der auch wahrscheinlich mehr minder als Lichtschutz dient, in ein insuläres Klima mit dessen schwacher Beleuchtung und Transpiration versetzt wird und die Pflanze hier nicht den genannten Schutz abzulegen vermag, so muss sie den kürzeren ziehen, sei es wegen der durch den Schutz noch mehr verminderten insulären Lichtintensität, oder wegen der Transpiration, oder endlich aus beiden Gründen zusammen. — In der trockenen Luft der Wohnzimmer sind Topfpflanzen gerade bei reichlicher Begiessung einer starken Transpiration ausgesetzt, während die Beleuchtungsverhältnisse, besonders wenn das Zimmer Doppelfenster hat, gleichzeitig keine damit vergleichbare Assimilation zulassen. Wie gross jedoch der Einfluss dieses Umstandes auf das Gedeihen der Pflanzen sein mag, ist schwer zu entscheiden und dürfte auch für unseren Zweck weniger von Bedeutung sein, wesshalb die Erklärung von Sachs (siehe S. 184) gelten mag, entweder als hauptsäch-

Haberlandt sucht, wie bekannt, die Ursache der Palissadenbildung in der Ableitung der Assimilationsprodukte auf möglichst kurzem Wege, und er hat hierfür eine gute Stütze in der Erscheinung, dass, so viel man sehen kann, die Palissaden keine bestimmte Richtung zu den Lichtstrahlen haben, sondern anderen Gesetzen folgen. Er sagt allerdings<sup>1)</sup>: „Das Constante in der Stellung der Palissadenzellen besteht in ihrer Rechtwinkeligkeit zur Oberfläche des Organs. Auf diese Rechtwinkeligkeit ist unser Augenmerk zu richten, wenn wir die in Rede stehenden Beziehungen ausfindig machen wollen. — Da für die Pflanze weniger das directe Sonnenlicht in Betracht kommt, als das vom gesammten Himmelsgewölbe reflectirte und überhaupt das diffuse Licht, so kann von einer bestimmten Richtung des auf die Assimilationsorgane einfallenden Lichtes nicht die Rede sein. Wenn also das Licht unter allen möglichen Winkeln auf die Oberfläche des Organs auffällt, so werden offenbar die darauf senkrecht gerichteten Lichtstrahlen am tiefsten in das Organ eindringen. Für die Durchleuchtung desselben werden die senkrecht auffallenden Lichtstrahlen die maassgebendsten und wichtigsten sein. Indem nun die Palissadenzellen rechtwinkelig zur Oberfläche des Organs gestellt sind, beeinträchtigen sie auf diese Weise am allerwenigsten die für die Assimilation so nothwendige Durchleuchtung des Gewebes“. — Haberlandt meint indessen, dass dies nicht die Form und Lagerung der Palissadenzellen erklärt, sondern nur erklärt, „warum gerade die zur Oberfläche des Organs senkrechte Orientirung der gestreckten Assimilationszellen die häufigste ist“.

Wenn ich Haberlandt recht verstanden habe, fasst er also die Wirkung des Sonnenlichtes auf die Bildung des Assimilationsparenchyms als eine *Causa finalis* auf, und er sagt ausdrücklich, dass das Licht nicht die erste Ursache ist. Wenn ich nun versuchen wollte, dem Sonnenlichte auch diese Wirkung zu vindiciren, so thue ich es bei dem Gedanken an die verschiedenartige Bildung, die das Assimilationsparenchym bei Schatten- und Sonnenblättern erhält und die nur sonst unerklärlich vorkommt, oder wenigstens nicht hinreichend erklärlich erscheint durch Haberlandt's zweites Bauprincip

licher und directer Grund oder als indirecte Ursache, nachdem die Pflanze zuerst durch Hemmung ihrer Lebensverrichtungen geschwächt worden ist und dadurch leichter Krankheiten u. s. w. unterliegt.

1) Haberlandt, G., *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen*. Pringsh. Jahrb. 13, 1882, S. 151.

(Ableitung auf möglichst kurzem Wege). Was dagegen die Art und Weise betrifft, auf die das Licht in diesem Falle wirkt, so wissen wir allerdings darüber nichts, sondern müssen uns wohl mit Vermuthungen begnügen. Zu einer solchen verhilft uns Haberlandt's oben angeführte Aeußerung. Bei dem Schattenblatt, das vielleicht niemals von einem directen Lichtstrahl getroffen wird und bei dem nur diffuse Strahlen von allen denkbaren Einfallswinkeln die Assimilation vermitteln, erhält keine bestimmte Lichtrichtung das Uebergewicht. Die verschiedenen Strahlen haben ungefähr dieselbe Stärke, und wenn man sich dieselben als Kräfte denken darf, die auf die verschiedenen Wände der Zellen wirken, so spannen oder dehnen sie so zu sagen die Zellen gleich stark nach allen Richtungen aus, und so entsteht eine mehr oder weniger isodiametrische Zellenform. In den Sonnenblättern dagegen walten die direct einfallenden Lichtstrahlen und unter diesen diejenigen, die am senkrechtsten auf die Blattoberfläche einfallen und am weitesten eindringen, und diese sind es, die die gestreckte und zur Oberfläche rechtwinkelige Form bewirken. Es liesse sich auch denken, dass das Material, das zu dieser Streckung in Anspruch genommen wird, zum Theil der seitwärts wirkenden Kräfte (Lichtstrahlen) beraubt wird, wodurch die Zellen gehindert werden, an Breite zuzunehmen und die Zellenform daher um so langgestreckter und schmaler wird, je intensiver die Sonne wirkt. Aber gleichwie alle äusseren Einflüsse eine gewisse Anlage oder so zu sagen Mitwirkung der beeinflussten Pflanze voraussetzen, so kann auch das Licht keine Palissaden dort hervorbringen, wo eine solche ererbte Disposition fehlt. Denn hier, wie überall, wenn man die Reaction der Pflanzen gegen äussere Einflüsse in Betracht zieht, findet man natürlich Ausnahmen, die von mehr oder weniger fixirten Eigenschaften, von besonderen Constructionsvorrichtungen, von protoplasmatischen Eigenschaften u. s. w. abhängen können, was aber die Regel nicht umstösst. Uebrigens lässt sich denken, dass auch eine solche Anlage entstehen kann, und dass also ein Schattengewächs ohne die geringste Spur von Palissaden, das nach seiner Versetzung ins Sonnenlicht noch immer keine Andeutung von dergleichen zeigt, dennoch für den Fall, dass es die veränderte Beleuchtung während einer längeren Zeit (durch viele Generationen hindurch) ertragen könnte, sich eine solche Disposition zu erwerben vermöchte.

Es ist jedoch wahrscheinlich, dass auch noch andere Ursachen zur Bildung von Palissadenparenchym beitragen. Wenn also die langgestreckte und zur Oberfläche rechtwinkelige Zellenform die für

ein zweckmässiges Ausbeuten der Lichtstrahlen angemessenste ist, so kann sie auch die für die Stoffleitung passendste sein, und der Einfluss, den das Licht einerseits sowie die Bedingungen der Stoffleitung andererseits auf das Gewebe ausüben, können einander vorarbeiten und dadurch die Palissadenbildung beschleunigen und verstärken; dieselben können aber auch in Bezug auf ihre Wirkung mehr oder weniger differiren, woraus ein Ausgleich entsteht, der sich z. B. in solchen Palissaden kundgibt, die sich von der gewöhnlichen rechtwinkligen Richtung entfernen und gegen die „Aufsammlungszellen“ u. dgl. abbiegen.<sup>1)</sup> Auch andere auf die Entwicklung des Assimilationssystems wirkende Einflüsse lassen sich natürlich denken, und es ist ja möglich, dass bei einigen Pflanzen der Einfluss des Lichtes mehr oder weniger durch andere Umstände überflügelt wird, wodurch das Gewebe eine Gestaltung erhält, die den Einfluss des Lichtes mehr oder weniger verbirgt und demselben zu widersprechen scheint. Wenn man indess die Haupterklärung der Bildung des Assimilationsparenchyms in anderen Erscheinungen als im Lichte gesucht hat, scheint es mir, als hätte man sich dabei verleiten lassen, relativen Nebensachen ein allzu grosses Gewicht beizulegen, und dass man (in einigen Fällen allerdings mit scheinbar guten Gründen) die Bedeutung der Hauptursache selbst übersehen hätte. Denn gerade so wie die verschiedenen Gewebe einer Pflanze ausser ihrer Hauptfunction auch noch mehrere Nebenfunctionen haben, ebenso kann man sich eine Ursache für die Entwicklung eines Gewebes als die Hauptursache denken, wobei andere Ursachen von grösserem oder kleinerem Einfluss sein können. Und da scheint es mir, als könnte man das Licht schwerlich für etwas anderes als für die Hauptursache der Bildung des assimilatorischen Gewebes ansehen, und zwar nicht nur wegen der Thatsachen, die aus den gewöhnlichen Verhältnissen hervorgehen, sondern auch aus so zu sagen speculativen Gründen, die kurz so ausgedrückt werden können: das Assimilationsparenchym ist in erster Reihe die Werkstätte der Lichtstrahlen, aber kein Leitungs- oder Transspirationsgewebe. — In dem Folgenden werde ich bei einem Vergleiche zwischen den Resultaten, die verschiedene Bearbeiter der Blattanatomie der Alpengewächse erhalten haben, Beweise für diese Ansicht vorzulegen suchen.

1) Besonders sieht es so aus, als ob die parietale Vertheilung der Chlorophyllkörner zu der Stoffleitung in Beziehung stände, wie Haberlandt (*Ueber das Assimilationssystem. Ber. d. deutsch-bot. Ges., Bd. IV, Berlin 1886*) gezeigt hat.

Vergleicht man eine Sonnen- und eine Schattenpflanze, die unter gewöhnlichen Umständen leben, so ist es wahrscheinlich, dass es besonders zwei äussere Factoren sind, die auf die verschiedenartige Entwicklung dieser beiden Pflanzenarten von Einfluss gewesen sind. Der eine Factor ist das Licht, der zweite sind die Feuchtigkeitsverhältnisse. Diese beiden Agentien können nun entweder in gleichem Grade auf die verschiedenen Gewebe des Blattes wirken, der eine negativ, der andere positiv, wenn ich so sagen darf, d. h. die beschattete Pflanze z. B. erhält ihre Ausbildung theils durch Abhaltung der directen Sonnenstrahlen und den davon abhängigen Assimilationsbedingungen, theils wegen der vermehrten Feuchtigkeit mit den daraus folgenden Transpirationsverhältnissen, oder auch verhält sich die Sache so, und dies ist das Wahrscheinlichste, dass die verschiedenen Gewebe durch diese Factoren verschieden beeinflusst werden. Man darf daher annehmen, dass die Lichtstrahlen vor allem dasjenige Gewebe beeinflussen werden, das ihre wahre Werkstätte ist, nämlich das Assimilationsparenchym, sowie dass die Feuchtigkeit besonders auf das Gewebe einwirken wird, dem die Wasserversorgung und die Regelung des Wasserverbrauchs speciell zugetheilt sind, nämlich das Hautgewebe.

Im Allgemeinen wirken die genannten Factoren gleichzeitig und deshalb entgeht der Einfluss eines jeden von ihnen unserer Aufmerksamkeit. Wenn aber die Verhältnisse derartig wären, dass z. B. eine Pflanze irgendwie der directen Wirkung der Sonnenstrahlen entzogen würde (folglich sich im Schatten befände), aber dennoch eine starke Transpiration erlitte, so würde man sie gewissermassen getrennt sehen. Leider weiss ich nicht, ob man für die Lösung dieser Frage experimentelle Untersuchungen unternommen hat, und selbst bin ich auch nicht in der Lage gewesen, es zu thun. Jedoch scheint es, als ob solche Verhältnisse in einigen Alpengegenden vorkämen, z. B. da, wo Leist seine Untersuchungen anstellte, und dass hier auch die besondere Wirkung der einzelnen äusseren Einflüsse auf je ihre besonderen Gewebe sehr auffallend wird, geht aus dem Folgenden hervor.

Die Alpenpflanzen, die Leist untersuchte, wuchsen nach seiner Angabe an offenen Standorten. Dass sie sich trotzdem im Schatten befanden, erhellt aus den Tabellen, die Leist mitgegeben, um die bedeutend grössere Anzahl von Wolkentagen während der Vegetationsperiode in Alpengegenden als im Tieflande zu zeigen. Unter solchen Umständen vegetiren die Pflanzen natürlich eher im Schatten



als in der Sonne, und dass das intensive Sonnenlicht der Alpengegenden (nämlich von einer gewissen Höhe an) während heiterer Tage nicht hinreicht, um die Wirkung der zahlreicheren Schattentage aufzuheben, das hat Leist selbst durch Experimente zu zeigen versucht, von denen er sagt: „Es geht daraus deutlich hervor, dass, wenn es zur Bildung von Palissaden kommen soll, auch eine bestimmte Insolationsdauer nothwendig ist, die nicht durch sehr grosse Intensität der Insolation ersetzt werden kann.“ — Da nun die Leist'schen Alpengewächse einerseits ein schwächer entwickeltes Palissadenparenchym zeigen und andererseits, wie bereits oben gesagt, eine stärker entwickelte Epidermis<sup>1)</sup>, so scheint mir der erste Umstand leicht aus der grossen Anzahl Wolkentage erklärt werden zu können, letzterer hingegen aus einem grösseren Bedürfniss nach Transspirationsschutz, sei es nun, dass sich dieses Bedürfniss allgemein äussert oder, was das Wahrscheinlichste ist, nur während der Augenblicke, wo die Sonne direct wirkt. Haben wir nicht hier gerade ein Beispiel von Pflanzen, die in solche Verhältnisse versetzt sind, wie die oben angedeuteten und von denen man also sagen kann, dass sie zu gleicher Zeit Schatten- und Sonnenpflanzen sind! Leider hat uns Leist nicht mitgetheilt, wie sich die Epidermis bei seinen Versuchen verhielt. Da er nun aber die Unveränderlichkeit der Palissaden besonders hervorgehoben hat, kann man vermuthen, dass sich die Epidermis anders verhalten haben muss. Dies dürfte auch das Wahrscheinlichste sein — natürlich nur unter der Voraussetzung, dass man es mit plastischen Pflanzen zu thun hat —, denn man kann sich leicht den verhängnissvollen Einfluss vorstellen, den die starke Insolation einiger heiterer Tage auf Pflanzen ohne Transspirationsschutz ausüben müssen, wenn man z. B. eine gewöhnliche Schattenpflanze mitten in das Sonnenlicht stellt. Die Transspiration hat ohne Zweifel einen unmittelbareren Einfluss

1) Eigenthümlicherweise glaubt Leist, dass die schwächere Palissadenausbildung eine herabgesetzte Transspiration andeutet, obgleich er selbst, auf seine Experimente gestützt, sagt, dass für die Bildung der Palissaden eine bestimmte Insolationsdauer nothwendig ist. Ueber die nach Leist's Erklärung schwer zu deutende starke Epidermisausbildung der Alpenpflanzen sagt Leist S. 198 ff.: „Zu einer gewissen Zeit ist vielleicht die meist stark entwickelte Cuticula nicht ohne Einfluss auf die Herabsetzung der Transspiration.“ . . . „Dass die alpinen Blätter eine wohl entwickelte Cuticula besitzen, scheint auf den ersten Blick nicht recht vereinbar mit der angenommenen Luftfeuchtigkeit.“ . . . „Das Verhalten der Cuticula bedarf allerdings noch näherer Untersuchung; da sich in vielen Fällen die Cuticula erst ausbildet, wenn das Blatt im Uebrigen seine definitive Ausbildung erlangt hat, so glaube ich, dass das Verhalten der Cuticula eher auf Assimilationsverhältnisse zurückzuführen sei.“

auf den Lebensprocess, und deshalb muss sie auch schneller geregelt werden können. Die Assimilation dagegen fordert durchgreifendere Veränderungen, und Störungen in derselben ziehen ausserdem nicht dieselben drohenden Gefahren nach sich.

Besonders erwähnt wird „das regelwidrige Verhalten der Pflanzen auf der Moräne des Stein- und Steinlimmigletschers am Susten“ (Leist, S. 182 ff.), welche (z. B. *Saxifraga aizoides*) „weniger und kleinere Interzellularräume aufweisen, als das Blatt an den meisten anderen alpinen Standorten. Die Cuticula ist ganz auffallend entwickelt und dadurch unterscheidet sich das Blatt der Moräne vor allen andern sehr.“ . . . „Die Blätter der genannten Pflanzen (Moränen-Pflanzen) stehen in Bezug auf Dicke denen der Ebene gleich und übertreffen die in gleicher Höhe nicht weniger sonnig gewachsenen Blätter bedeutend. Die Palissaden halten ungefähr die Mitte zwischen den typischen alpinen Blättern und denen der Ebene, indem sie in Bezug auf Länge derselben den letztgenannten nicht nachstehen, dagegen weiter sind als diese und sich in dieser Beziehung mehr den alpinen Blättern nähern. Von allen anderen Blättern derselben Art unterscheiden sich die auf der Moräne gewachsenen durch eine aussergewöhnlich dicke Cuticula.“

Dieses abweichende Verhalten der Gletscherpflanzen schreibt Leist der trockneren Luft in der Nähe des Gletschers zu: „Ch. Dufour und F. A. Forel<sup>1)</sup> haben nachgewiesen, dass die Oberfläche des Gletschers die Wasserdämpfe der Luft condensirt, und dass deswegen die Luft auf der Oberfläche und in der unmittelbaren Nähe des Gletschers viel trockener ist als an Orten, die um geringe Distanz vom Gletscher entfernt sind. So ist nach ihren Versuchen die Luft auf der Oberfläche und am Rande des Rhonegletschers viel trockener als bei dem um 900 m entfernten Hôtel.“ — „Nous exprimons donc bien la réalité en attribuant au glacier une puissante action de dessèchement de l'air. Les glaciers et les neiges éternelles agissent par rapport à l'humidité de l'air des regions avoisinantes comme pourraient

1) Ch. Dufour et F. A. Forel, *Recherches sur la condensation de la vapeur aqueuse de l'air au contact de la glace et sur l'évaporation. Bulletin Nr. 64 de la Société vaudoise des sciences naturelles. Vol. X.* — Vgl. hiermit das Verhältniss in arktischen Gegenden. Siehe z. B. Malmgren a. a. O.: „Eine grosse Zahl der spitzbergischen Pflanzen blühte hier (an der nördlichen Küste der Angustibai, eines Busens der Nordostinsel Spitzbergens) am 4. August und gedieh ausserordentlich gut auf einem Gebiet von einigen hundert Quadratellen, das auf allen Seiten von Eis und Schnee umgeben war.“

le faire d'immenses éponges imbibées d'acide sulfurique ou des montagnes de chaux vive.“

Aus Dufour's und Forel's Untersuchungen geht natürlich zunächst die Annahme hervor, dass die Trockenheit der Luft und folglich auch die Stärke der Verdunstung die directe oder indirecte Ursache des abweichenden Verhaltens der Gletscherpflanzen ist. Aber wenn nun Leist dies annimmt, um die starke epidermale Entwicklung dieser Pflanzen zu erklären, warum denn nicht auch die (den Tieflandpflanzen gegenüber) stärkere Entwicklung der Aussenwand der übrigen Alpenpflanzen ebenso erklären?

Was hingegen die, wenigstens im Verhältniss zu den übrigen Alpenpflanzen, stärkere Palissadenentwicklung der Gletscherpflanzen betrifft, so muss man die ganz verschiedene und kräftigere Wirkung bedenken, die die Sonnenstrahlen in der Nähe eines Gletschers als in einiger Entfernung von demselben ausüben müssen, und zwar theils wegen ihrer geringeren Absorption bei ihrem Durchgang durch die trockene Luft und theils wegen der Reflexionsverhältnisse der Eis- und Schneemassen. Ausserdem liesse es sich wenigstens denken, wenn der Gletscher einigermaassen gross ist, dass die Wolkentage in dieser Gegend weniger sind oder dass wenigstens ein kleinerer Theil des Himmels durch Wolken verdeckt wird. Mir erscheint daher das von Leist erwähnte anatomische Verhältniss der Gletscherpflanzen keineswegs als „regelwidrig“, sondern als ein ausgezeichnetes Beispiel der regelmässigen Anpassung des inneren Blattbaues an die äusseren Verhältnisse.

Schimper (a. a. O. S. 1061) gibt eine andere Erklärung für die xerophile Entwicklung der Gletscherpflanzen: „Die verzögernde Wirkung einer niederen Temperatur des Bodens auf die Wasseraufnahme durch die Pflanze macht es uns vielleicht begreiflich, dass Alpenpflanzen, die im schmelzenden Schnee, wie *Ranunculus glacialis*, oder an Gletscherbächen wachsen, wie *Saxifraga aizoides*, den glühenden Strahlen der Alpen Sonne ausgesetzt, dickblättrig oder gar succulent sind, ähnlich wie die Bewohner trockener Standorte.“ — Andererseits sagt Schimper (S. 1052 ff.): „Auf den Gipfeln Javas ist der Schnee unbekannt und die Temperatur für die Vegetation das ganze Jahr hindurch günstig; höchstens kommen hie und da leichte Nachfröste vor. Nicht der niederen Temperatur verdankt diese alpine Flora ihr höchst eigenartiges Gepräge, sondern den Schutzmitteln gegen Transpiration.“ ... „Dass wir die Ursache des Aufhörens der Baumvegetation und des xerophilen Charakters jener tropischen alpinen Formationen in ungünstigen Verhältnissen der Wasserversorgung zu suchen haben, kann keinem Zweifel unterliegen. Ebenso ist es klar, dass die Luftverdünnung, direct durch ihren fördernden Einfluss auf die Transpiration und indirect durch die kräftigere Insolation, als die wichtigste Ursache zu betrachten ist“ — und wegen der gleichartigen Verhältnisse, die die europäische Hochgebirgsvegetation zeigt:

„Ich trage daher kein Bedenken, die Eigenthümlichkeiten der europäischen Hochgebirgsfloren ebenso wie diejenigen der javanischen auf die durch Luftverdünnung und stärkere Inso- lation bedingte grössere Transspiration und die dadurch erschwer- te Wasserversorgung zurückzuführen.“ — Wegen der Unter- suchungen Dufour's und Forel's erscheint die besondere Erklärung, die Schimper für Gletscherpflanzen (*Ranunculus glacialis* und *Saxifraga aizoides*) gegeben, überflüssig und auch weniger glaublich.

Es gibt ferner zwei andere Umstände, die dafür sprechen, dass die Blätter der von Leist beschriebenen Alpenpflanzen ihre Ent- wicklung u. a. der Fernhaltung des Sonnenlichtes verdanken; der eine ist die Flächenvergrösserung des Blattes, der zweite die epidermale Papillenbildung desselben. Allerdings ist nicht ganz bewiesen, in welcher Beziehung diese Erscheinungen zu den äusseren Factors stehen, und was besonders die Flächenvergrösserung betrifft, ist es möglich, dass sie auch von Transspirationsverhältnissen beein- flusst wird (?). Da nun Leist beobachtet hat, dass die Alpenblätter eine bedeutendere Flächengrösse (und geringere Dicke?) als die der Ebene besitzen und dieselbe Wahrnehmung auch aus Kerner (a. a. O. S. 264) anführt, scheint es das Natürlichste zu sein, dass dies in erster Reihe dem Einfluss des Lichtes zuzuschreiben ist, und dass es dieselbe Ursache wie die Entwicklung des Mesophylls haben muss und vielleicht damit in gewisse Beziehung zu bringen ist (vgl. Stahl a. a. O. S. 34 ff.).

Ebermayer (die gesammte Lehre der Waldstreu etc.) ist jedoch zu einem entgegengesetzten Ergebniss gelangt, was von verschiedenartigen örtlichen Verhält- nissen abhängen dürfte (weniger Wolkentage? u. s. w.). Seine Tabelle (S. 39) über die Grössenverhältnisse der Buchenblätter gebe ich hier wieder, besonders da sich die Untersuchungen von Leist auch auf die Buchenblätter (aus Genthäl) beziehen:

Die Abnahme der Blattgrösse mit steigender Meereshöhe.

Standort:	Meereshöhe in Metern:	Die Gesammtfläche von 1000 St. Blätter beträgt folgende qm:
Aschaffenburg (Schönthal) . . . . .	133	3,414
Auerbacher Schloss (Odenwald) . . . . .	237	2,128
Revier Irtenberg (Guttenberg, Wald b. Würzburg)	324	2,112
Buchberg (im bayer. Wald) . . . . .	500	1,843
Melibocus (Odenwald) . . . . .	514	1,674
Revier Hohenau i. bayer. Wald (Unterhüttenwald)	685	1,500
dto. (Blasberg) . . . . .	700	1,472
dto. (Hexenriegel) . . . . .	1043	1,083
dto. (Tummelplatz) . . . . .	1182	1,351
dto. (Buchengrenze am Lusengipfel)	1344	0,910

Die Ausnahme, die die vorletzte Ziffer (1,351) macht, erklärt Ebermayer in einer Note auf derselben Seite, worauf ich verweise.

Was die Papillenbildung<sup>1)</sup> betrifft, so zeigt diese, wenn sie trotz gleichzeitiger Verdickung der Aussenwände auftritt, dass man sie (wenigstens in mehreren Fällen) anders erklären muss als es Tschirch<sup>2)</sup> gethan, nämlich als vom Druck benachbarter Zellen abhängig. Im Allgemeinen scheinen es gerade Schattenpflanzen zu sein, also Pflanzen mit verhältnissmässig dünner Aussenwand, welche mehr oder weniger papillös ausgebogene Epidermiszellen besitzen, und es liegt ja nahe anzunehmen, dass, da solche Wände dem Druck einen geringeren Widerstand entgegenstellen, sie auch leicht nach Aussen gebogen werden.<sup>3)</sup> Wenn nun an den dickwandigen Alpenblättern papillöse Anschwellungen entstehen, lässt sich denken, dass dies von stärkerem Turgor wegen des spärlicheren Lichtes abhängt. Dies stimmt also mit Hugo de Vries' Theorie, dass die Säuren des Zellensaftes die Träger des Turgors sind. Diese Säuren entwickeln sich, wie bekannt, reichlicher im Dunkeln als im Lichte, also wahrscheinlich auch reichlicher im Schatten oder bei bewölktem Himmel als im vollen Sonnenlichte.

Aus dem Zusammenhang leuchtet natürlich ein, dass ich nicht Alpengegenden im Allgemeinen, sondern hier speciell die Orte meine, an denen Leist seine Untersuchungen angestellt. Wie sich die Verhältnisse in grösseren Höhen gestalten, wie z. B. da, woher die im Folgenden genannten Verfasser (Bonier, Wagner u. A.) ihre Angaben entnommen, ist mir unbekannt. Da indessen z. B. Wagner keine vermehrte Papillenbildung der Alpenpflanzen besonders erwähnt (vgl. auch seine Figg.), kommt eine solche auf seinem Gebiete wahrscheinlich nicht vor.

1) Leist, a. a. O. S. 184: „Es mag ferner das interessante Verhalten einiger Pflanzen erwähnt werden, welche an alpinen Standorten auf der Oberseite des Laubblattes deutlich Papillen ausbilden, während bei den Blättern der Tiefregion davon nichts wahrzunehmen ist.“

2) *Angewandte Pflanzenanatomie* 1889 S. 250.

3) Vgl. Fig. 1 u. 2 auf S. 137 oben. — Niedenzu, F.: *Ueber den anatomischen Bau der Laubblätter der Arbutoideae und Vaccinioideae in Beziehung zu ihrer systematischen Gruppierung und geographischen Verbreitung. Engler's bot. Jahrb. 11. 1890, S. 138*: „Im Allgemeinen gilt als Regel, dass eine starke Cuticula flach, eine dünne gewellt ist, indem über der Mitte der einzelnen Epidermiszellen Wellenberge, über den Radialwänden derselben Wellenthäler liegen. Diese Erscheinung dürfte darauf zurückzuführen sein, dass eine starke Cuticula dem nach aussen drängenden Turgor in der Epidermiszelle genügenden Widerstand zu leisten vermag und so ihre ursprüngliche und naturgemässe, ebene Form bewahrt, eine schwache Cuticula aber vor dem stärkeren Turgor nach aussen ausbiegen muss, wo sie nicht durch die Radialwände der Epidermiszellen genügend gehalten wird.“ — Es ist indessen wahrscheinlich, dass auch andere Arten von Papillenbildung vorkommen können, deren Entwicklung nicht auf diese Weise erklärt werden kann.

Lesage<sup>1)</sup> hat gefunden, dass die Papillen von *Atriplex portulacoides* bei der maritimen Form stärker entwickelt waren als bei der terrestrischen Varietät. Kommt dies wohl von einem stärkeren Turgor in den Zellen der maritimen Varietät infolge einer stärkeren Concentrirung des Zellinhalts und infolge der davon abhängigen grösseren Fähigkeit, Wasser aufzunehmen und das aufgenommene zäher festzuhalten, und hat man hierin auch die Ursache des grösseren Saftreichthums etc. der Meeresstrandpflanzen zu suchen? — Eine teleologische Erklärung dergleichen Bildungen hat Haberlandt<sup>2)</sup> vorgeschlagen, indem er auf die Rolle aufmerksam macht, die diese kleinen Erhabenheiten für das Auffangen der Lichtstrahlen wohl spielen können.

Was die Art und Weise betrifft, wie Leist die mit steigender Höhe abnehmende Verdunstung zu beweisen gesucht hat, nämlich durch Formelberechnungen, so brauche ich darauf nicht näher einzugehen. Keine Formel ist durchweg zuverlässig genug, um diese Sache entscheiden zu können. Es kommen so viele Umstände hinzu, die nicht in einer Formel mitgenommen werden können, oder die man wenigstens bisher nicht hat messen können, oder die man bis jetzt noch nicht genau beobachtet hat, wie z. B. Exposition, Insolation u. s. w. Als Beispiel des unzuverlässigen Eindrucks, den jene Formel macht, will ich nur erwähnen, dass, trotz des grossen Einflusses, den die Windstärke auf die Verdunstung ausübt, Leist dennoch (S. 195) sagt: „Da nun Weilenmann's Tabelle zeigt, dass der zweite, die Windgeschwindigkeit enthaltende Theil der Formel ohne bedeutenden Einfluss ist, so vernachlässigen wir ihn.“ — Die einzige einigermaassen zuverlässige Art und Weise die Verdunstung zu bestimmen ist, sie direct durch besonders dafür construirte Apparate zu messen.<sup>3)</sup> Hierfür

1) *Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rev. gén. de bot. 1890 S. 62.*

2) *Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe. Schenk's Handbuch d. Bot. Bd. II. Breslau 1882 S. 579.*

3) Z. B. Wild's *Evaporimeter*. — Hinsichtlich der von Leist citirten Weilenmann'schen oder genauer gesagt Weilenmann-Meyer'schen Formel sagt Meyer selbst von derselben (*Ueber den jährlichen Gang der Luftfeuchtigkeit in Norddeutschland. Meteorologische Zeitschrift 1885, S. 154*): „Handelt es sich nun um die austrocknende Wirkung der Luft innerhalb geschlossener Räume, so fällt, da hier  $w$  (Windgeschwindigkeit) = 0, das zweite Glied fort.“ Aber die oben auf den Alpen gelegenen Standorte der Pflanzen können wohl nicht als „geschlossene Räume“ angesehen werden!

Ich ergreife hier die Gelegenheit, den Herren Meteorologen in Upsala und Stockholm, Prof. H. H. Hildebrandsson, Dr. H. E. Hamberg und Dr. N.



fehlen aber im Allgemeinen Beobachtungen. Ausserdem lässt auch diese Messung viel zu wünschen übrig, so ist, wenn z. B. solche Apparate gegen Niederschlag geschützt werden müssen, die Verdunstung nicht die nämliche wie bei freier Lage, und der Fehler wird wahrscheinlich um so grösser, je dünner die Luft ist.

Schliesslich führt Leist zur Erklärung des Baues, den er bei Alpenpflanzen gefunden, die grössere Feuchtigkeit des Bodens an. Auch dies bezweifle ich, da ich nicht weiss, dass es bewiesen oder wenigstens wahrscheinlich ist, dass der Boden im Allgemeinen reichlicher Wasser in Alpengegenden als auf der Ebene enthält. Zur sicheren Entscheidung dieser Frage wären directe Beobachtungen erforderlich, wie sie z. B. Ebermayer und Wollny anweisen.<sup>1)</sup> Denn es ist sehr gut möglich, dass trotz reichlicheren Niederschlages der Boden dennoch verhältnissmässig weniger wasserhaltig ist. Dies hängt von Neigungsverhältnissen und vom Ablaufen des Wassers ab, um von der Verdunstung ganz zu schweigen (vgl. unten S. 227, Breitenlohner). Dass die Pflanzen in alpinen Gegenden auf feuchterem Boden als an tiefer gelegenen Localitäten auftreten sollten, stimmt übrigens nicht mit der häufig beobachteten Thatsache, dass Pflanzen auf Hochgebirgen an trockneren Plätzen als anderswo auftreten, und Leist sagt selbst (S. 198): „ . . . dass Pflanzen, welche in der Niederung nur an sehr nassen Orten gedeihen, in der Höhe ziemlich allgemein verbreitet sind, wie *Parnassia palustris*“ — ein Ausspruch, den man kaum anders auffassen darf, als dass z. B. eine Pflanze wie *Parnassia palustris* in den Alpen auf trocknerem Boden auftritt als im Tieflande.<sup>2)</sup> Ausserdem ist es meines Wissens

---

Ekholm meine Dankbarkeit dafür zu bezeugen, dass sie die Güte gehabt, mir mit Aufschlüssen beizustehen und die Tabellen u. s. w. zu besorgen, die ich für die verschiedenartigen Fragen, welche durch meine Abhandlung veranlasst wurden, nöthig hatte. Besonders zu grossem Dank verpflichtet bin ich Herrn Dr. Ekholm wegen seiner nie ermüdenden Gefälligkeit bei den zeitraubenden Untersuchungen.

1) Ebermayer, *Die physikalischen Einwirkungen etc.* S. 14 ff. — Wollny, E., *Der Einfluss der Pflanzendecke und Beschattung auf die physikalischen Eigenschaften und die Fruchtbarkeit des Bodens.* Berlin 1877, S. 139 ff.

2) Vgl. oben S. 199 ff. (Kerner, Klinggräff). — Herr Lector N. C. Kindberg hat mir gefälligst mitgetheilt, dass die Form von *Pyrola rotundifolia*, die er mehrere Jahre hindurch auf dem Dovre (Norwegen) an der höchsten Grenze der Birkenregion beobachtet, daselbst an einem ungewöhnlichen Standort wächst, nämlich auf trockenem und offenem Boden. Nach einem mir gütigst überlassenen Exemplar dieser Form zu urtheilen, weicht, so viel ich habe finden können, der anatomische Charakter des Blattes in keinerlei Weise von dem der gewöhnlichen *P. rotundifolia* ab. Indessen sollen ihre äusseren Charaktere von dem

keineswegs bewiesen, dass die Feuchtigkeit des Bodens als solche die Transpiration herabsetzt. Gestützt auf die einschlägige Litteratur und auf Verhältnissverhältnisse habe ich oben das Gegentheil zu beweisen gesucht. Wenn nun auch Eberdt gefunden, dass ein feuchterer Boden ein lockreres Blattgewebe verursacht und Leist ein lockreres Gewebe bei Alpenpflanzen constatirt hat, so beweist dies nichts für die Evaporationskraft des Klimas. Unter sonst gleichen Bedingungen zieht natürlich ein lockreres Gewebe eher eine stärkere Transpiration nach sich! — Folgender Ausspruch Leist's (S. 189) scheint mir daher sehr irreleitend: „Die Unterschiede im Blattbau müssen offenbar grösser und deutlicher werden, wenn die beiden Factoren, herabgesetzte Transpiration infolge grosser Luftfeuchtigkeit und grosse Bodenfeuchtigkeit, vereinigt auf das Blatt einwirken.“<sup>1)</sup>

Bonnier<sup>2)</sup> hat Culturversuche in Alpengegenden gemacht mit Beobachtung vieler Vorsichtsmaassregeln. Da mir indessen nur der erste Theil seiner Darstellung zu Gesicht gekommen, kann ich nicht näher darauf eingehen, sondern erwähne nur einige seiner Beobachtungen zusammen mit denen des folgenden Verfassers und theilweise nach den Angaben desselben.

Wagner<sup>3)</sup> ist ebenso wie Bonnier<sup>4)</sup> zu dem Resultat gelangt, dass die Blätter der Alpenpflanzen gewöhnlich ein stärker entwickeltes

---

der gewöhnlichen Form ebenso abweichen, wie die arktische *P. grandiflora*, und nach Lector Kindberg's Aussage soll auch Professor Warming in Kopenhagen sie für identisch mit letzterer halten. (Vgl. oben S. 144.)

1) Irgend welche Begriffsverwirrung muss einer solchen Aeusserung zu Grunde liegen. Wenn ein feuchterer Boden ein lockreres Blattmesophyll verursacht, wenn Schattenpflanzen ein lockreres Mesophyll besitzen und wenn schliesslich die äusseren Bedingungen der Transpiration im Schatten weniger hervortreten als in der Sonne, so folgt hieraus nicht, dass der feuchtere Boden die Transpiration herabsetzt! Im Gegentheil, der wasserreichere Boden vermehrt die Transpiration u. a. gerade dadurch, dass er ein lockreres Gewebe verursacht (wie man behauptet) und sucht daher den übrigen, den Schattenpflanzen eigenthümlichen äusseren Verhältnissen entgegenzuwirken.

2) Bonnier, M. G., *Cultures experimentales dans les alpes et les Pyrénées. Revue générale de Botanique. Paris 1890.*

3) Wagner, A., *Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Cl. Band 101. Wien 1892.*

4) Bonnier, G., *Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. Bull. de la soc. bot. de France 1888, S. 438:* „L'une des plus constantes différences s'observe dans les feuilles dont la parenchyme en palissade est, pour la même espèce, plus développé dans les hautes altitudes que dans les plaines.“

Palissadenparenchym haben, wobei noch die Blattgrösse abnimmt, aber die Dicke zunimmt. Also ganz das Gegentheil von dem, was Leist sagt. In Bezug auf die epidermale Bildung dagegen stimmen die Beobachtungen von Leist und Bonnier mit einander überein, da sie beide gefunden, dass die Aussenwand und die Cuticula der Alpenblätter stärker entwickelt sind, und auch Wagner sagt (S. 513), dass seine Untersuchung „das für viele Fälle bestätigen muss, ohne auch diesem Satz allgemeine Giltigkeit zuzuerkennen“.

Wie soll man sich nun diese ganz entgegengesetzten Ergebnisse in Bezug auf die Bildung des Mesophylls erklären; sind sie wirklich unvereinbar? — Wagner sagt (S. 490): „Diese beiden Ansichten über die Veränderungen des Blattbaues in der Höhe können nun schwerlich in ihrem vollen Umfange neben einander Giltigkeit haben, wenn man nicht annehmen will, dass einzelne Gebiete der Alpen der Vegetation ganz und gar verschiedene Lebensbedingungen gewähren, so dass auf dem einen Berggipfel die Blätter den Charakter der Sonnenpflanzen, auf einem anderen den der Schattenpflanzen an sich trügen. Da diese Verschiedenheiten der klimatischen Verhältnisse aber sehr bedeutende sein müssten, so ist einleuchtend, dass, da für dieselben keine hinreichenden Gründe vorhanden zu sein scheinen, man zunächst die Annahme einer derartigen Möglichkeit von sich weist. Von vorne herein haben die Behauptungen Bonnier's den Vortheil grosser Wahrscheinlichkeit für sich. Denn nachdem zahlreiche Arbeiten den hohen Einfluss der Lichtintensität auf die Ausbildung der Assimilationsgewebe, sei er nun directer oder indirecter Natur, bewiesen haben, muss es nothwendig befremden, dass in den Alpen, wo die Insolation aus mehreren Gründen eine erhöhte ist, diese nicht nur eine gleichfalls erhöhte, sondern überhaupt alle specifische Wirkung verlieren, dass im Gegentheil je mehr die Beleuchtung zunimmt, desto mehr die Ausbildung des Assimilationsgewebes unterbleiben soll.“

Gestützt auf Hann u. A. habe ich oben zu zeigen gesucht, dass die Verhältnisse auf verschiedenen Bergen und in verschiedenen Theilen desselben Höhenzuges thatsächlich so verschieden sein können, dass die Pflanzen sich ganz verschieden entwickeln müssen im Falle sie plastisch sind. Einen sehr guten Beweis hierfür gewährt das oben nach Schimper angeführte Beispiel von verschiedenen Höhen der Berge Javas, worauf ich verweise (eine hygrophile Vegetation entwickelt sich in der Wolkenregion, und höher hinauf eine xerophile). Nun ist es aber interessant zu erfahren, dass, abgesehen von ver-

schiedenen Gegenden, Leist im Allgemeinen seine Beobachtungen in niedrigeren Höhen als Bonnier und Wagner angestellt hat. Während nämlich der erstere, so viel ich gesehen habe, sich meistens unter 2000 m über dem Meeresspiegel aufgehalten hat, so haben die beiden anderen diese Höhe meistens überschritten. Es mag indessen dahingestellt bleiben, ob diese entgegengesetzten Resultate eine Folge der verticalen oder horizontalen Differenzen oder wahrscheinlicher beider zusammen gewesen sind. Wenn auch Leist's Beobachtungen nicht mit denselben Vorsichtsmaassregeln angestellt sind wie die, welche Bonnier und Wagner für die ihren getroffen haben, so darf man sie dennoch nicht bezweifeln oder ihnen alle Bedeutung absprechen. Im Gegentheil, es sind gerade diese scheinbaren Widersprüche, die mir am meisten lehrreich und erklärend schienen, und ich glaube in ihnen gute Belege für meine oben angeführten Ansichten gefunden zu haben.

Wie schon vorher gesagt, ist mir, wie auch Wagner, das Licht die Hauptursache der Ausbildung von Assimilationsparenchym, und es ist anzunehmen, dass die Verhältnisse für die Wirkung des Lichtes weniger günstig gewesen sind an den Orten, wo Leist seine Beobachtungen machte, als da, wo Bonnier und Wagner arbeiteten. Besonders bemerkenswerth aber ist, dass alle drei in ihren Beobachtungen über die epidermale Ausbildung mit einander übereinstimmen<sup>1)</sup>, und hierin möchte ich einen specifischeren alpinen Charakter erblicken, den ich mir als durch vermehrte Transspiration und gesteigertes Bedürfniss nach Transspirationsschutz erkläre. Dieses ist jedoch das Gegentheil von der Ansicht Wagner's, der folglich mit Leist darin übereinstimmt, dass er die Verdunstung mit zunehmender Höhe abnehmen lässt. Da er aber seine Ansicht mit

---

1) Vgl. jedoch die oben angeführten Worte Wagner's, die, sowie viele andere Aeusserungen in seiner Schrift einen gewissen Zweifel darüber anzudeuten scheinen, wie es sich hiermit wohl verhalten mag. Da aber Wagner sich nicht näher hierauf einlässt und keine eingehende Beschreibung der betreffenden Verhältnisse liefert, muss ich dafürhalten, dass die mit steigender Höhe zunehmende Verdickung der Epidermisaussenwand (also der Transspirationsschutz) wenigstens bis jetzt am besten bewiesen ist. Ausnahmen gibt es natürlich hier wie überall, und zufällige Umstände können bewirken, dass man solche in grösserer oder kleinerer Anzahl antrifft; es sieht auch beinahe so aus, als ob die Unvereinbarkeit der Wagner'schen Annahme einer mit der Höhe zunehmenden Feuchtigkeit mit einer Zunahme des Transspirationsschutzes bewirkt hätte, dass Wagner gerade solchen Ausnahmen ein zu grosses Gewicht beigelegt hätte.

keinen besonderen oder neuen Beweisen<sup>1)</sup> belegt, muss ich auf das verweisen, was ich in dieser Frage bei der Prüfung von Leist's Gründen hierfür gesagt habe.

Im Anschluss an die Frage von der Transpiration gebe ich hier dieselbe Frankland'sche Tabelle wieder, die auch Wagner (nach Hann) anführt und worin die Zunahme der Unterschiede zwischen der Temperatur in der Sonne und im Schatten mit der steigenden Seehöhe gezeigt wird:

Ort	Seehöhe in m Sonnenhöhe 60°	Thermometer	
		im Schatten	in der Sonne
Whitby . . . . .	20	32,2	37,8
Pontresina . . . . .	1800	26,5	44,0
Bernina H. . . . .	2330	19,1	46,4
Diavolezza . . . . .	2980	6,0	59,5

Wie soll man sich nun das Verhalten der Verdunstung z. B. in Diavolezza vorstellen, wo der Thermometer im Schatten 6°, dagegen in der Sonne beinahe 60° zeigt? Angenommen, dass der Schatten durch bewölkten Himmel verursacht und die Luft vollständig mit Wasserdampf gesättigt ist, also 100% Wasser enthält. Dies kann für einen Augenblick der Fall sein, im nächsten aber theilt sich das Gewölk und die Sonne strahlt unbedeckt herunter, wobei der Thermometer eine Temperatur von ungefähr 60° zeigt. Höchst wahrscheinlich können die Differenzen in diesem Falle noch grösser werden, als wenn der Schatten durch die Lage verursacht ist, denn in letzterem Falle, wo man sich die Sonne die ganze Zeit hindurch wirkend zu denken hat, ist anzunehmen, dass die Schattentemperatur durch die Bewegung der Luft oder durch die Leitung von benachbarten wärmeren Lagen aus etwas erhöht wird. — Wenn nun die Temperatur des Sonnenthermometers wirklich auch die der Luft wäre und wenn die absolute Feuchtigkeit der Luft sich nicht änderte, so würden wir die kolossale Umwälzung der relativen Luftfeuchtigkeit von 100% bis auf 4,7% erhalten, was eine unerhörte Verdunstung zur Folge haben müsste, besonders wegen der dünnen Luft und der plötzlichen Veränderung, und kaum eine einzige Pflanze in der dürrsten Wüste dürfte jemals auf eine solche Probe gestellt worden sein.<sup>2)</sup> Nun erleiden, wie bekannt, die Ver-

1) Auch Wagner gibt ein Citat aus Hann's Klimatologie wieder, ich sehe jedoch nicht ein, dass es etwas zur Sache beweist, wenn ich es mit meinen Auszügen aus demselben Werke vergleiche. Einen zweiten Beweis der geringeren Verdunstung findet Wagner in der anatomischen Ausbildung, worüber Näheres weiter unten.

2) Zum besseren Vergleiche sei Folgendes aus Ebermayer (Die physikalischen Einwirkungen etc. S. 147) angeführt: „Nach dem Vorschlag von Vivenot Flora 1895. 15

hältnisse verschiedentliche Modificationen, theils dadurch, dass die Lufttemperatur nicht so schnell oder bis auf die Höhe steigt, wie es der Thermometer angibt, theils nimmt die absolute Luftfeuchtigkeit wahrscheinlich durch Verdunstung des Bodens zu. Inzwischen darf man nicht vergessen, dass der Wärmegrad, bis auf welchen die Pflanzen selbst erwärmt werden (also ihre Absorption der Wärmestrahlen), wahrscheinlich kaum geringer ist als der Thermometerausschlag, ja denselben sogar übertreffen kann, wie directe Experimente lehren, oder jedenfalls demselben weit näher kommt als der Capacität der Luft in dieser Beziehung<sup>1)</sup>, und die Ausdehnung des in der Pflanze befindlichen Wasserdampfes mit entsprechender Verdrängung (resp. Verlust) von Wasser muss jedenfalls höchst bedeutend werden können. Ob dabei der Transpirationsschutz den grössten Nutzen gewährt, indem er direct eine zu starke Verdunstung verhindert oder indem er das Zerreißen und Zersprengen der Gewebe infolge der gewaltsamen Gasausdehnung (oder beim Gefrieren, vgl. Christ, Breitenlohner) verhütet, das ist wieder eine andere Frage.

Nach Christ (*Pflanzenleben der Schweiz*, S. 257 ff.) sind noch höhere Temperaturdifferenzen beobachtet worden: „Schon Saussure hat in den Hochalpen an sonnigen Tagen die Temperatur der Luft mit denen der Erdoberfläche oder einer dunkeln Thermometerkugel bei directer Besonnung verglichen. Er hat am Montblanc bei 6,2<sup>o</sup> Lufttemperatur eine Erwärmung bis auf 87<sup>o</sup> durch die Insolation beobachtet!“ — Ferner sagt Christ von den alpinen Pflanzen: „Entweder sind ihre Blätter straff, dicklich und fähig, durch eine sehr solide Oberhaut der gewaltigen Austrocknung ihrer Oberfläche zu widerstehen, welche ihnen die in-

(*Ueber die Messung der Luftfeuchtigkeit zur richtigen Würdigung der Klimate*, Wien 1864) bezeichnen wir als trockene Klimate jene, deren relativer Feuchtigkeitsgehalt sich unter 70<sup>o</sup>/<sub>o</sub> bewegt, als feuchte hingegen jene, bei welchen die relative Feuchtigkeit 70<sup>o</sup>/<sub>o</sub> übersteigt. Sehr trocken ist das Klima bei einer relativen Feuchtigkeit bis zu 55<sup>o</sup>/<sub>o</sub>“.

1) Vgl. Askenasy, *Ueber die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlichte annehmen*. *Bot. Zeitung* 1875, S. 441. — Askenasy benützte Pflanzen, die im botanischen Garten in Heidelberg standen; diese „wurden eingeschnitten und die Quecksilberkugel in diesen Schnitt (z. B. in das Innere einer *Sempervivum rosette*) eingesteckt“, wobei sich folgende Zahlen ergaben:

	Luft- Temperatur	Temperatur im Innern der Pflanze
<i>Sempervivum alpinum</i> . . . .	49,3 <sup>o</sup> C.	49,7 <sup>o</sup> C.
„ <i>arenarium</i> . . . .	48,7 <sup>o</sup>	48,7 <sup>o</sup>
„ <i>spec.</i> . . . .	51,2 <sup>o</sup>	48,7 <sup>o</sup>

Volkens (*Die Flora der Aegypt.-arab. Wüste* S. 40) steckte einen Thermometer in die succulenten Blätter von *Mesembryanthemum Forskalii*, wobei er fand, „dass zur Zeit des höchsten Sonnenstandes eine Erwärmung von 5–8<sup>o</sup> C. über die Lufttemperatur sehr häufig eintritt“.



tensive Besonnung zeitweilig zumuthet, oder sie sind durch dichte Behaarung vor diesen Einwirkungen geschützt.“ . . . „Die anatomische Untersuchung der Alpenpflanzen lehrt, dass die Zellen ihrer Blätter kleiner, die Zellwand dicker, der Zellinhalt weit concentrirter ist als bei den Ebenenpflanzen“ etc.

Siehe ferner Breitenlohner<sup>1)</sup>, der auf S. 150 ff. von der Trockenheit des alpinen Klimas redet, sowie von der starken Wiederstrahlung des Sonnenlichtes von den Bergwänden, wodurch die Temperatur noch mehr erhöht wird u. s. w., und besonders (auf S. 155) von der Beschaffenheit (Feuchtigkeit) des Bodens in den Alpen: „Die Begünstigung der Südseite durch starke Insolation muss die Bodentemperatur am Tage erheblich steigern und damit auch die Verdunstung potenziren. In der Nacht gefriert wieder der Boden zufolge der bedeutenden Ausstrahlung. Dieser Wechsel von Gefrieren und Aufthauen von Nacht zu Tag ist gleichbedeutend mit erhöhtem Verlust an Bodenfeuchtigkeit. — Während des Aufthauens am Tage erscheint der Boden allemal nasser, als er den Abend zuvor im offenen Zustande war. Zudem bewirkt der Frost eine Lockerung des Bodengefüges und macht wenigstens die oberflächlichen Bodenschichten den austrocknenden Einflüssen zugänglicher. — Vgl. auch Schröter,<sup>2)</sup> der sagt: „L'insolation de jour et la radiation de nuit est grande d'où dérive une forte oscillation de la température. — La force d'évaporation est souvent très grande. — Le mouvement de l'air est fort“ etc.

Indem Wagner am Schlusse seiner Schrift (S. 546) die Ergebnisse zusammenfasst, hebt er die Gründe hervor, die er aus der anatomischen Ausbildung der Alpenblätter schöpft, und die nach seiner Meinung für seine Ansicht sprechen, indem er sagt: „Die Blätter der Alpenpflanzen zeigen keine so durchgreifenden Schutzanpassungen, wie starke Transpiration solche hervorzurufen pflegt. Dies drückt sich aus: In der meist lockeren Struktur des Mesophylls, in dem Mangel stärker verdickter Epidermis bei vielen Formen, vollständigem Mangel an Wassergewebe und in der meist exponirten Lage der Spaltöffnungen.“

Was nun zuerst die lockere Struktur des Mesophylls betrifft, so wird diese Aeusserung an anderen Stellen derselben Schrift, z. B. auf S. 511 modificirt: „Dass im Ganzen und Grosse die Alpenblätter eine mehr lockere Struktur besitzen, habe ich ebenfalls beobachtet; aber die vollgiltige Verallgemeinerung, welche Leist seiner Wahrnehmung zu Theil werden lässt, ist auch diessmal nicht am Platze. Nicht alle Alpenblätter zeigen eine Förderung des Intercellularsystems, bei einigen war im Gegentheile eher eine Einschränkung desselben zu constatiren. Zunächst ist darauf aufmerksam zu machen,

1) *Der Winterbrand der Holzgewächse in den Alpen. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik 1885.*

2) *Le climat des Alpes et son influence sur la flore alpine. Compte rendu des Travaux présentés à la soixante-douzième session de la société helvétique des sciences naturelles réunie à Lugano les 9., 10., et 11. Septembre 1889. S. 10.*

dass auf der Unterseite jener dorsiventralen Formen, welche in der Höhe mehr minder weit entwickelte Palissaden an Stelle der äussersten Schwammparenchymlage aufweisen, eine Verminderung der Gesamtintercellularen eintritt, wenn auch diese Palissadenschichte ein sehr lockeres Gefüge beibehält. Auch Fälle, wo mit zunehmender Höhe des Standortes typisches Schwammparenchym mit reich verzweigten Zellen enthalten bleibt und dennoch Reduction, wenigstens in der Grösse der Zellzwischenräume eintritt, sind nicht ausgeschlossen. Ebenso treffen wir auch im Palissadengewebe bei manchen Alpenpflanzen eine sehr dichte Anordnung der Zellen.“

Es ist übrigens keineswegs ausgemacht, in welcher Beziehung ein lockeres Mesophyll zur Transspiration steht, oder ob man wirklich berechtigt ist, aus einem lockeren Gewebe auf eine verminderte Transspiration zu schliessen, wenigstens nicht ohne gebührende Rücksicht auf andere und für die Transspiration zweifelsohne wichtigere Umstände. Zum Beweise hierfür will ich Wagner's Aeusserung S. 546 anführen: „Das grösste Schutzbedürfniss zeigen die wintergrünen Gewächse wegen der zur Zeit der Schneeschmelze für sie erwachsenen Transspirationsgefahr. Die Anpassung findet am meisten Ausdruck in einer stärkeren Ausbildung der Epidermisaussenwand.“ — Aus Wagner's Darstellung geht nun allerdings nicht hervor, wie es sich mit den Intercellularräumen der immergrünen Gewächse verhält, ob diese grösser oder kleiner sind, als bei den Tieflandsformen. Aber im Allgemeinen müsste wohl, nach der Auffassung Wagner's, wenn überhaupt, so gerade besonders bei diesen Pflanzen eine Verkleinerung der Zwischenräume notwendig sein. Lalanne<sup>1)</sup>, der die Anatomie der persistenten Blätter besonders studirt hat, sagt indessen: „Constamment chez les feuilles persistantes, le tissu lacuneux est plus lâche que chez les feuilles caduques. Les espaces aërifères sont plus nombreux et plus grands.“

Volkens<sup>2)</sup> scheint die Intercellularen „als Mittel der Assimilationsenergie zu steigern“ aufzufassen, was auch viel für sich hat. Man erhält dadurch einen Einblick in die Ursachen, wesshalb Schattenblätter und wesshalb persistente Blätter ein lockeres Mesophyll erhalten, nämlich jene, um dem spärlicheren Lichte entgegenzuwirken, oder, richtiger gesagt, um es besser auszubeuten, diese um ihrer inhärenten geringen Wachstumsenergie das Gleichgewicht zu halten.

1) Lalanne, G., *Recherches sur les caractères anatomiques des feuilles persistantes des Dicotylédones*. Bordeaux 1890. S. 122.

2) *Die Flora der ägypt-arab. Wüste*. S. 75.

Nimmt man an, dass eine in gewöhnlicher Beleuchtung wachsende Pflanze so zu sagen am normalsten sowohl in Bezug auf die epidermale Verdickung (und Cuticulabildung) als auch auf die Wachstumsenergie ausgebildet ist, so besitzt dagegen eine Schattenpflanze ein Minimum von epidermaler Verdickung und ein Maximum von Wachstumsenergie, und eine sempervirente Pflanze umgekehrt ein Maximum der ersteren und ein Minimum der letzteren. Beide Extreme werden nun auf dieselbe Weise gehemmt oder ausgeglichen, d. h. durch ein lockeres Mesophyll und durch zahlreichere Spaltöffnungen (also gewissermassen mit Jaccard's erwähnten Versuchen vergleichbar, s. oben S. 176), da sich ja denken lässt, dass die directe Aufnahme von Kohlendioxyd aus der Luft (durch die Epidermis) erschwert wird bei Schattenpflanzen wegen des schwächeren Lichts und bei Immergrünen wegen ihrer dicken Epidermis.

Der Beweis, den Volkens führt um zu erklären, weshalb die Intercellulare im Palissadenparenchym klein, dagegen im Schwammparenchym gross sind, scheint mir aber so eigenthümlich, dass ich zweifle, ob ich ihn recht verstanden habe. Es kommt mir nämlich vor, als habe Volkens sagen wollen, dass, je grössere Kraft (Licht) einem zu Gebote steht und je grösser die zur Verfügung stehende Fabrik (resp. mehrere Fabriken: Chlorophyllkörner), desto weniger Rohmaterial (Kohlendioxyd) nöthig sei, um in der Fabrik veredelt zu werden und umgekehrt! (Wenn man also z. B. eine grosse und eine kleine Cellulosefabrik mit einander vergleichen wollte, so würde erstere weniger Holz gebrauchen, um z. B. eine doppelte Menge Holzstoff zu erzeugen als letztere!)

Denkt man sich aber die Sache so, dass die grossen Intercellularräume desshalb im Schwammparenchym vorkommen, weil sie, wenn sie hierher verlegt werden, hier der Pflanze den geringsten Uebelstand bereiten — das Palissadenparenchym muss ja so viel wie möglich concentrirt sein, damit die hauptsächlich dieses Gewebe treffenden Lichtstrahlen möglichst ausgenutzt werden können —, so kann man in den Intercellularräumen ein gemeinsames Reservoir des Kohlendioxyds erblicken, das sowohl von den kleinen Fabriken im Palissaden- als auch im Schwammparenchym verbraucht wird, doch am meisten von den ersteren, deren es mehr gibt, und zwar obgleich dieses Reservoir sie nicht so dicht und nahe umgibt, was auch wahrscheinlich nicht von grossem Belang ist; denn die Grösse der Absorptionsfläche dürfte in diesem Falle eine unwesentlichere Rolle spielen als die Stärke des Verbrauchs und des daraus entstehenden Bedarfs.

Hierin scheint auch eine Erklärung zu liegen, wesshalb isolaterale Blätter häufig durch ein „lockeres Gefüge des Mesophylls“ ausgezeichnet sind.<sup>1)</sup> Bei diesen Blättern (man meint ja gewöhnlich mit isolateralen Blättern solche, die Palissadenparenchym auf beiden Seiten besitzen) fehlt das in dorsiventralen Blättern auf der einen Seite vorkommende Schwammparenchym, und die nöthigen Zwischenräume sind hier durch die lockrere Verbindung der Palissadenzellen gebildet.

Die übrigen aus anatomischen Verhältnissen geschöpften Gründe, die Wagner für die Behauptung anführt, dass die Alpenpflanzen nicht für einen besonderen Transpirationsschutz construirt seien, sind das Fehlen einer stärker verdickten Epidermis bei vielen Formen, vollständiger Mangel an Wassergewebe und die gewöhnlich exponirte Lage der Spaltöffnungen. — Was den erstgenannten Grund betrifft, muss ich auf das oben hierüber Gesagte verweisen, wesshalb dieser Beweis als höchst problematisch anzusehen ist und ohne Zweifel viel eher das Gegentheil beweist, da die Verhältnisse nach allem zu urtheilen (nach den übereinstimmenden Angaben anderer Verfasser und auch von Wagner selbst nicht geleugnet) eher umgekehrt sind, d. h. die Epidermis der Alpenpflanzen verdickt sich in den meisten Fällen.

Die beiden anderen Gründe dagegen kann ich keineswegs irgendwie beweisend finden. Denn man hat natürlich nicht das Recht, bestimmte Anforderungen an die Art und Weise der Anpassung der Pflanzen zu stellen. Die Natur besitzt unendlich viele Mittel und Wege, um dasselbe Ziel zu erreichen, und wenn es nicht in dem Bauplan einer Pflanze liegt, sich durch specielle Wassergewebe oder durch vertiefte Spaltöffnungen zu schützen, so darf man es derselben nicht verübeln. Was nun besonders das Wassergewebe betrifft, so ist ja anzunehmen, dass dieses Schutzmittel den Alpenpflanzen nachtheilig sein könnte wegen der starken Kälte, der sie ausgesetzt sind, und die, wie bekannt, gerade den wasserreichsten Pflanzen am schädlichsten ist. Uebrigens könnte man sich fragen, ob nicht die Verschleimung sehr wohl wenigstens als ein Ersatz der Wassergewebe anzusehen sein könnte. Weiteres hierüber siehe unten.

Man vergleiche hiermit Schimper's Aeusserung über die Transpiration der Pflanzen auf den Bergen Javas (a. a. O. S. 1054): „Beinahe alle Schutzmittel, die wir für andere Fälle kennen, kommen auch hier zur Verwendung, am wenigsten jedoch Wassergewebe.“

1) Vgl. Heinricher, *Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. Pringsh. Jahrb. 15. 1884, S. 561.*

Succulenten, die in alpinen Floren stellenweise häufig sind, fehlen gänzlich; das gewöhnlichste Schutzmittel ist starke Verdickung und Cuticularisierung der Aussenwand der Epidermis. Dieselben Arten, in tieferen Regionen cultivirt, verlieren sowohl in ihrem Gesammthabitus als auch in anatomischen Bau den xerophilen Charakter beinahe vollständig“.

Johow<sup>1)</sup> unterscheidet zwischen der Entwicklung der Behaarung und der Entwicklung der Aussenwand im Uebrigen, indem er sagt, dass die Behaarung vor Allem als Temperaturschutz (ebenso Tschirsch), die Cuticularisation etc. als Transspirationsschutz diene. Diese Behauptung stützt er durch den Umstand, dass behaarte Pflanzen besonders auf hohen Bergen, Steppen etc. wachsen, wo die Temperatur plötzlich und bedeutend wechselt. Pflanzen dagegen mit starken Aussenwänden (ohne Behaarung) kommen vor Allem in dürren, tropischen Gegenden vor, besonders bei baumartigen Gewächsen, bei denen es vor Allem die starke Verdunstung ist, die verhindert werden muss: „An tropischen Küsten (z. B. auf den westindischen Inseln), wo die Wärmestrahlung niemals eine solche Höhe erreicht, dass dadurch der Organismus der Pflanzen geschädigt werden könnte, wo hingegen oft eine sehr bedeutende mit Dürre verbundene Hitze herrscht, sind stark behaarte Gewächse nichts weniger als häufig“.

Dieser Auffassung an und für sich will ich nicht entgegentreten; da jedoch die Verdunstung, wie bekannt, mit den Temperaturverhältnissen in innigster Beziehung steht, indem die Luft im einen Augenblick mit Feuchtigkeit gesättigt sein kann, während die Temperatur niedrig ist, im anderen Augenblick dagegen mehr minder schnell bei steigender Temperatur wieder mehr minder trocken wird, so könnte man sich wohl fragen, ob nicht auch in diesem Falle die Transspiration der bestimmende Factor wird. Hierfür spricht der Umstand, dass vorzugsweise niedrige Pflanzen stark behaart sind, die höheren dagegen (Bäume u. s. w.), die doch durch die dem Wind und der Wärmestrahlung exponirte Lage ihrer Blätter und anderer Theile in höherem Grade den Unbilden der Temperatur ausgesetzt sind, gewöhnlich glatte Blätter haben.<sup>2)</sup> Diese beiden Arten von Schutz

1) *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortserhältnissen. Pflanzl. Jahrb. 15. 1883, S. 306 ff.*

2) Besonders bemerkenswerth ist die Thatsache, auf die mich Assistent Dahlstedt aufmerksam gemacht hat, dass an Pflanzen in dürren hochgelegenen Gegenden (z. B. auf den inneren spanischen Hochebenen) oft die dem Boden zunächst befindliche Blattrosette sehr stark behaart ist, während die Stammtheile des hieraus aufsteigenden Stengels, sowie dessen Blätter glatt sind. Dies ist z. B. der Fall mit einigen *Hieracium*-Arten, die dadurch ein höchst eigenthümliches

scheinen mir daher wahrscheinlich ein Moderiren der Transspiration zu bezwecken, wie man auch sagen kann, dass die eine Schutzvorrichtung die andere vertreten kann, wie es Areschoug<sup>1)</sup> bei den in den Mittelländern vorkommenden *Rosmarinus officinalis* gezeigt hat, dessen Blätter an der oberen Seite eine dickwandige Oberhaut, dagegen an der Unterseite eine sehr dünne Epidermis besitzen, wobei jedoch eine sehr starke Behaarung hinzukommt.

Welches ist nun der Grund dafür, dass die Pflanzen gewisser Gegenden im Allgemeinen behaarter sind als in anderen Gebieten? Es liesse sich denken, dass irgend eine Eigenthümlichkeit der Intensität des Sonnenlichtes, die aus unbekanntem Ursachen in verschiedenen Gegenden bedeutend abwechselt<sup>2)</sup>, im Verein mit den inneren Konstruktionsverhältnissen der Pflanzen selbst dieses bewirkte: dass es z. B. für die eine Pflanzengattung oder im Allgemeinen für die Vegetation innerhalb eines gewissen Gebietes (z. B. in Alpengegenden) am zweckmässigsten wäre, wenn die Transspiration und zugleich auch die Wärmeabsorption vermindert würde, was wahrscheinlich am besten durch reichliche Behaarung geschehen könnte; dass aber in einer anderen Gegend, wo ein hoher Grad von Wärme dem inneren protoplasmatischen Bau und den Lebensfunctionen der daselbst wachsenden Pflanzen (z. B. tropische Gewächse) nicht schadet, sondern im Gegentheil nutzt, nur oder hauptsächlich die Verdunstung geregelt zu werden braucht.

Wegen des oben Gesagten, nämlich dass die höheren Pflanzen die am wenigsten behaarten sind, und ferner desshalb, weil verdickte und glatte Aussenwände vorzugsweise immergrüne Pflanzen charakterisiren (wie die tropischen Lignosen), so möchte ich indessen den Grund dieser Vorrichtungen lieber in mechanischen Ursachen suchen. Für die genannten Pflanzen ist nämlich eine stärkere me-

Aussehen erhalten und die wegen ihrer unteren Parthien zu einer ganz anderen Gruppe als der, welcher sie nach ihren oberen Theilen angehören, geführt werden könnten. Möglicherweise steht indessen dieses vielmehr mit verschiedenen klimatologischen Verhältnissen in den verschiedenen Jahreszeiten in Beziehung, während deren die verschiedenen Theile der Pflanzen sich aufbauen. Vgl. Kerner, *Pflanzenleben I*, S. 294.

1) Engler's Jahrb. 1882, S. 525.

2) Vgl. Hann, *Klimatologie* S. 382. — Man könnte infolge dessen geneigt sein, eine in verschiedenen Theilen der Erde verschiedene Zusammensetzung der Atmosphäre anzunehmen und zwar entweder durch Auftreten irgend eines noch nicht entdeckten Stoffes oder durch irgend welche Modification der bisher bekannten Bestandtheile.



chanische Widerstandsfähigkeit von besonderer Bedeutung und diese wird am einfachsten durch Verdickung der Aussenwände erworben. Die Behaarung dagegen wäre für diesen Zweck nutzlos. Man darf jedoch nicht glauben, dass der den Pflanzen aus solchen mechanischen Vorrichtungen erwachsende Vortheil primärer Natur ist, d. h. dass die Wände gerade zu diesem Zwecke verdickt werden, sondern dies steht wahrscheinlich mit der Transspiration in Beziehung, aber diese Modification des Transspirationsschutzes ist den mechanischen Vorrichtungen zuzuschreiben.

Man kann auch geneigt sein, für die stärkere Haarbildung an der Unterseite der Blätter eine der hier oben vorgeschlagenen Deutung entsprechende biologische Erklärung zu suchen. Einerseits werden nämlich die Lichtstrahlen in ihrer Arbeit an der Assimilation weniger durch eine stark epidermale Wandverdickung an der Oberseite des Blattes gehindert, als durch eine hier auftretende reichliche Behaarung, und andererseits bildet die Behaarung der Unterseite ein geringeres mechanisches Hinderniss für die Bewegungen der hier häufiger vorkommenden Spaltöffnungen, als eine starre und schwer verschiebbare Oberhaut, wobei noch den Spaltöffnungen ohne Zweifel ein passenderer Schutz durch Haare als durch Verdickung der Aussenwände sowohl gegen allzu starke Transspiration als auch gegen Benetzung durch Thau etc. bereitet wird.

In dem oben Gesagten habe ich mich der zunächst liegenden teleologischen Anschauungsweise bedient; die *Causae efficientes* hingegen muss ich übergehen und es dahin gestellt sein lassen, ob sie zu suchen sind z. B. in der geringen Wachstumsenergie der immergrünen Gewächse und in damit in Beziehung stehenden Ursachen, in mechanischem Reiz des Windes oder in irgend welchen anderen Verhältnissen.

Ausser den Gründen, die nun Wagner a. a. O. zum Beweise seiner Behauptung, dass die Alpenpflanzen nicht mit Schutzvorkehrungen gegen starke Transspiration ausgerüstet seien, muss ich auch auf seine Beobachtungen über die Vertheilung der Spaltöffnungen aufmerksam machen, da man hierin einen Beleg für die Ansicht suchen könnte, dass die Transspirationsbedingungen in den Alpengegenden weniger günstig wären. Wagner sagt (S. 513): „Pflanzen mit oberseits spaltöffnungslosen Blättern sind in der Minderzahl. Hingegen solche mit gleichmässiger oder oben vorherrschender Vertheilung der Stomata sind in überwiegender Mehrheit zu finden“.

Die Frage von den Spaltöffnungen und die rechte Erklärung ihres Auftretens und übriger Beziehungen sind, wie bekannt, ein

sehr schwieriges Kapitel, denn diese Organe sind an und für sich höchst verwickelte Vorrichtungen und werden es in noch höherem Maasse durch die verschiedenen Functionsweisen der benachbarten Gewebe. Einige für die Auffassung dieser Frage aufklärende Umstände will ich jedoch hier erwähnen.

Der Umstand, dass Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Blattes vorkommen, muss jedenfalls, *ceteris paribus*, eine stärkere Transpiration bewirken, auch wenn ihre Anzahl desshalb nicht grösser ist.<sup>1)</sup> Denn der Luftaustausch, der Zug, muss ja stärker werden, wenn man die Fenster auf zwei Seiten offen hält als wenn dies nur auf der einen geschieht.

Man beachte indessen, dass, wie aus der Tabelle bei Wagner auf S. 508 hervorgeht, es zum grossen Theil Pflanzen aus der Familie der Papilionaceen sind, die Spaltöffnungen auf der Oberseite besitzen. Nun ist dies, wie Kareltschikoff (a. a. O. S. 271) gezeigt, eine Eigenthümlichkeit gerade dieser Pflanzen, auch wenn sie in der Ebene vorkommen, wesshalb man hieraus keine Schlüsse in Bezug auf die Alpenpflanzen ziehen kann.

Ferner sind es, worauf auch W. selbst aufmerksam macht, besonders Alpenpflanzen mit *isolateralem* Blattbau, die Spaltöffnungen auf der Oberseite besitzen. Wegen der Isolateralität ist es in der Natur der Sache begründet, dass die Spaltöffnungen sich wenigstens bestreben werden, sich gleichmässig zu vertheilen, da sie, wenigstens was den Blattbau betrifft, keinen Grund haben, auf der einen Seite zahlreicher als auf der anderen aufzutreten.

Für die richtige Beurtheilung ist es jedoch von grösster Bedeutung, die Blattstellung der Alpengewächse zu kennen, von der man von vornherein vermuthen kann, dass sie eine andere als im Tiefland ist, und wobei die Erklärung der Tendenz der Spaltöffnungen sich auf der Blattoberseite hochalpiner Gewächse mehr zu entwickeln ebenso gesucht werden kann, wie Heinricher<sup>2)</sup> das gleichartige

1) Aus Wagner's Darstellung geht nicht hervor, ob die Zahl der Spaltöffnungen kleiner oder grösser ist als bei den entsprechenden Pflanzen des Tieflandes, obgleich, auch wenn letzteres der Fall sein sollte, dies für die Beantwortung der Frage von der Transpiration keine besondere Bedeutung hat. Man vergleiche auch hier (ebenso wie vorher betreffs der Intercellularen), wie es sich mit den persistenten Blättern verhält, bei denen Lalanne (a. a. O. S. 126) gefunden, dass „les stomates sont extrêmement abondants“, ohne dass man desshalb annehmen darf, dass das Bedürfniss sempervirenter Pflanzen nach Transpirationsschutz geringer wäre als bei anderen (eher ist das Gegentheil möglich).

2) Heinricher, E., *Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung*

Verhältniss von *Linum tenuifolium* erklärt: „Die Pflanze kommt auf der Insolation stark ausgesetztem, nur geringen Pflanzenwuchs zulassendem steinigem Boden vor, der ungemein erwärmt wird und dadurch die nach unten sehenden Blattflächen einer starken Wärmestrahlung aussetzt. Die steil aufgerichteten Blätter sind deshalb auf der nach dem Stengel sehenden Seite der Verdunstung weniger ausgesetzt und haben daher auch die Ausbildung der Spaltöffnungen auf diese Blattseite beschränkt“.

Nachdem ich nun die Gründe durchgenommen und geprüft habe, die Wagner in Anspruch nimmt für die Anpassung der Alpenpflanzen an verminderte Transpiration, will ich zuletzt einige von den Erscheinungen erwähnen, die für eine gesteigerte Transpiration und den davon abhängigen vermehrten Schutz sprechen. Diese sind hauptsächlich Wagner's eigenen Angaben entnommen:

1. Zunahme des unterirdischen und Abnahme des oberirdischen Systems;
2. mechanische Verstärkung;
3. kleinere Fläche, grössere Dicke (sowie Stellung?) der Blätter;
4. stärkere Entwicklung (Isolateralität) des Palissadenparenchyms;
5. stärkere Entwicklung der Epidermis;
6. Verschleimung der Innenwand der Epidermis;
7. Zellinhalt (Gerbsäure).

1. Betreffs der Frage von der Zunahme des unterirdischen und der Abnahme des oberirdischen Systems verweise ich z. B. auf Bonnier (*Cultures expérimentales, Revue générale 1890*; man beachte die Holzschnitte und Tafeln): „Un développement relatif plus considérable des parties souterrains“ und „une taille plus petite“. Wenn man auch auf dem alpinen wie auf dem arktischen Gebiete diese Umstände ungünstigen Nahrungsverhältnissen oder anderen Ursachen zuschreiben wollte (vgl. oben S. 152), so liegt doch die Bedeutung derselben für die Herabsetzung der Transpiration auf der Hand.

2. Die Existenz einer mechanischen Verstärkung geht allerdings nicht aus Wagner's Darstellung deutlich hervor. Jedoch wegen seiner Worte über das mechanische System (z. B. S. 517) sei an die Behauptung Tschirch's (Ueber einige Beziehungen etc.

*sichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora. Pringsh. Jahrb. 15. 1884, S. 533.* — Auch wenn die Blattstellung in den Alpen nicht anders wäre als im Tiefland, so müssen doch die Unterschiede der Licht- und Wärmeverhältnisse, denen die Ober- und die Unterseite des Blattes ausgesetzt ist, in den Alpen geringer sein; oder auch dürften sogar, wenigstens in gewissen Localitäten, diese

S. 167) erinnert, welcher sagt, dass die Biegungsfähigkeit zu der Trockenheit des Klimas in Beziehung zu stehen scheint und dass besonders die australischen Pflanzen bedeutende Bastgürtungen u. s. w. aufweisen. Wenn nun die alpinen Pflanzen trotz ihrer geringen verticalen Ausbildung dennoch eine auffallende mechanische Entwicklung erhalten, so sind sie dadurch u. a. gegen den Einfluss des Windes besser geschützt und demzufolge auch gegen Erschütterungen und Wasserverlust<sup>1)</sup>.

3. Die kleinere Fläche und die wenigstens relativ grössere Dicke der alpinen Blätter scheint wenigstens in hinreichender Höhe über dem Meeresspiegel sicher festgestellt zu sein und der Einfluss dieser Umstände auf die Abnahme der Wasserverdunstung wird wohl von Niemand bestritten<sup>2)</sup>. Ueber die Stellung der Blätter siehe oben S. 234.

4. Die stärkere Entwicklung des Palissadenparenchyms, die im Allgemeinen eine festere Struktur des Assimilationsystems zur Folge hat, muss mit dem im vorigen Absatz Gesagten in Beziehung gebracht werden, und hat u. a. einen auf dasselbe Ziel gerichteten Einfluss, wie die mechanische Verstärkung. Von besonderem Interesse ist die (nach Wagner), wie es scheint, starke Tendenz eines isolateralen Blattbaues mit Palissaden auf beiden Seiten des Blattes. Nun ist nach Heinricher (a. a. O. S. 557) der isolaterale Blattbau besonders gewissen Florengebieten charakteristisch: „so ist er offenbar in der Mediterranflora, der Steppen-

---

Verhältnisse ganz umgekehrt gewesen sein, und zwar infolge der starken Erwärmung des Bodens und der kräftigen Reflexion der Licht- und Wärmestrahlen. Vgl. auch Klausch P., *Ueber die Morphologie und Anatomie der Blätter von Bupleurum mit Berücksichtigung des Einflusses von Klima und Standort. Inaug.-Dissert. Leipzig 1887.*

1) Vgl. Baranetzky, *Ueber den Einfluss einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. Bot. Zeitung 1872, S. 65 ff.*

2) Man vergleiche z. B. Wagner's Tafel I, Fig. 7 und 8, die Blattquerschnitte von *Papaver pyrenaicum* vorstellen und zwar Fig. 7 aus dem botanischen Garten und Fig. 8 von einem alpinen Standort. Der Einfluss, den ein solcher Unterschied der Dicke auf die Transpiration üben muss, ist selbstverständlich und folgt ja demselben Gesetze, welches wir z. B. bei einer Wassermenge sehen, die, in einem weithalsigen Gefässe enthalten, schneller verdunstet, als in einem enghalsigen, da in diesem Falle die Verdunstungsfläche natürlich kleiner wird. Man kann übrigens argwöhnen, dass die offene Spalte der Spaltöffnung kleiner wird oder dass im Allgemeinen die Fähigkeit der Spaltöffnung sich zu öffnen abnimmt wegen der grösseren Festigkeit des Gewebes und wegen des entstehenden grösseren Widerstandes bei der Verkleinerung der Blattfläche.

flora, dem amerikanischen Prairieengebiet sehr verbreitet“. Diese Construction würde also besonders an dürrn und sonnigen Orten auftreten. Ueber die Ursache der Isolateralität sagt Heinricher: „Die beiden Factoren, starke Besonnung und Trockenheit, treten an den Standorten der Pflanzen mit isolateralem Blattbau meist vereint auf, doch scheint für die Ausbildung eines solchen Blattbaues die Trockenheit des Standortes keine nothwendige, nur eine mit der starken Insolation in der Regel gepaarte secundäre Bedingung zu sein. Wir finden nämlich isolateralen Blattbau auch an Pflanzen, die entschieden feuchte Standorte bewohnen, ausgeprägt, oder doch mehr oder minder scharf angedeutet“. Und einige Seiten weiter: „Es erscheint uns auf Grund des Angeführten die Insolation als der wesentlichste Factor, welcher auf die isolaterale Ausbildung der Blätter hinwirkt.“

Wenn man also nicht berechtigt sein dürfte, aus dem isolateralen Blattbau an und für sich irgend welche Schlüsse betreffs der Bodenbeschaffenheit oder der Trockenheit des Klimas der Alpengegenden im Allgemeinen zu ziehen, so spricht doch wohl wegen der Tendenz des isolateralen Blattbaues (wenn man nämlich an die anderen Gegenden denkt, wo die Isolateralität auftritt) die Wahrscheinlichkeit eher für als gegen Trockenheit des alpinen Klimas, — dass also die Transpiration dieses Gebietes gross ist.

Ueber die Aufgabe der Palissadenzellenform als eines Schutzmittels gegen Transpiration sei Folgendes aus Areschoug (Engler's Jahrb. 1882, S. 518 ff.) angeführt. „Es ist mir vorgekommen, als ob die begrenzte Wasserverdunstung solcher Blätter (mit stark entwickeltem Palissadenparenchym, nicht nur eine Folge der schwachen Entwicklung des Schwammparenchyms und der Beschaffenheit der Oberhaut wäre, sondern auch auf das mächtige Palissadenparenchym zurückzuführen sei. Viele Umstände scheinen nämlich darzuthun, dass dieses Gewebe infolge seines Reichthums an Chlorophyll im Stande ist, Wärme zu absorbiren und dadurch das unterliegende transspiratorische Gewebe gegen die Wärme, die das directe Sonnenlicht den Blättern zuführt, zu schützen. Ueberhaupt scheint dieses (Palissadenparenchym) das Schwammparenchym zu vertreten, wenn die Transpiration vermindert werden soll.“

Hier mögen noch einige andere diessbezügliche Stellen aus der Litteratur hinzugefügt werden. — Niedenzu (a. a. O. S. 229) glaubt bei *Arbutus Unedo* folgende Beziehung zwischen Standort und anatomischer Entwicklung gefunden

zu haben: „Je sonniger und trockener der Standort ist, umso mehr schwinden die Haarbildungen und Randzähne, um so consistenter wird die Cuticula, um so enger und höher werden die Epidermiszellen, um so mächtiger wird das Assimilationsgewebe, und zwar ebensowohl infolge einer — allerdings geringen — Zunahme der Schichtenzahl, wie ganz besonders infolge der Höhenzunahme der einzelnen Palissaden, wie Schwammparenchymzellen. Und dabei kommt es vor, dass die unmittelbar an die Palissaden, wie die untere Epidermis anstossenden Schichten des Schwammparenchyms sich palissadenartig ausbilden, womit die Isolateralität des Assimilationssystems eingeleitet wird.“

Schimper (a. a. O. S. 1048): „Die Wirkung concentrirterer Salzlösungen auf die Ausbildung der Gewebe ist derjenigen starker Beleuchtung ganz ähnlich; in beiden Fällen findet Abnahme der Oberfläche, Zunahme der Dicke durch stärkere Entwicklung der Palissaden, Zurücktreten der Intercellularen statt. Die Zunahme der Palissaden ist daher nicht oder nur theilweise als Anpassung an die Beleuchtung als solche zu betrachten; sie gehört vielmehr, wie es schon Areschoug annahm, zu den Schutzmitteln gegen Transspiration. Es ist in der That auch klar, dass die langgestreckte Gestalt der Palissadenzellen für rasche Wasserversorgung sehr geeignet ist.“ — Hieraus scheint hervorzugehen, dass Schimper die Ursachen des Auftretens von Palissaden (sowie die der xerophilen Ausbildung überhaupt) bei den Mangrov-Pflanzen eher in dem Salzgehalt des Wassers als in der Beleuchtung erblickt. Es scheint jedoch natürlicher zu sein, die Ursache hiervon ebensowie die der häufigen Isolateralität und Verticalstellung der Mangroven<sup>1)</sup> in erster Reihe in der starken tropischen Beleuchtung zu suchen, obgleich anzunehmen ist, dass die Wirkung der Sonnenstrahlen irgend wie durch starke Salzconcentrirung des Zelleninhalts verändert wird.

5. Ueber die epidermale Entwicklung habe ich bereits genug gesprochen; sie ist vielleicht der augenfälligste Grund.

6. Ueber die Verschleimung sagt Wagner (S. 515): „Noch ist ein anderes Vorkommen zu erwähnen, nämlich das verschleimter Epidermiszellen; und zwar handelt es sich in allen beobachteten Fällen um Verschleimung der Innenmembran“ etc. — Wegen Mangel an Vergleichen ist relativ genommen nichts hierüber zu sagen. Etwas anderes dagegen ist die Frage, wie man die Verschleimung als solche aufzufassen hat. — Nachdem Westermayer in seiner bekannten Abhandlung über das Hautgewebe der Pflanzen<sup>2)</sup> die starke Anschwellung der verschleimten Innenmembran im Wasser erwähnt, sagt er, dass „man den Eindruck erhält, als ob eine zweischichtige Epidermis vorläge“ und fährt dann fort: „Es liegt nun nahe, diesen hygroscopischen Polstern die Function zuzuschreiben,

1) Vgl. Schimper S. 1049. — Johow, F., *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen*, *Pringsh. Jahrb.* 15, 1884, S. 305.

2) Westermayer, M., *Ueber Bau und Function der pflanzlichen Hautgewebesysteme*. *Pringsh. Jahrb.* 14, 1883, S. 61.



Wasser abwechselnd zu speichern und bei Trockenheit unter Volumenverminderung wieder abzugeben. Doch ist es mir nicht gelungen, durch einen Versuch, diese Hypothese zu stützen.“ — Ob irgend ein neuerer Verfasser in Rede stehendes Verhältniss direct gezeigt hat, ist mir nicht bekannt. Es scheint jedoch, als wäre eine solche Membranverschleimung eine sogar noch zweckmässigere Vorrichtung für den Transpirationsschutz, als eine nur verdoppelte Epidermis, denn der Schleimstoff besitzt ja die Eigenschaft, Wasser an sich zu ziehen und zäher festzuhalten.<sup>1)</sup> Westermayer selbst scheint indessen unschlüssig zu sein, ob eine solche Verschleimung wirklich als Vorrichtung für den Transpirationsschutz aufgefasst werden darf, weil die Verschleimungsmetamorphose z. B. auch bei *Lythrum Salicaria* sich findet, sowie bei vielen *Salix*-Arten, also bei Pflanzen, die keineswegs wegen Trockenheit ihres Standortes eines verstärkten Wasserversorgungssystems bedürfen.“ — Es ist jedoch möglich, dass diese Pflanzen zu der Gruppe der xerophil entwickelten Sumpfpflanzen gehören, und ebenso wenig, wie man bezweifelt, dass eine starke epidermale Wandentwicklung ein Transpirationsschutz der Pflanzen überhaupt ist, auch wenn dieser Bau bei Pflanzen mit reicher Wasserversorgung auftritt, ebensowenig dürfte man für die allgemein gültige Erklärung diejenigen Fälle zu berücksichtigen brauchen, in denen man Verschleimung des Gewebes bei Wassergewächsen gefunden hat.

7. Was endlich den Zelleninhalt betrifft, ist mir besonders eine Angabe bei Wagner (S. 544 Note) aufgefallen: „Ich will nur nebenbei bemerken, dass ich fast bei allen Species, welche ich daraufhin untersuchte, in den Epidermiszellen gerbstoffartige Substanzen vorfand und oft in sehr erheblicher Menge. Gleichzeitig erwies sich auch das Mesophyll oft reich an solchen Stoffen.“ — Es fehlt, soweit mir bekannt, auch über den Einfluss der Gerbsäure auf die Transpiration an directen auf Untersuchungen gestützten Erfahrungen. Da aber dieser Stoff, wie es scheint, hauptsächlich bei arktischen, immergrünen und alpinen Pflanzen vorkommt, dürfte

1) Vgl. Fleischer (a. a. O. S. 41), der durch Experimente gefunden, dass gerade die reichlicher Schleimstoff enthaltenden Versuchspflanzen (*Sedum*, *Sempervivum*, *Bryophyllum*, *Aloë* und *Cereus*) sich durch die grösste Widerstandsfähigkeit gegen Vertrocknen auszeichneten. — Volkens (*Zur Kenntniss der Beziehungen etc.* S. 13) erblickt in der Schleimabsonderung einen Schutz gegen Vertrocknung. — Warming (a. a. O. S. 109) bringt gleichfalls die Schleimbildung von *Empetrum* u. a. m. in Beziehung zu der Verdunstung.

es wenigstens wahrscheinlich sein, dass er einige Function als Transpirationsschutz ausübt.<sup>1)</sup>

Es liesse sich vielleicht noch einiges hinzufügen, das mehr oder weniger eine starke Verdunstung in Alpengegenden<sup>2)</sup> andeutet, aber das Gesagte mag genügen, und nachdem ich nun die Gründe einander gegenübergestellt habe, einerseits diejenigen, welche Wagner für seine Ansicht herbeizieht, dass Alpenpflanzen nicht für den Schutz gegen starke Transpiration eingerichtet wären, und in denen er einen Beweis für die schwächere Verdunstung in Alpen als in der Ebene erblickt, sowie andererseits diejenigen, welche ich selbst oben für die entgegengesetzte Ansicht angeführt, sehe ich keine Veranlassung, meine Auffassung zu ändern. Wenn man auch die Mehrzahl meiner Gründe nicht billigen sollte als nicht mit absoluter Gewissheit für meine Ansicht beweisend, so müssen doch die übrigen, deren Bedeutung nicht bezweifelt werden kann, vollständig genügen, zumal, da ich zu zeigen gesucht, dass wohl kein einziger von Wagner's Gründen die Ansicht desselben unwiderleglich beweisen kann.

---

1) Nach Burgerstein a. a. O. I, S. 750 fasst Volkens u. a. das Vorkommen von Gerbsäure in der Oberhaut und in den Mesophyll-Idioblasten als Schutz gegen zu starken Wasserverlust auf. (Volkens G., *Zur Flora der ägypt.-arab. Wüste. Vorl. Skizze. Sitzungsber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. T. VI, Berlin 1886, S. 63.*) — Vgl. Warming, *Om Skudbygning etc.* S. 99.

2) Vgl. z. B. Bonnier, G.: *Etude expérimentale etc.* S. 439: „Dans les mêmes conditions d'éclaircissement, de température et d'état hygrométrique, pour une même surface, les feuilles des altitudes supérieures dégagent toujours plus d'oxygène que les feuilles des altitudes inférieures.“ Derselbe: *Influence des hautes altitudes sur les fonctions des végétaux. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'académie de sc. etc., Tome CXI, 1890, S. 379:* „Chez les plantes placées dans les mêmes conditions extérieures, l'échantillon cultivé dans le climat alpin a modifié ses fonctions de telle sorte que l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes sont augmentées, tandis que la respiration et la transpiration à l'obscurité semblent peu modifiées ou même diminuées.“