Ueber die aruncoide Blattspreite.

(Ein Beitrag zur Blattbiologie.)

Von

Roland Anheisser.

(Hierzu Tafel IV.)

Während eine ältere Forschung die so ausserordentlich mannigfaltigen Blattgestalten einfach als gegeben hinnahm und sich meist damit begnügte, deren Entwickelungsgeschichte, äusseren und inneren Bau zu beschreiben, ist in neuerer Zeit der gewaltigen Anregung Darwin's folgend, die biologische Betrachtungsweise in den Vordergrund des Interesses getreten. Immer zahlreicher erscheinen Arbeiten, deren Hauptaufgabe es ist, die äusseren und inneren Struktureigenthümlichkeiten mit der speciellen Lebensweise in Zusammenhang zu bringen, also gewissermassen die Gestalt aus der Function zu begreifen.

Während die einen Forscher, von systematischen Gesichtspunkten ausgehend, die Pflanzen eines näheren Verwandtschaftskreises einer vergleichenden Behandlung unterwerfen und hierbei meist zu dem Resultate gelangen, dass neben weniger constanten, sog. directen Anpassungsmerkmalen andere constantere auftreten, die man als altererbte, sog. morphologische, bezeichnet, suchen andere Forscher zunächst unbekümmert um die systematische Verwandtschaft direct die gleichförmigen Anpassungsformen dem physiologischen Verständniss näher zu führen. Dieser letztere Weg wurde bei den hier mitzutheilenden Untersuchungen eingeschlagen.

Die Fragestellung, von der ich ausging, war folgende: Zeigen Blätter, die in ihrem äusseren Aussehen ziemlich übereinstimmen und unter ähnlichen Bedingungen in der Natur auftreten, auch gleiche anatomische Verhältnisse in ihrem inneren Bau, selbst wenn sie Pflanzen aus ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehören?

Die Beantwortung dieser Frage wurde aus leicht verständlichen Gründen zu lösen versucht an der Hand der Vertreter der einheimischen Flora. Nur relativ wenige ausländische Formen wurden in den Beobachtungskreis gezogen und zwar lediglich solche, die in lebendem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0068-7

Zustande zugänglich waren und zugleich auffallend schöne Beispiele für manche Verhältnisse abgeben. Wenn es irgendwie anging, habe ich das Material im Freien an den natürlichen Standorten beobachtet und gesammelt, es bot mir die reiche Flora der directen Umgegend von Jena hierzu die günstigsten Bedingungen.

Zum Ausgangspunkte unserer Betrachtungen wählen wir den Blatttypus, den ich als den *aruncoiden* bezeichnen möchte, weil *Aruncus silvester Kosteletzky (= Spiraea Aruncus Linné)* den charakteristischsten Vertreter der Blattform, auf welche es mir ankommt, abgibt. Es handelt sich hier nur um das einzelne Foliolum des gefiederten Blattes von *Aruncus* und wenn im Weiteren von Blättern geredet wird, die gefiedert sind, so kommt immer nur die einzelne Fieder in Betracht.

Das Blatt unseres Repräsentanten (Fig. 1) hat eiförmigen bis länglichen Umriss und läuft in eine ziemlich lange Spitze aus. Wichtig für unsere Betrachtungen ist vor Allem die Beschaffenheit des Blattrandes und die Nervatur des Blattes. Der Rand ist scharf doppelt gesägt und in jeden Sägezahn erster Ordnung läuft auch ein Seitennerv erster Ordnung bis zur Spitze. Diese Nervatur wird bekanntlich als craspedodrome bezeichnet, während derjenige Verlauf, bei welchem die grösseren Nerven, ehe sie das Ende eines Sägezahnes oder den Blattrand erreichen, umbiegen und nur kleine Seitennerven höherer Ordnung in die Randzähne entsenden, camptodrom genannt wird.[1])

Zum aruncoiden Typus rechnen wir also diejenigen Blätter, welche im Wesentlichen die genannten Eigenschaften besitzen, also, um sie nochmals aufzuführen, gesägten Rand und craspedodromen oder doch annähernd craspedodromen Verlauf der Nerven. Die Länge des Blattstieles kann man im Durchschnitt als mittellang bezeichnen; sitzende Blätter kommen bei unserem Typus wohl kaum vor. Allerdings bei gefiederten Blättern sitzen die Foliola meist mit ihrer Basis auf dem Gesammtstiele fest, der dann die Rolle der einzelnen Stiele der Foliola übernimmt. Die Blätter stehen fast immer gegenständig.

Es soll nun unsere Aufgabe sein, einige anatomische Verhältnisse der aruncoiden Blätter näher zu untersuchen und auf ihre etwaige nähere Uebereinstimmung zu prüfen. Des Weiteren soll versucht werden, die gefundenen Thatsachen biologisch zu beleuchten.

Es erscheint mir zweckmässig, die Pflanzen mit aruncoiden Blattspreiten in zwei Capiteln zu behandeln, zuerst die krautartigen Gewächse und dann die Holzgewächse, da die letzteren von den ersteren

1) Vgl. z. B. Schenk und Schimper, Handbuch der Pflanzenpaläontologie.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0069-6

in manchen Beziehungen abweichen und unter sich charakteristische Merkmale theilen. Besonders bei Bäumen sind ja die Spreiten in der Natur vielfach anderen Bedingungen unterworfen als bei Kräutern und haben daher auch im Kampfe ums Dasein Eigenthümlichkeiten erworben, die jenen nicht zukommen.

Die krautigen Gewächse.

Bei der Anatomie der aruncoiden Blattspreiten wollen wir zunächst unser Augenmerk richten, erstens auf die Umgebung und Vertheilung der Spaltöffnungen und zweitens auf die Beschaffenheit der Epidermis.

Unser Repräsentant *Aruncus* zeigt einen Spaltöffnungstypus, der folgendermassen beschaffen ist. (Fig. 2.) Zwei halbmondförmige Schliesszellen bilden den Apparat; besondere Nebenzellen lassen sich nicht unterscheiden, denn drei bis vier Epidermiszellen, die sich von den übrigen in keiner Weise als verschieden erweisen, begrenzen den Apparat. Die oberen Wandungen der Schliesszellen liegen in gleichem Niveau mit denen der Epidermiszellen. Diesen ungemein häufigen Spaltöffnungstypus möchte ich kurzweg als den „gewöhnlichen" bezeichnen.

Bei der Untersuchung der Vertheilung der Stomata ergibt es sich, dass *Aruncus* solche nur auf der Blattunterseite aufzuweisen hat.

Wenden wir uns der Epidermis zu, so finden wir sie, abgesehen von den Blattrippen, zusammengesetzt aus gleichwertigen Zellen, deren Seitenwandungen gewellt sind und zwar auf der Blattunterseite eine stärkere Wellung zeigen, als auf der Oberseite.

Bei anderen einheimischen Pflanzen derselben Familie begegnet uns der *Aruncus*typus recht häufig, vielleicht häufiger als in allen anderen einheimischen Familien. *Spiraea Ulmaria* hat genau den Typus des *Aruncus*. Die Nervatur ist eine scharf ausgeprägt craspedodrome, der Blattrand ist ebenso wie bei *Aruncus* doppelt gesägt. Der Typus der Spaltöffnungen ist der gewöhnliche; sie selbst sind, wie dort, auf die Blattunterseite beschränkt. Die Beschaffenheit der Epidermiszellen stimmt ebenfalls mit derjenigen von *Aruncus* überein: unten starke, oben schwache Wellung der Seitenwandungen. Bei *Spiraea Filipendula,* deren Spreiten in ihrem Umriss schon beträchtlich von dem *Aruncus*typus abweichen, findet sich derselbe Spaltöffnungsbau, sowie die Beschränkung der Stomata auf die Blattunterseite. Die Epidermis zeigt jedoch nur unterseits Wellung der Zellwände, auf der Oberseite sind dieselben geradwandig.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0070-7

Auch für manche unserer *Rubus*arten ist der aruncoide Typus charakteristisch. So zeigt *Rubus Idaeus* dieselben Verhältnisse in Bezug auf Typus und Vertheilung der Stomata mit beiderseitiger Wellung der Epidermiszellwandungen; desgleichen *Fragaria vesca. Comarum palustre* weicht nur in der Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen etwas von *Aruncus* ab, indem dieselben nur auf der Blattunterseite schwach gewellt sind, auf der Oberseite aber gar nicht. Die übrigen *Rosaceen* haben auch theils mehr oder weniger aruncoide Blattspreiten. Sobald ein Blatt den scharf gesägten Blattrand unseres Typus zeigt, so stimmt es auch in den übrigen erörterten Merkmalen im Grossen und Ganzen mit *Aruncus* überein. So die *Potentillen*, z. B. *P. anserina, P. reptans, P. Tormentilla, Sanguisorba officinalis, Agrimonia Eupatoria,* welche alle mit *Aruncus* die Vertheilung der Stomata, den gewöhnlichen Typus derselben und Wellung der Epidermiszellwände auf der Unterseite des Blattes gemeinsam haben, während allerdings auf der Blattoberseite die Epidermiszellen keine Wellung zeigen.

Es sollen nun aus verschiedenen anderen Familien Pflanzen mit aruncoidem Blattrand zum Vergleiche herbeigezogen werden, um festzustellen, inwieweit bei ihnen die oben besprochenen Merkmale wiederkehren.

Bei den *Ranunculaceen* finden wir bis jetzt als einzige einheimische Pflanze mit aruncoiden Spreiten *Actaea spicata.* Sie stimmt in der auffälligsten Weise mit *Aruncus* überein; ja auch im Standorte, es sind beides Pflanzen feuchter, schattiger Wälder, zumal feuchter Schluchten. Auch in den von uns berücksichtigten anatomischen Merkmalen, Typus und Vertheilung der Stomata, beiderseits stark gewellten Epidermiszellen, stimmen die beiden habituell so ähnlichen Pflanzen überein. Ziehen wir von anderen *Ranunculaceen* Pflanzen mit abweichendem Blattrand und verschiedener Nervatur in Betracht, so treten uns auch grössere Unterschiede in anatomischer Beziehung entgegen. Bei den gelappten Blättern von *Ranunculus aconitifolius* mit camptodromer Nervatur finden wir zwar wie bei *Actaea* beiderseits stark gewellte Epidermiszellwände, den gewöhnlichen Spaltöffnungstypus, aber die Stomata treten auf beiden Blattseiten auf. Aehnlich verhält sich *Ranunculus repens,* nur ist die Wellung auf der Oberseite schwächer als auf der Unterseite.

Eine weitere Familie, in welcher Pflanzen mit typisch aruncoiden Blättern vorkommen, ist diejenige der *Umbelliferen.* In Betracht kommen hier u. a. *Angelica silvestris, Aegopodium Podagraria, Chaero-*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0071-2

phyllum hirsutum, *Imperatoria ostruthium*. Die genannten Pflanzen stimmen in Bezug auf das Verhalten der Spaltöffnungen alle mit *Aruncus* überein, sie zeigen gewöhnlichen Typus und nur die Blattunterseite ist mit ihnen ausgerüstet. Was die Wellung der Epidermiszellwände betrifft, so haben sie alle, mit Ausnahme von *Imperatoria*, auf der Blattunterseite starke Wellung, auf der Oberseite der Spreiten nur sehr schwach gewellte Wandungen.

Wie *Imperatoria* verhalten sich auch *Myrrhis odorata*, *Peucedanum verticillare* und *Anthriscus silvestris*, alles Blätter unseres Typus, letzterer mit auf beiden Blattflächen stark gewellten Epidermiszellwänden.

Bei den *Umbelliferen* kommen alle möglichen Uebergänge des ganzrandigen Blattes zum aruncoiden und von diesem bis zum haarfein gefiederten vor. Es wechseln auch mit dieser äusseren Beschaffenheit die übrigen Eigenschaften der Blätter.

Nicht streng zu unserem aruncoiden Typus möchten wir das Blatt von *Archangelica officinalis* rechnen. Die Foliola zeigen den aruncoiden Blattrand, doch ist, worauf noch zurückzukommen sein wird, das weit derbere Blatt um ein Beträchtliches dicker und es treten Stomata auf beiden Seiten der Spreite auf.

Das Blatt von *Heracleum Sphondylium* endlich besitzt Stomata auf beiden Blattflächen, wenn auch auf der Oberseite in geringerer Zahl; der Spaltöffnungstypus ist der gewöhnliche, die Epidermiszellwände sind auf beiden Blattseiten gewellt.

Aus dem Erwähnten ersieht man, wie sehr die Blätter der *Umbelliferen* variiren; von den centrisch gebauten Blättern, wie die von *Foeniculum capillaceum* gar nicht zu reden, die ringsherum um die ganzen haarförmigen Blattzipfel Stomata besitzen, mit Ausnahme der Blattrinne und des Rückens, wo Collenchym liegt und das centrale Gefässbündel vor Verletzung schützt. Die aruncoiden Blätter dagegen behalten constant ihre Merkmale, wenn sie auch kleinen Schwankungen in der Wellung der Epidermiszellwände unterworfen sind.

Von den einheimischen *Dipsaceen* ist *Cephalaria pilosa* der einzige Vertreter unseres aruncoiden Typus mit craspedodromem Nervenverlauf. Diese Pflanze stimmt auch darin mit anderen Gewächsen mit derselben Blattform überein, dass nur auf der Unterseite der Blattspreiten Stomata und zwar von gewöhnlichem Typus, vorhanden sind. Die Wandungen der Epidermiszellen sind auf beiden Blattseiten stark gewellt. Vergleicht man mit diesem Blatte das viel derbere, nicht aruncoide, von *Dipsacus silvestris*, so ergibt sich folgender Unterschied. Die Spreite

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0072-8

letzterer Pflanze hat auf beiden Seiten Spaltöffnungen, wenn auch oberseits etwas weniger als auf der Unterseite. Der Spaltöffnungstypus ist der gewöhnliche, die Wellung der Epidermiszellen auf der Blattunterseite stärker als auf der Oberseite.

Sehr schöne aruncoide Blätter haben unter den *Compositen* z. B. die drei *Eupatorium*-Arten: *E. canabinum*, *E. aromaticum* und *E. ageratoides*, von denen die beiden letztgenannten in Nordamerika einheimisch sind. Die Blätter der beiden nordamerikanischen Species haben das Aussehen derjenigen von *Urtica dioica*. Alle drei *Eupatorien* haben Spaltöffnungen von gewöhnlichem Typus und zwar sind nur die Blattunterseiten mit ihnen ausgerüstet. Alle drei haben auf beiden Blattseiten stark gewellte Epidermiszellen, stimmen also durchaus mit *Aruncus* überein. Ein gleiches Verhalten zeigen die Fiederblättchen von *Chrysanthemum corymbosum*, die man ja allenfalls noch zu den aruncoiden Blättern zählen kann.

Vergleichen wir dagegen mit den genannten Spreiten solche anderer *Compositen*, die in gewisser Beziehung jenen noch ähnlich sind, z. B. von *Senecio*-Arten, so finden wir bei *Senecio nemorensis* auf beiden Blattseiten Stomata von gewöhnlichem Typus; die Wellung der Epidermiszellwandungen auf der Blattunterseite sehr stark, auf der Oberseite schwach. Das Blatt weicht also in dem wichtigen Punkt der Vertheilung der Stomata von den aruncoiden Blättern ab. Ebenso verhalten sich *Senecio erraticus*, *Cirsium oleraceum*, *Taraxacum officinale*, *Scorzonera hispanica*, *Doronicum caucasicum* und *Lactuca Scariola*, die alle auf ihrer Blattoberseite mehr oder weniger zahlreiche Stomata führen; *Taraxacum* und *Scorzonera* auf beiden Blattseiten mit gleich vielen, die übrigen auf der Blattoberseite mit weniger zahlreichen als auf der Unterseite. In Bezug auf Wellung der Epidermiszellwände finden wir bei diesen Blättern ein schwankendes Verhalten, wie dies bei den so verschieden gestalteten, völlig von einander verschiedenen Blatttypen nicht anders zu erwarten ist. Bei dem monocotylenähnlichen *Scorzonera*blatte fehlt jede Spur von Wellung. Bei *Taraxacum* findet sich dieselbe auf beiden Blattseiten. Die übrigen Arten halten die Mitte zwischen den beiden Extremen; immer aber sind es die Epidermiszellwände der Blattunterseite, die, falls ein Unterschied vorhanden ist, dieses Merkmal in verstärktem Grade zeigen.

Die *Compositen* lehren uns schon, dass einer der constantesten Charaktere der aruncoiden Blätter im ausschliesslichen Vorkommen von Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter zu suchen ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0073-4

Eine weitere Familie, zu welcher Pflanzen mit aruncoiden Spreiten gehören, ist diejenige der *Campanulaceen*. Am typischsten unter den einheimischen *Campanula*-Arten zeigen die Blätter von *C. Trachelium* die Eigenschaften des *Aruncus*blattes. Das doppelt gesägte Blatt besitzt craspedodromen Nervenverlauf. Spaltöffnungen, und zwar wieder vom gewöhnlichen Typus, treten nur auf der Blattunterseite auf. Die Epidermiszellen sind auf der Blattunterseite gewellt, auf der Oberseite nicht. Vergleichen wir hiermit das ebenfalls lanzettförmige Blatt von *Campanula glomerata,* welches aber am Rande nur sehr schwach und äusserst fein gezähnt erscheint und camptodromen Nervenverlauf zeigt, so ergibt sich in Betreff der Spaltöffnungsvertheilung ein durchschlagender Unterschied, insofern dieselben auf beiden Blattflächen vorkommen. Der Typus derselben ist auch der gewöhnliche, die Epidermiszellwände sind auf der Blattoberseite nur schwach gewellt, auf der Unterseite stärker.

Es fehlt selbstverständlich zwischen allen den bisher besprochenen Blättern nicht an Uebergängen. So scheint zwischen dem Blatte der *Campanula glomerata* und demjenigen der *C. Trachelium* das Blatt von *C. rapunculoides* den Uebergang zu vermitteln. Dasselbe ist im Aeusseren zwar sehr ähnlich dem von *C. Trachelium,* nur schwächer und stumpfer gezähnt, mit camptodromem Verlauf der Leitbündel und vor Allem durch grössere Dicke und den Besitz von Spaltöffnungen auf der Oberseite vor letztgenanntem ausgezeichnet. *C. persicifolia* mit langen, schmalen, sehr schwach gezähnten Blattspreiten, verhält sich wie *C. rapunculoides.* Ihr Blatt unterscheidet sich wie dieses von dem aruncoiden Blatte der *C. Trachelium* durch camptodromen Gefässbündelverlauf und durch die beträchtlichere Dicke.

Unter den *Scrophulariaceen* gibt es in unserer einheimischen Flora keine Pflanze mit echt aruncoiden Blättern. Das Blatt von *Scrophularia nodosa* könnte man allenfalls als ein solches ansprechen, aber es zeigt camptodromen Verlauf der Nerven, nur hie und da läuft ein kleiner Nerv höherer Ordnung in einen Blattzahn aus. Das Blatt gehört auch schon zu den dickeren Blättern. Sonst stimmt es mit *Aruncus* überein in Vertheilung und Typus der Stomata, die aber nach dem Cruciferentypus entstehen[1]) und in beiderseitiger Wellung der Epidermiszellwände. Auch einige *Veronica-Arten* nähern sich dem *Aruncus*-Typus, ohne sich mit ihm völlig zu decken, so *Veronica spicata, V. Chamaedrys, V. prostrata,* welchen aber allen camptodromer

1) Solereder H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen pag. 660.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0074-0

oder fast camptodromer Nervenverlauf eigen ist und welche ausserdem auf der Oberseite der Blätter, wenn auch nur wenige, Stomata aufweisen.

So zeigen uns, allerdings indirect, die *Scrophulariaceen,* dass den aruncoiden Blättern ein fest ausgeprägter Charakter zukommt, welcher zwar in manchen Pflanzenfamilien sich verwischt und zu anderen Blatttypen Uebergänge bildet.

Die grosse Familie der *Labiaten* liefert uns nur einige wenige einheimische Vertreter des *Aruncus*typus. Bei diesen Gewächsen sind gewöhnlich zwei oder mehrere Epidermiszellen quer zum Spalte gelagert und fungiren als Nebenzellen[1]); aber nicht bei allen *Labiaten* besteht diese Anordnung; oft finden sich Uebergänge zum gewöhnlichen Typus.[2])

Dem aruncoiden Blattrand begegnen wir bei *Lycopus europaeus,* dessen tief gesägte Blattspreiten schön craspedodromen Nervenverlauf zeigen. Stomata finden sich nur auf der Unterseite, was alles mit den Verhältnissen, wie wir sie bei *Aruncus* gefunden haben, übereinstimmt. Die Spaltöffnungen zeigen jedoch nicht den gewöhnlichen, sondern den oben charakterisirten *Labiaten*typus; es ist mithin das Blatt von *Lycopus europaeus* das erste aruncoide Blatt, welches im Spaltöffnungstypus nicht mit *Aruncus* übereinstimmt. Die Wellung der Epidermiszellwände hat aber *Lycopus* mit *Aruncus* gemein, indem auf beiden Seiten der Blattspreiten dieselben, wenn auch auf der Oberseite schwach, gewellt sind.

Ausser bei *Lycopus* begegnen wir unter den einheimischen *Labiaten* noch bei *Calamintha grandiflora* der uns beschäftigenden Blattform. Der Rand ist scharf gesägt mit craspedodromem Verlauf der Nerven. Spaltöffnungen sind nur auf der Blattunterseite vorhanden; der Typus derselben ist aber wieder der *Labiaten*typus. Die Epidermiszellen sind auf der Blattunterseite sehr stark gewellt, auf der Oberseite schwächer. Bis auf den Spaltöffnungstypus stimmt also auch dieses Blatt mit demjenigen von *Aruncus* überein.

Weitere Arten mit aruncoiden Blättern wüsste ich vorderhand unter den Labiaten nicht zu nennen. *Lamium*-Arten, bes. *Lamium album, Galeopsis*- und *Stachys*-Arten, ferner *Galeobdolon luteum* scheinen bei oberflächlicher Betrachtung aruncoide Blätter zu haben; sieht man jedoch näher zu, so findet man, dass diese Spreiten doch recht ver-

1) Solereder, pag. 718.
2) l. c. pag. 719.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0075-6

schieden sind von einem typisch aruncoiden Blatte. Sie sind stumpf gekerbt und der Nervenverlauf scheint bei *Galeobdolon luteum, Lamium*-Arten und *Stachys*-Arten bei den einzelnen Blattindividuen zu wechseln, indem manche beinahe craspedodrome Nervatur zeigen, die anderen mehr camptodrome. Bei der Sumpfpflanze *Teucrium Scordium* ist das stumpfgekerbte craspedodrome Nervatur zeigende Blatt dadurch interessant, dass es neben Spaltöffnungen mit *Labiaten*typus, solche von gewöhnlichem Typus besitzt, welche zerstreut unter den anderen sich finden.[1]) Alle diese stumpfgekerbten Blätter könnte man zusammenfassen unter dem Namen *Betonica*typus, da *Betonica officinalis* besonders deutlich die oben erwähnten Charaktere zeigt, unter denen als sehr wichtiger der eigenartige Nervenverlauf Erwähnung verdient. Es laufen hier nämlich oft die Seitennerven erster Ordnung nicht wie bei *Aruncus* in einem Blattzahn, sondern an die Spitze desjenigen Winkels, den zwei benachbarte Zähne bilden (Fig. 3).

Dagegen haben unsere einheimischen *Urtica*-Arten aruncoide Spreiten. Der Rand derselben ist scharf gesägt, besonders tief bei *Urtica pilulifera*. Der Nervenverlauf ist craspedodrom, die Stomata zeigen gewöhnlichen Typus und sind, wenn wir von den zu Gruppen vereinigten Wasserspalten absehen, nur auf der Unterseite des Blattes vorhanden. Die Epidermiszellen sind auf der Spreitenunterseite mehr oder weniger stark, auf der Oberseite schwächer oder fast gar nicht gewellt. Einem im Wesentlichen gleichen Verhalten begegnen wir bei *Urtica dioica*. Auch *Cannabis sativa,* deren Blatt man trotz der Schmalheit seiner Spreite als ein aruncoides bezeichnen kann, schliesst sich in Bezug auf die besprochenen Merkmale den Brennnesseln an. Es sei hier auch darauf hingewiesen, dass bei den aruncoiden Spreiten, die ich untersucht habe, das chlorophyllführende Gewebe am Rande der Blattzähne nur von der Epidermis bedeckt ist und hier keine besonderen mechanischen Zellen, die etwa einen Saum bildeten, vorhanden sind. Nur die Aussenwände der Epidermiszellen sind ziemlich stark verdickt. So stellt Fig. 11 den Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Aruncus silvester* dar. Die kurzen Pallisadenzellen und das Schwammgewebe reichen hier bis zur Epidermis, auch am äussersten Rande des Blattes. Fig. 12 zeigt dasselbe Verhalten für *Urtica pilulifera*.

Wir verlassen nunmehr die Kräuter und wenden uns zu den Holzgewächsen, deren Blätter durch mancherlei Eigenthümlichkeiten von denen der krautigen Gewächse abweichen.

1) Solereder, l. c. pag. 719.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0076-1

Die Holzgewächse.

Von unseren einheimischen Bäumen neigen bei vielen Arten die Spreiten zum aruncoiden Typus, scharf ausgeprägt zeigen ihn aber nur wenige.

Unter den *Rosaceen* hatten wir schon ein grosses Contingent von aruncoiden Blättern gefunden. Dasselbe gilt für die meisten baumartigen Gewächse dieser Gruppe.

Unter den *Amygdalaceen* zeigt z. B. *Prunus avium* unseren Typus und stimmt auch in Bezug auf Stomata und Epidermiszellen mit *Aruncus* überein.

Auch viele *Pomaceen* weisen aruncoiden Blatttypus auf; so ist derselbe bei *Sorbus*-Arten sehr schön ausgebildet, besonders bei *Sorbus Aria*. Dieses eiförmige doppelt gesägte Blatt hat craspedodromen Gefässbündelverlauf, es ist aber im Gegensatze zu *Aruncus* unterseits filzig behaart und zeigen die Epidermiszellwände unterseits nur schwache, oberseits gar keine Wellung. Stomata von gewöhnlichem Typus finden wir nur auf der Blattunterseite. Fast gerade so verhält sich *Sorbus Aucuparia*, doch gehört das Blatt zu den dicksten der einheimischen Baumblätter.

Durch eine Eigenschaft entfernen sich die Spreiten der besprochenen Pflanzen von den demselben Typus zugehörigen Blättern krautiger Gewächse derselben Gruppe, wir meinen die derbere Spreitenbeschaffenheit. Wir gehen wohl nicht irre in der Annahme, dass dies damit zusammenhängt, dass die Baumblätter viel mehr den Unbilden der Witterung ausgesetzt sind, als die Spreiten von weniger exponirten Stauden.

Zartere aruncoide Blätter sind diejenigen von *Sambucus nigra* und *Sambucus racemosa,* welche beide gerne an etwas geschützten Standorten wachsen. Die Spreite stimmt auch in Bezug auf Vertheilung und Typus der Stomata, sowie Wellung der Epidermiszellen mit *Aruncus* überein. Der Nervenverlauf ist allerdings nicht streng craspedodrom, da die Seitennerven sich in kleinere verästeln, die ihrerseits erst die Spitzen der Blattzähne erreichen.

Im Gegensatze hierzu ist craspedodromer Nervenverlauf bei den Blättern anderer Bäume scharf ausgeprägt, unter anderen bei *Aesculus Hippocastanum,* dessen Blatt auch in den übrigen Merkmalen, auf die es uns ankommt, mit *Aruncus* übereinstimmt. Gerade so verhält sich die Blattspreite von *Corylus Avellana* mit auf beiden Seiten, oberseits allerdings schwächer, gewellten Oberhautzellwänden. Es besitzt also das Haselnussblatt eine Wellung wie *Aruncus,* man

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0077-7

könnte es nach allen seinen Eigenschaften, mit Ausnahme des breiten Umrisses, zum aruncoiden Typus zählen, es ist scharf doppelt gesägt, mit ausgeprägt craspedodromem Nervenverlauf und wie die aruncoiden Spreiten von sehr geringer Dicke.

Dasselbe gilt vom Eschenblatte, *Fraxinus excelsior*. Die Foliola dieses einfach gefiederten Blattes gehören zum *Aruncus*-Typus, sie sind fein gesägt und zeigen, wenn auch nicht allzu scharf, craspedodromen Verlauf der Leitbündel. Die Stomata sind von gewöhnlichem Typus und befinden sich nur auf der Unterseite des Blattes. Bemerkenswerth ist, dass die Epidermiszellwände auf beiden Blattseiten stark gewellt sind.

Ferner sind hier zu erwähnen die doppelt gesägten Blätter von *Carpinus* und *Ulmus*. In beiden Fällen sind Stomata, und zwar von gewöhnlichem Typus, nur auf der Unterseite der Spreiten vorhanden. Diese Verhältnisse finden sich übrigens bei der Mehrzahl der Bäume, die ich untersucht habe. Bemerkenswerthe Ausnahmen bilden, worauf wir noch zurückkommen, gewisse Weiden. In Bezug auf Wellung der Seitenwände der Oberhautzellen weichen *Carpinus* und *Ulmus* von einander ab. Beiden ist starke Wellung auf der Blattunterseite gemeinsam; auf der Oberseite des Blattes herrschen jedoch verschiedene Verhältnisse. Bei *Ulmus* sind manche Zellwände etwas gewellt, andere gar nicht; *Carpinus* dagegen besitzt, wenn wir von den Blattnerven absehen, auf der Blattoberseite sehr stark gewellte Epidermiszellen.

Trotz ihrer derberen Beschaffenheit mögen hier die Blätter von *Betula alba*, *Ostrya carpinifolia* und *Castanea vesca* Berücksichtigung finden. Bei diesen Bäumen bestehen bemerkenswerthe, später noch zu berücksichtigende Unterschiede in Betreff der Wellung der Seitenwände der Epidermiszellen. *Ostrya* zeigt auf beiden Blattseiten Wellung, wenn auch auf der Oberseite schwächer als auf der Unterseite. Bei *Castanea* besteht sie nur noch auf der Unterseite des Blattes und zwar in sehr schwachem Grade, fehlt dagegen auf der Blattoberseite, wo die Epidermiszellen geradwandig sind, vollständig. *Betula* endlich, bei welcher keine Spur von Wellung mehr vorhanden ist, stellt so recht den Typus eines festen, harten, noch einigermassen zu unserem Typus gehörigen Baumblattes dar, denn die festesten Blätter, zu welchen beispielsweise diejenigen der Eichen gehören, entfernen sich durch die Beschaffenheit des Blattrandes weit von der uns beschäftigenden Blattform.

Innerhalb dieser grossen Gattung sind die Gestaltungsverhältnisse sehr wechselnd. Wir begegnen hier mannigfaltigen Formen, ganz

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0078-3

randigen, gezähnten, spitz oder stumpf gebuchteten Spreiten. Da ausserdem die Lebensdauer der Eichenblätter eine wechselnde ist, insofern es immergrüne und sommergrüne Arten gibt, so lässt sich von vorneherein annehmen, dass die biologischen Verhältnisse äusserst mannigfaltige sein werden.

Eingehendere Untersuchungen habe ich nicht vornehmen können, da mir nur von wenigen Arten lebendes Material, dessen Standortsverhältnisse mir bekannt waren, zur Verfügung stand.

So weit meine Beobachtungen reichen, sind die stumpflappigen Blätter zugleich derber und kürzer gestielt, während bei denjenigen mit spitzen Randzähnen die dünnere Spreite meist einem längeren Stiele aufsitzt. Zu diesen letzteren gehören unter anderen die nordamerikanischen Species: *Quercus coccinea, Q. acuminata, Q. heterophylla, Q. banisteri, Q. falcata, Q. tinctoria, Q. ambigua, Q. palustris, Q. rubra,* von denen *Q. coccinea, Q. banisteri, Q. tinctoria, Q. palustris* und *Q. rubra* auffallend lange Blattstiele aufweisen.[1]) Zu dem derben kurzgestielten Typus gehören unsere einheimischen *Quercus*-Arten, *Q. pedunculata, Q. sessiliflora, Q. pubescens.* In Bezug auf Vertheilung der Spaltöffnungen verhalten sich beiderlei Typen gleich, indem nur die Unterseiten der Blattspreiten mit solchen versehen sind. Unterschiede treten in Betreff der Beschaffenheit der Oberhautzellen hervor, indem nämlich bei *Quercus pedunculata* die Epidermiszellen auf beiden Blattseiten geradewandig sind, oder nur auf der Unterseite manchmal eine äusserst schwache Wellung vorkommt. Im Gegensatze hierzu tritt bei den spitzlappigen Eichen, von denen ich *Quercus ambigua* und *Q. palustris* untersuchte, allerdings nur auf der Unterseite die Wellung der Oberhautzellen stärker hervor.

Das Blatt von *Quercus pedunculata* gehört zu den derbsten unserer einheimischen Flora. Selbst bei stärkerem Winde werden die Spreiten relativ wenig bewegt im Gegensatze zu denjenigen der langgestielten *Q. ambigua* und *Q. palustris,* die unter denselben Umständen lebhaft hin- und herschwanken und mit ihren Spreiten an einander stossen. Hierbei werden die grossen sehr lange zugespitzten Zähne, welche sich beim Zusammenstosse der Blätter sofort umbiegen, die Heftigkeit des Zusammenprallens mildern. Die in Rede stehenden Blätter, nämlich von *Q. ambigua* und *Q. palustris*, neigen

---

1) Siehe Michaux, Histoire des arbres forestiers de l'Amérique septentrionale.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0079-1

einigermassen zum aruncoiden Typus, was sich äusserlich schon in den spitzen Blattzähnen und dem craspedodromen Nervenverlauf ankündigt. Sie sind auch im Verhältnisse zu denjenigen von *Quercus pedunculata* als dünne Blätter zu bezeichnen, was ebenfalls wieder auf die Beziehungen zum aruncoiden Typus hindeutet.

Sehr veränderlich, zwar nicht in der äusseren Gestalt, sondern in seinem inneren Bau, je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte, ist, wie Stahl[1]) gezeigt hat, das Blatt von *Fagus silvatica*. Die ganzrandige Spreite ist dadurch interessant, dass sie die Wellung der Seitenwandungen der Epidermiszellen sehr stark ausgeprägt zeigt, in besonders hohem Grade bei Exemplaren aus sehr schattigen Standorten.

Einer für Baumblätter auffallend dünnen Spreite begegnen wir bei *Acer platanoides,* bei welcher Pflanze, wie auch bei anderen dünnblättrigen Arten, die starke Wellung der Seitenwände der Oberhautzellen auf beiden Blattflächen auftritt. Ebenso verhält sich *Acer Pseudo-Platanus,* nur dass die Epidermiszellen etwas weniger stark gewellte Seitenwandungen auf der Oberseite des Blattes besitzen. Das dickste Blatt der drei in unserer einheimischen Flora häufigen Ahornarten, dasjenige von *Acer campestre,* weist auch die schwächste Wellung der Epidermiszellwände auf.

Bei der sehr dünnen Spreite von *Juglans regia* ist der Rand sehr stumpf gezähnt, die einzelnen Zähne sind weit von einander entfernt und in geringer Zahl vorhanden, so dass das Blatt von Weitem als ganzrandig erscheint. In jeden der sehr stumpfen Zähne läuft ein Seitennerv erster Ordnung bis zur Spitze und besteht somit craspedodromer Nervenverlauf. Die Spaltöffnungen, welche nach dem gewöhnlichen Typus gebaut sind, finden sich nur auf der Blattunterseite vor. Die Wandungen der Epidermiszellen sind auf beiden Blattflächen gewellt, ein weiteres Beispiel dafür, dass mit geringer Dicke des Blattes eine mehr oder weniger starke Wellung der Epidermiszellwände auch auf der Blattoberseite vorhanden ist.

In den folgenden Capiteln, besonders in dem über die Blattdicke, soll nun der Versuch gemacht werden, an der Hand des besprochenen Materials wenigstens einige der gefundenen Thatsachen biologisch zu beleuchten.

---

1) E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX. 1. 2. Jena 1883.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0080-2

Die Spaltöffnungen.

Für die Blätter unseres aruncoiden Typus ist, wie wir schon gesehen haben, die Anordnung des Spaltöffnungsapparates diejenige, die wir, als am verbreitetsten auftretend, die gewöhnliche genannt haben: besonders gestaltete Nebenzellen fehlen, die an die Schliesszellen stossenden drei bis fünf Zellen sind von den übrigen Epidermiszellen in keiner Weise verschieden (Fig. 2).

Es entsteht nun die Frage, ob in Familien, denen ein bestimmter von dem gewöhnlichen abweichender Spaltöffnungstypus zukommt, dieser letztere auch dann erhalten bleibt, wenn das Blatt unseren aruncoiden Typus annimmt oder doch sich demselben nähert.

Wir fassen zuerst die Familie der *Cruciferen* ins Auge, deren Vertreter in der grossen Mehrzahl der Fälle eine eigenthümliche Anordnung des Spaltöffnungsapparates zeigen, die als *Cruciferen*-Typus bezeichnet wird. Das charakteristische dieses Typus liegt darin, dass die Spaltöffnungen von drei Nebenzellen, die häufig auch eine andere Gestalt zeigen als die übrigen Epidermiszellen, umstellt sind, und zwar ist eine von den drei Nebenzellen kleiner als die beiden anderen. Am ausgeprägtesten findet man diesen Typus bei recht derben und dicken Blättern, beispielsweise bei *Crambe maritima, Arabis albida, Barbarea vulgaris.* Benecke[1]) hat gezeigt, dass diese und ähnliche Anordnungen den sogenannten Schrumpfblättern zukommen, so den dickblättrigen *Crassulaceen, Plumbaginaceen* u. s. w., überhaupt eine Anpassung derjenigen Xerophytenblätter ist, welche sich bei starkem Wasserverbrauch verkürzen und zusammensinken. Für das Blatt der submersen *Subularia aquatica,* welches nichts weniger als ein Schrumpfblatt ist, constatirte Benecke, dass die Epidermiszellen wie bei Monocotylen lang gestreckt und die dazwischen spärlich vorhandenen Spaltöffnungen frei von Nebenzellen sind.

Es gibt aber auch *Cruciferen,* die sich nicht so weit von dem gemeinsamen Familiencharakter entfernen, wie *Subularia aquatica* und doch keine echten Nebenzellen besitzen. Hierhin gehört das schmale lange eiförmig lanzettliche, am Rande gezähnte Blatt von *Hesperis matronalis.* Heinricher[2]), welcher diesen Fall beschreibt und abbildet, findet bei der Ausbildung der Epidermis der *Cruciferen*

1) W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, ein Beitrag zur Kenntniss ihres Baues und ihrer Function im pflanzlichen Organismus. Botan. Zeitg. 1892, 32–37, p. 4 ff.

2) Heinricher, Histologische Differenzirungen in der pflanzlichen Oberhaut. Graz 1887.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0081-8

neben dem gewöhnlichen *Cruciferen*typus noch einen anderen als dessen Repräsentant gerade *Hesperis matronalis* genannt wird. Hier sind alle Epidermiszellen von annähernd gleicher Gestalt und zeigen mehr oder weniger gewellte Seitenwandungen. Echte Nebenzellen fehlen, aber es zeigt sich doch noch insofern der *Cruciferen*typus, als drei Oberhautzellen den Spaltöffnungsapparat begrenzen.

Bei *Lunaria rediviva,* die sich in Bezug auf Wellung wie *Hesperis matronalis* verhält, liegt nach meinen Beobachtungen der eigenthümliche Fall vor, dass zwischen den Spaltöffnungen, die nach *Cruciferen*art von drei Epidermiszellen umstellt sind, solche vom gewöhnlichen Typus vorkommen, nämlich mit vier angrenzenden Epidermiszellen. In Figur 4 ist bei a eine solche Spaltöffnung dargestellt, während bei b eine mit drei angrenzenden Oberhautzellen zu sehen ist. Das Blatt ist ja allerdings kein aruncoides, nähert sich aber doch unserem Typus am stärksten von allen einheimischen *Cruciferen.* Es ist doppelt gezähnt, nicht gesägt, der Nervenverlauf ist camptodrom, doch gehen feine Gefässbündelchen bis zur Spitze der Zähne, die mit zahlreichen Wasserspalten besetzt sind.

Weniger nahe dem *Aruncus*typus stehen die Blätter von *Dentaria digitata* und *Dentaria pinnata,* sie haben feingesägten Blattrand, sind aber schon etwas dicker als bei *Lunaria rediviva.* Den *Cruciferen*typus zeigen sie aber auch in keiner Weise scharf ausgeprägt; die drei Epidermiszellen, welche die Schliesszellen umstehen, unterscheiden sich in nichts von den übrigen.

Es ergibt sich also aus dem Erwähnten, dass, je mehr sich die Blätter unserer *Cruciferen* dem aruncoiden Typus nähern, desto weniger scharf der *Cruciferen*typus der Stomata ausgebildet ist. Der *Cruciferen*typus ist eben das Anpassungsmerkmal eines Schrumpfblattes, wie dies ja Benecke so klar gezeigt hat; die Blätter des aruncoiden Typus sind aber Alles andere eher als Schrumpfblätter.

In der Familie der *Labiaten,* bei welchen gewöhnlich zwei oder seltener mehrere Epidermiszellen quer zum Spalte orientirt sind, fehlt es nicht an Ausnahmen von dieser Regel. Es kommen solche, wie Vesque dies schon längst konstatirt hat, bei *Teucrium Scordium* vor, wo auch Spaltöffnungen von gewöhnlichem Typus neben den anderen zerstreut liegen. Ich fand dieses auch noch bei *Galeopsis ochroleuca* und *G. Tetrahit, Lamium album, Stachys recta* und *Plectranthus glaucocalix.* Von diesen Blättern nähert sich dasjenige von *Lamium album* am meisten dem aruncoiden Typus. Bei den *Labiaten* finden wir also fast keine engeren Beziehungen zwischen Spaltöffnungstypus und Blattform.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0082-4

Wenn also die Beziehungen zwischen Spaltöffnungstypus und aruncoider Spreitenbeschaffenheit nur lockere zu sein scheinen, so steht dagegen die Vertheilung der Stomata über die Blattfläche unverkennbarer im Zusammenhange mit dieser Blattform.

Besonders interessant ist hier der Vergleich nahe verwandter Pflanzen, von denen die einen aruncoide, die anderen davon abweichende Blattspreiten haben. Bemerkenswerth ist das Verhalten zweier einheimischer *Dipsacaceen, Dipsacus silvestris* und *Cephalaria pilosa*. Letztere trägt Blattspreiten, die wir zu unserem Typus rechnen können. Der Rand ist gesägt, der Nervenverlauf craspedodrom, vor Allem aber ist das Blatt ein zartes und dünnes, wodurch es sich wesentlich von denjenigen des *Dipsacus silvestris* unterscheidet. Der Rand dieses dickeren derben Blattes ist gekerbt und nicht gesägt, ausserdem entfernt es sich durch camptodromen Nervenverlauf weit vom aruncoiden Typus. Im Zusammenhange mit dieser Dicke und Festigkeit steht denn wohl auch das Vorkommen der Spaltöffnungen, welche auch auf der Oberseite der Spreite zu finden sind. *Dipsacus silvestris* ist eine Pflanze, die an wüsten, sonnigen Stellen häufig wächst, die zu Zeiten Ueberfluss an Wasser besitzen, dann aber oft Wochen lang grosser Dürre ausgesetzt sind, so auf Brachen, Triften, an Bächlein, die im Hochsommer versiegen, kurz an Orten, wo die zartblättrige *Cephalaria pilosa* sicherlich zu Grunde gehen würde. Die Letztere besiedelt denn auch ganz andere Localitäten, besonders gerne Bachufer im Schatten von Gebüschen in Wäldern u. s. w. Es zeigt sich in diesem Vorkommen eine Analogie mit *Aruncus* und können wir hier schon darauf hinweisen, dass die Pflanzen mit aruncoiden Blattspreiten vornehmlich Bewohner schattiger Orte sind.

Bei Besprechung der *Umbelliferen* hatten wir schon in *Archangelica officinalis* eine Pflanze gefunden, deren Blatt einem aruncoiden zwar nicht unähnlich ist, sich aber durch die bedeutende Dicke davon entfernt. Im Gegensatze zu den dünnen *Umbelliferen*spreiten ist die Oberfläche der *Archangelica*spreiten mit allerdings nicht zahlreichen Spaltöffnungen versehen; ein neues Beispiel dafür, dass bei krautigen Gewächsen Stomata auf der Blattoberseite vornehmlich bei dicken Blättern vorkommen.

Zu ähnlichen Ergebnissen gelangen wir bei Betrachtung von *Ranunculaceen*. Wir hatten (Seite 8) die aruncoide, nur oberseits Spaltöffnungen führende Spreite von *Actaea spicata* in Gegensatz gestellt zu derjenigen von *Ranunculus aconitifolius,* bei welcher auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0083-0

auf der Oberseite der gelappten Blätter Stomata, allerdings in geringerer Anzahl, vorhanden sind. Das Blatt dieser Pflanze, wenn auch nicht durch besondere Dicke hervortetend, übertrifft hierin doch um ein Beträchtliches dasjenige von *Actaea spicata*. Dasselbe wie für *Ranunculus aconitifolius* gilt für andere gleichfalls etwas fleischige dickblättrige Arten derselben Familie: *Ranunculus repens, R. Ficaria, Caltha palustris,* deren Spreiten auf ihrer Oberseite mit Spaltöffnungen ausgerüstet sind.

Eine grosse Menge anderer krautiger Gewächse und zwar fast ausschliesslich solche mit relativ dicken Blättern, zeigen dasselbe Verhalten: *Erysimum odoratum, Sisymbrium strictissimum, Arabis albida, Crambe maritima, Chrysosplenium oppositifolium, Heracleum Sphondylium, Taraxacum officinale, Senecio vulgaris, Senecio nemorensis, Valeriana Phu, Valerianella carinata, Menyanthes trifoliata, Linaria cymbalaria* u. v. a. Die meisten dieser Arten sind nicht nur durch grössere Dicke, sondern auch durch mehr oder weniger fleischige Consistenz der Blattspreiten ausgezeichnet. Sie zeigen also hierin eine Annäherung an die Blattsucculenten, die ebenfalls auf beiden Blattseiten Stomata führen. Bei allen typisch aruncoiden Blättern ist dagegen die dünne Spreite von rein krautiger, zarter Beschaffenheit. Wenn abgeschnitten, welkt und vertrocknet sie äusserst rasch, rascher als dies bei den meisten anderen Gewächsen der Fall ist. Dieser Umstand deutet, wie auch das Wurzeln in feuchtem Boden und das Vorkommen an meist schattigen Standorten, auf eine beträchtliche Transpirationsgrösse.

Bekannt ist auch, dass alle Blätter unseres aruncoiden Typus sich im tiefen Waldesschatten genau horizontal, also senkrecht zu dem von oben kommenden Lichte, einstellen. Unter denselben Verhältnissen richten sich die lichtbedürftigen Spreiten mancher anderer Pflanzen, z. B. von *Taraxacum officinale, Plantago major* und *Plantago media* vertical auf. Da die Blätter der zuletzt genannten Pflanzen im Gegensatz zu den horizental gestellten aruncoiden Blättern Stomata in grösserer Zahl auf der Oberseite besitzen, so wäre bei weiteren Untersuchungen darauf zu achten, wie weit Lichtstimmung der Blätter und Vertheilung der Stomata auf den beiden Spreitenflächen im Zusammenhang mit einander stehen.

Die Blattspreiten unserer einheimischen Bäume führen meist nur auf der Unterseite Spaltöffnungen. Francis Darwin[1]), welcher

1) Francis Darwin, On the Relation between the „Bloom" on Leaves and the Distribution of the Stomata. Extracted from the Linnean Society's Journal. Botany, vol. XXII.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0084-5

bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen die Vertheilung der Stomata über die beiden Blattflächen untersucht hat, gibt bloss für Arten der Gattung *Populus* das Verkommen zahlreicher Spaltöffnungen für die Blattoberseite an. Bei *Populus nigra* fand er das Zahlenverhältniss $\frac{54}{313}$, bei *Populus pyramidalis* $\frac{11—12}{40—46}$; noch grösser ist das proportionale Verhältniss bei *Populus Carolinae* $\frac{263}{405}$ und *P. monilifera* $\frac{89}{131}$. Die Spreiten der Arten, die ich untersucht habe, sind derb und von ziemlich beträchtlicher Dicke. Die dünnsten Spreiten (0,15 mm) fand ich bei *Populus tremula* und *P. nigra,* von welchen die erstere bloss unterseits Stomata führt, während bei der anderen das Zahlenverhältniss $\frac{54}{313}$ besteht; *P. dilatata* mit dem Zahlenverhältnisse $\frac{55}{270}$ zeigte eine Dicke von 0,23 mm, und die oberseits sehr spaltöffnungsreiche $\left(\frac{89}{131}\right)$ Spreite von *P. monilifera* erreichte die ebenfalls beträchtliche Dicke von 0,21 mm. Es wiederholt sich also hier dieselbe Beziehung zwischen Blattdicke und Vertheilung der Stomata wie wir sie bei verschiedenen krautigen Gewächsen gefunden haben.

Von Interesse ist in dieser Hinsicht auch das Verhalten der Weiden. Bei unseren schmal- oder dickblättrigen Weiden, die Bewohner von Flussufern und Sümpfen sind und den Waldesschatten fast gänzlich meiden, finden sich beiderseits geradewandige Oberhautzellen und Stomata auch auf der Blattoberseite. So verhält sich unter anderen *Salix fragilis* (0,17 mm dick), auf deren Blattoberseite man den Spaltöffnungen nicht nur auf dem Mittelnerven, sondern auch über dem Blattparenchym, allerdings in geringerer Anzahl als auf der Unterseite, begegnet. Gleiches gilt auch für *Salix babylonica* (0,21 mm dick).

Ganz anders ist das Verhalten der breitblättrigen *Salix Caprea* (0,13 mm dick), die in Wäldern, an feuchten Bergabhängen und ähnlichen Localitäten wächst. Das breite, eiförmige Blatt mit camptodromem Nervenverlauf und glattem oder nur sehr schwach ausgeschweiftem Rande ist beinahe um die Hälfte dünner als bei den vorher erwähnten dickblättrigen Species. Hiermit Hand in Hand finden wir die Oberseite frei von Spaltöffnungen, auch auf dem Mittelnerven konnte ich keine entdecken. In der Wellung der Epidermiszellwände stimmt dieses Blatt aber mit den dicken Weiden-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0085-1

blättern überein, allerdings kann man auf der Unterseite der behaarten Spreiten eine sehr schwache Wellung wahrnehmen, die aber nicht bei allen Oberhautzellen wiederkehrt. Eine etwas stärkere, aber immer noch sehr schwache Wellung zeigt das dünne Blatt der ebenfalls allein unterseits Stomata führenden *Salix cinerea* (0,10 mm dick), die oft die Standorte mit *Salix Caprea* theilt. Dagegen findet man bei der grossen, breiten, eiförmigen, sehr dünnen, auch nur auf der Unterseite mit Spaltöffnungen versehenen Spreite der alpinen *Salix helvetica* (0,09 mm dick), die in feuchten Gebirgsschluchten wächst, auf der Blattunterseite eine ziemlich starke Wellung der Epidermiszellen.

Die mechanischen Verhältnisse.

Im Verlaufe unserer Darstellung hatten wir schon des Häufigeren Gelegenheit, auf die Consistenz und besonders die Dicke der uns jeweilig beschäftigenden Blattspreiten aufmerksam zu machen. Wir hatten öfter schon Beziehungen gefunden zwischen der Blattdicke und der Vertheilung der Stomata, indem wir feststellen konnten, dass mit dem Auftreten von Spaltöffnungen auf der Blattoberseite zugleich häufig eine grössere Dicke verbunden ist.

Es folgt nun eine Tabelle von Messungen der Dicke aruncoider wie auch anderer zum Vergleich herbeigezogener Blätter. Die Messungen wurden mit dem Ocularmikrometer ausgeführt, als Dickeneinheit wurde $^1/_{100}$ mm angenommen. Fast alle der angeführten Werthe habe ich selbst ermittelt, nur einige wenige mit einem * bezeichneten habe ich den Angaben Blohm's[1]) entnommen.

Spiraea Ulmaria	0,09 mm
Rubus Idaeus	0,09 „
Teucrium Scordium	0,09 „
Urtica dioica (Schattenblatt)	0,09 „
Corylus Avellana (Schattenblatt)	0,09 „
Carpinus Betulus (Schattenblatt)	0,09 „
Fagus silvatica (Schattenblatt)	0,09 „
Salix helvetica (Schattenblatt)	0,09 „
Aruncus silvester	0,10 „
Acer platanoides	0,10 „
*Stachys germanica	0,10 „

1) Ernst Blohm, Untersuchungen über die Dicke des assimilirenden Gewebes bei den Pflanzen. Inaug.-Diss. Kiel 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0086-7

Ulmus effusa (Schattenblatt)	0,10 mm
Ostrya carpinifolia (Schattenblatt)	0,10 „
Viburnum Opulus (Schattenblatt)	0,10 „
Salix cinera	0,10 „
*Oxalis Acetosella	0,11 „
*Circaea lutetiana	0,11 „
*Mercurialis perennis	0,11 „
Acer Pseudo-Platanus	0,12 „
Galium Aparine	0,12 „
Aesculus Hippocastanum	0,12 „
Rosa centifolia	0,12 „
Chrysanthemum corymbosum	0,12 „
Lamium album	0,12 „
Stachys sylvatica	0,12 „
Plectranthus glaucocalix	0,12 „
Vaccinium Myrtillus	0,12 „
Carpinus Betulus (Halbschatten)	0,12 „
Quercus ambigua	0,12 „
Agrimonia Eupatoria	0,13 „
Rosa rubrifolia	0,13 „
Stellaria Holostea	0,13 „
Chaerophyllum aromaticum	0,13 „
Salix Caprea	0,13 „
*Potentilla alba	0,14 „
Viburnum Lantana	0,14 „
Actaea spicata	0,15 „
Geum urbanum	0,15 „
Sambucus nigra	0,15 „
Viola odorata	0,15 „
Heracleum Sphondylium	0,15 „
Laserpitium latifolium	0,15 „
Imperatoria Ostruthium	0,15 „
Cephalaria pilosa	0,15 „
Phyteuma spicatum	0,15 „
Campanula nobilis	0,15 „
Fraxinus Excelsior	0,15 „
Stachys recta	0,15 „
Urtica pilulifera (Sonnenblatt)	0,15 „
Pirola secunda	0,15 „
Morus alba	0,15 „

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0087-3

Acer campestre	0,15 mm
Castanea chinensis	0,15 „
Betula alba	0,15 „
Quercus pedunculata (Schattenblatt)	0,15 „
Quercus Prinus (Schattenblatt)	0,15 „
Populus tremula	0,15 „
Populus nigra	0,15 „
Campanula Trachelium	0,16 „
Veronica prostrata	0,16 „
Viburnum Opulus (Sonnenblatt)	0,16 „
Vaccinium Vitis Idaea	0,16 „
Vaccinium uliginosum	0,16 „
Humulus Lupulus	0,16 „
Sanguisorba officinalis	0,17 „
Prunus avium	0,17 „
Dipsacus silvestris	0,17 „
Urtica dioica (Sonnenblatt)	0,17 „
Salix fragilis	0,17 „
Spiraea Filipendula	0,18 „
Potentilla anserina (Sonnenblatt)	0,18 „
Sisymbrium Alliaria	0,18 „
Scrophularia nodosa	0,18 „
*Fagus silvatica	0,18 „
Lycopus europaeus (Sonnenblatt)	0,18 „
Corylus Avellana (Sonnenblatt)	0,18 „
Galeobdolon luteum	0,18 „
Pirola uniflora	0,18 „
Dentaria pinnata	0,19 „
Lunaria rediviva	0,19 „
Potentilla Tormentilla (Sonnenblatt)	0,19 „
Pimpinella magna	0,19 „
Calamintha grandiflora	0,19 „
Archangelica officinalis	0,20 „
Peucedanum verticillare	0,21 „
Taraxacum officinale	0,21 „
Campanula persicifolia	0,21 „
Betonica officinalis	0,21 „
Carpinus Betulus (Sonnenblatt)	0,21 „
Salix babylonica	0,21 „
Populus monilifera	0,21 „

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0088-9

Veronica Chamaedrys	0,22 mm
Veronica spicata	0,22 „
Veronica Buxbaumii	0,22 „
*Epilobium angustifolium	0,23 „
Cirsium oleraceum	0,23 „
Populus dilatata	0,23 „
Hedera Helix	0,24 „
*Teucrium Chamaedrys	0,24 „
Viburnum Lautana (Sonnenblatt)	0,25 „
Asarum europaeum	0,25 „
*Scorzonera hispanica	0,25 „
*Digitalis purpurea	0,25 „
Pirola chloranta	0,25 „
Sambucus nigra (Sonnenblatt)	0,26 „
Campanula glomerata	0,27 „
*Ranunculus Ficaria	0,28 „
Campanula rapunculoides	0,30 „
*Helleborus niger	0,30 „
Galeopsis ochroleuca	0,31 „
Plantago media	0,31 „
*Plantago lanceolata	0,34 „
*Borago officinalis	0,37 „
Scolopendrium officinarum	0,37 „
Ophioglossum vulgatum	0,45 „
Botrychium Lunaria	0,45 „
Ilex Aquifolium	0,48 „
Aspidium Lonchitis	0,48 „
Saxifraga umbrosa	0,71 „
*Sedum boloniense	0,85 „
*Plantago maritima	1,05 „
*Crambe maritima	1,15 „

Aus obiger Tabelle ist sofort ersichtlich, dass die aruncoiden Spreiten, die durch Cursivschrift hervorgehoben sind, zum weitaus grössten Theile zu den dünnsten der einheimischen Flora gehören. Durch beträchtliche Dicke zeichnen sich nur die an recht sonnigen Standorten zur Entfaltung gekommenen Spreiten aus (z. B. *Sambucus, Carpinus).* Ferner ergibt sich bei genauer Betrachtung der Tabelle, dass die dünnsten und zahlreichsten der aruncoiden Blätter Schattenpflanzen angehören, zum Mindesten solchen Gewächsen, deren bevorzugte Standorte schattige Plätze sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0089-7

Mit diesem Vorkommen im Schatten gehen manche Erscheinungen Hand in Hand. So zunächst die Blattdicke. Stahl[1]) hat diesen Verhältnissen eine durchgreifende Untersuchung gewidmet. Er unterscheidet zunächst ausgesprochene Schattenpflanzen, die sonnige Standorte durchaus meiden, so *Oxalis Acetosella* und *Epimedium alpinum,* deren Blätter wenig plastisch sind. Von *Oxalis Acetosella* schreibt er p. 5: „Das Mesophyll ist zusammengesetzt aus drei Zelllagen, von denen die beiden untersten aus flachen Sternzellen bestehen, welche durch lange Arme miteinander verbunden sind. An die Epidermis der Oberseite grenzen trichterförmige Zellen, die wir mit Haberlandt als Trichterzellen bezeichnen wollen. In diesen Trichterzellen nehmen die Chlorophyllkörner eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein, während in den Schwammzellen sowohl Flächen- als Profilstellung möglich ist. Ein grosser Theil des Blattinnern ist durch die Intercellularräume eingenommen. Dies der Bau des Parenchyms an schattigen Standorten; kaum verschieden ist derselbe bei denjenigen Blättern, die sich bei intensiver Beleuchtung entwickelt haben: die Blätter sind wenig plastisch, sie behalten auch unter den veränderten Bedingungen die dem schattigen Standorte angepasste Struktur bei."

Stahl (l. c. p. 6) unterscheidet weiter eine andere Gruppe von Pflanzen, die sowohl schattigen als sonnigen Standort ertragen können. „Im Gegensatze zu den Schattenpflanzen finden wir bei der Mehrzahl der Dicotylenblätter ein weitgehendes Anpassungsvermögen, das sich sowohl in der schwankenden Blattgrösse, als in der veränderlichen inneren Struktur offenbart." Es werden dann einige der auffallendsten Beispiele besprochen, unter anderen die Buche, für welche festgestellt wurde, dass bei Spreiten, die unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsen waren, die Dicke eines Sonnenblattes das dreifache derjenigen eines Schattenblattes betragen kann. Gegenüber diesen, von verschiedenen anderen Beobachtern bestätigten Angaben schreibt Blohm[2]): „Erwähnen möchte ich noch, dass von *Fagus silvatica* und *Lamium album* sowohl Blätter, die dem directen Sonnenlicht ausgesetzt waren, untersucht wurden, wie auch solche, die völlig im Schatten standen. Jedoch wurden bei beiden keine wesentlichen

1) E. Stahl, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Zeitschrift für Naturwissenschaft XVI. N. F. IX, 1. 2. Jena 1883.

2) Untersuchung über die Dicke des assimilirenden Gewebes bei den Pflanzen. Inaug.-Dissert. Kiel 1895. p. 12.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0090-1

Differenzen in der Färbung, noch in der Dicke der Assimilationsschicht bemerkt." Leider enthält sich Blohm näherer Angaben über die Blattdicke der Sonnen- und Schattenformen. Jedenfalls beruht seine Behauptung auf unzulänglichen Beobachtungen, denn ich habe eine ganze Reihe der verschiedensten Blattspreiten von sonnigen und schattigen Standorten auf ihre Dicke hin untersucht und meist, wie auch andere Forscher dargethan haben, ein beträchtliches Schwanken der Blattdicke feststellen können. So betrug bei *Urtica dioica* die Dicke eines Schattenblattes 0,09 mm, eines Sonnenblattes 0,17 mm, also beinahe das Doppelte. Blohm erwähnt für *Fagus silvatica* eine Blattdicke von 0,18 mm, ich fand für ein im tiefen Waldesschatten gewachsenes Blatt 0,09 mm, also die Hälfte. Bei *Corylus Avellana* ermittelte ich als Dicke eines Schattenblattes 0,09 mm, eines Sonnenblattes 0,18 mm. Bei *Carpinus Betulus* betrug die Dicke der Blattspreite im tiefen Schatten 0,09 mm, in etwas lichterem Schatten 0,12 mm und bei einer an der Sonne erwachsenen Spreite 0,21 mm. Ferner stellte sich als Dicke für ein Schattenblatt von *Sambucus nigra* 0,15 mm heraus, für ein Sonnenblatt 0,26 mm. Aehnliche Unterschiede fanden sich bei vielen Blättern und es könnte die Zahl der Beispiele um ein Beträchtliches vermehrt werden.

Hier ist der Platz noch eines anderen, schon von anderen Forschern[1]) beobachteten, mehr oder weniger hervortretenden Unterschiedes zwischen Sonnen- und Schattenformen einer und derselben Pflanzenart zu gedenken. Bei Schattenblättern von *Corylus Avellana* fand ich auf beiden Seiten der Spreite gewellte Epidermiszellwandungen. Es war also auch auf der Blattoberseite die Wellung, allerdings etwas schwächer, vorhanden; bei dem doppelt so dicken Sonnenblatte wurde dieselbe dagegen fast ganz vermisst. Ein ähnliches Verhalten traf ich bei den Blattspreiten von *Carpinus Betulus,* wo auf beiden Seiten eine starke Wellung der Epidermiszellwände besteht, welche jedoch bei einem in starker Beleuchtung erwachsenen Blatte lange nicht in dem Maasse ausgeprägt war als bei einer im Schatten zur Ausbildung gelangten Spreite.

Am auffallendsten gestalteten sich jedoch die Unterschiede in besagter Richtung bei *Viburnum Lantana.* Bei einem Schattenblatte, dessen Dicke 0,14 mm betrug, waren die Seitenwände der Oberhautzellen auf beiden Blattflächen stark gewellt, bei einem 0,25 mm

1) F. W. C. Areschoug, Ueber die physiologischen Leistungen und die Entwickelung des Grundgewebes des Blattes. Kongl. fysiografiska sällskapets i Lund Handlingar 1897.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0091-7

dicken Sonnenblatte war die Wellung eine äusserst geringe und merkwürdiger Weise auf der behaarten Unterseite der Spreite noch schwächer als auf der Oberseite.

Da ein Zusammenhang zwischen Blattdicke und Stärke der Wellung zu bestehen scheint, indem diese mit zunehmender Dicke des Blattquerschnittes schwächer wird, so verdient hier die Frage erörtert zu werden, ob nähere Beziehungen zwischen Querschnitt der Spreiten und Wellung vorhanden sind und zwar der Art, dass letztere nur dünneren Blättern zukommt, dickeren dagegen fehlen möchte.

Auf diese Voraussetzung hin wurden die Blätter von verschiedenen Pflanzen, vornehmlich dickere Blattspreiten untersucht, wobei sich herausstellte, dass bei nicht wenigen Arten stark gewellte Epidermiszellwände vorkommen. Es ist dies besonders der Fall bei ausgesprochenen Schattenpflanzen. So fand ich bei einem 0,25 mm dicken Blatte von *Asarum europaeum* beiderseits Wellung, die nur oberseits schwächer ausgeprägt war als auf der Unterseite. Das ebenfalls dicke (0,24 mm) und derbe *Epheu*blatt hat auf beiden Flächen stark gewellte Oberhautzellwände. Ebenso verhalten sich die gleichfalls dicken Blattspreiten einiger anderer Pflanzen, von denen besonders die schon von Areschoug (l. c.) besprochene *Saxifraga umbrosa* erwähnenswerth ist. Die Dicke einer succulenten Spreite betrug nicht weniger als 0,71 mm und trotzdem zeigten die Epidermiszellwände auf der Blattunterseite über den Spaltöffnungsgruppen starke Wellung.

Aus diesen Thatsachen geht hervor, dass die Wellung der Oberhautzellwände mit anderen Eigenthümlichkeiten als der blossen Blattdicke verknüpft sein muss: sie findet sich, wie Areschoug (l. c. S. 9. u. ff.) gezeigt hat, in besonders schöner Ausbildung dort, wo das daran grenzende Assimilationsgewebe einen in hohem Grade lacunösen Charakter trägt. Wenn also bei einer und derselben Art die Schattenblätter die Wellung stärker erkennen lassen als die Sonnenblätter, so hängt dies offenbar mit der bei ihnen vorhandenen stärkeren Entwickelung der Intercellularräume zusammen.

Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung das Verhalten der namentlich in schattigen Wäldern gedeihenden *Pirola*-Arten. Von den drei untersuchten *Pirolen* besitzt *Pirola chlorantha*, das dickste Blatt, mit 0,25 mm. Die Epidermiszellwände sind auf beiden Blattseiten gewellt, oben etwas schwächer als unten. Das Mesophyll besteht aus kurzen Pallisaden und englumigen dichtem Schwammgewebe. Das feste, derbe, lederartige Blatt von *Pirola secunda* zeigt die oberseitige Epidermis, zusammengesetzt aus Zellen mit dünnen, sehr stark

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0092-3

gewellten Wandungen. Auf der Unterseite des Blattes scheint die Wellung eine etwas geringere zu sein, dafür sind aber hier die Zellwände um ein Beträchtliches dicker als oberseits und haben in das Zelllumen vorspringende Leisten. Die Dicke des Blattes beträgt 0,15 mm. Das Mesophyll erweist sich bei diesem Blatte als gänzlich undifferenzirt. Es besteht aus vier bis sechs Reihen länglicher der Blattfläche parallel gelagerter Zellen. Die 0,18 mm starke Spreite von *Pirola uniflora* zeigt dieselbe Ausbildung des Mesophylls wie *Pirola secunda* und zugleich tritt auf beiden Blattflächen eine sehr starke Wellung der Epidermiszellen auf (Fig. 5).

Ebenso findet man bei dem 0,24 mm starken Blatte von *Hedera Helix* beiderseits stark gewellte Oberhautzellwände. Es besteht das Mesophyll hier aus Palissaden- und Schwammzellen; erstere sind sehr weitlumig und lassen relativ weite Intercellularräume zwischen sich. Es findet sich also auch hier ein verhältnissmässig lockeres Gewebe und damit in Verbindung beiderseits gewellte Epidermiszellwände.

Ein ähnliches Verhalten wiederholt sich bei *Asarum europaeum,* dessen 0,25 mm dicke Spreite weitlumiges Palissadenparenchym aufweist, womit wiederum eine schwache Wellung der oberseitigen Epidermiszellen zusammenhängt.

Sehr instructive Beispiele für diese Fragestellung liefern die Farne, deren wechselndes Verhalten, je nach dem sie an sonnigen, trockeneren oder schattigen, feuchteren Standorten zur Entwickelung gelangt sind, durch zwei Schüler Areschoug's (l. c.) geschildert worden ist. Die Fiedern des äusserlich recht derb und fest erscheinenden Wedels von *Aspidium Lonchitis* zeigen auf dem Querschnitte die beträchtliche Dicke von 0,48 mm. Bei dieser Beschaffenheit könnte man geradewandige Oberhautzellen erwarten. Sie sind aber auf beiden Blattflächen stark gewellt. Die Struktur des Mesophylls erklärt dieses: Mit Ausnahme eines sehr niedrigen schwach ausgebildeten Palissadenparenchymes, das kaum noch diese Bezeichnung verdient, besteht das ganze Blattinnere aus sehr lockerem Schwammgewebe (Fig. 6).

Das Extrem in dieser Ausbildung finden wir aber bei dem Blatte von *Scolopendrium officinarum.* Es hat trotz einer Dicke von 0,37 mm auf Ober- wie auf Unterseite gewellte Epidermiszellwände. Auch hier finden wir das ganze Mesophyll aus sehr lockerem Schwammgewebe aufgebaut, dessen Sternzellen zwischen ihren Armen sehr weite Intercellularräume übrig lassen. Von echten Palissaden ist keine Spur vorhanden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0093-9

Ein einigermaassen abweichendes Verhalten zeigen die auch sonst von den Farnen durch ihre Blattbeschaffenheit nicht unwesentlich abweichenden *Ophioglossum vulgatum* und *Botrychium Lunaria*. Die zungenförmige Spreite der ersteren Pflanze zeigt bei einer Dicke von 0,45 mm auf ihren beiden Seiten sehr stark gewellte Epidermiszellwände. Auf dem Querschnitte sieht man, dass das Mesophyll in seiner ganzen Ausdehnung aus sehr lockerem Schwammparenchym besteht, woraus sich die starke Wellung wohl begreifen lässt. Die gefiederte Spreite von *Botrychium Lunaria* hat bei derselben Dicke gerade Seitenwände der Oberhautzellen, und doch besteht das Mesophyll nur aus Schwammgewebe, das aber bei Weitem nicht so locker gebaut ist wie dasjenige von *Ophioglossum vulgatum*. Ich glaube, dass sich dieses verschiedene Verhalten der beiden nahe verwandten Gewächse aus ihrem so verschiedenen Standorte begreifen lässt. *Ophioglossum vulgatum* ist ein Bewohner sumpfiger Wiesen, wo starke durch lockeres Mesophyll beförderte Transpiration nothwendig ist. *Botrychium Lunaria* dagegen wächst an sonnigen, meist auch trockeneren Orten, an Waldrändern und auf Triften, wo eine festere Blattconsistenz jedenfalls von Vortheil sein wird. Daher ist auch das Schwammparenchym hier bei weitem nicht so locker, das Blatt nähert sich dem Xerophytentypus und gehört vielleicht auch zu den Schrumpfblättern, denen gewellte Epidermiszellwände abgehen. Bei unseren einheimischen Schrumpfsucculenten aus den Gattungen *Sedum* und *Sempervivum* fehlt thatsächlich die Wellung fast gänzlich.

Die angeführten Beispiele liefern eine Bestätigung für die bereits erkannte Bedeutung[1]) der Wellung der Seitenwandungen der Oberhautzellen. Die Verzahnung muss dazu beitragen, die Festigkeit des Blattes in tangentialer Richtung zu erhöhen, und falls ein Einreissen vom Rande her eintritt, wird der Widerstand gegen weiteres Eindringen des Risses bei der in Rede stehenden Zellform grösser sein, als wenn die Zellen ebenwandig wären. Das besonders starke Hervortreten der Wellung bei den Epidermiszellen der Blattunterseite, die schwächere Ausprägung, ja das häufige Fehlen derselben auf der Oberseite, steht mit der verschiedenen Ausbildung der an die beiderseitigen Oberhäute grenzenden Zellformen im Zusammenhang. Die durch die Verzahnung der Epidermiszellen bedingte höhere Festigkeit ist aus naheliegenden Gründen viel wichtiger dort, wo die Epidermis als schützende Decke über einem lücken-

1) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie p. 103. Areschoug (l. c.).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0094-5

reichen Gewebe auftritt, wie es das Schwammparenchym darstellt, als über dem fester gefügten Palissadenparenchym.

Wo die Festigkeit der schützenden Oberhaut durch dicke Zellwände erzielt wird, wie dies namentlich bei immergrünen Laubblättern der Fall ist, z. B. bei *Vaccinium Vitis Idaea,* kann die Wellung zurücktreten oder ganz fehlen. Bei genannter Pflanze sind die sehr dicken von Tüpfeln durchzogenen Zellwände der Epidermis nur auf der Blattunterseite über dem lockerem Schwammparenchym schwach gewellt. Gar keine Wellung, weder ober- noch unterseits, zeigen die sehr dicken Epidermiszellwände bei *Vaccinium uliginosum,* während die zarte sommergrüne Spreite von *Vaccinium Myrtillus* beiderseits durch starke Wellung ausgezeichnet ist. Hier ist auch das Palissadenparenchym nur kurz und sehr locker, das Schwammgewebe stark ausgebildet.

Ebenfalls sehr dicke Zellwände besitzt die oberseits noch durch eine Lage dickwandiger Zellen verstärkte Oberhaut von *Ilex Aquifolium;* selbst über dem Schwammgewebe fehlt hier die Wellung, oder es sind nur Spuren davon wahrzunehmen. Ebenso haben die sehr derben Spreiten von *Buxus sempervirens* und *Nerium Oleander* ebenwändige Epidermiszellen.

Im Vorhergehenden haben wir uns der Ansicht angeschlossen, dass die Verzahnung der Epidermiszellen einen Schutz gegen das Einreissen der Blätter darstellte. Eine ähnliche Bedeutung dürfte dem gesägten Blattrande, der ja für den aruncoiden Typus, von dem wir ausgegangen sind, charakteristisch ist, zukommen. Es muss nämlich auffallen, dass diese Ausbildung des Blattrandes besonders bei zarten, dünnen Spreiten vorkommt; gehören doch die aruncoiden Blätter zu den dünnsten in der einheimischen Pflanzenwelt. Beim Aneinanderstossen der durch Wind oder anderweitige Ursachen in unsanfte Berührung gekommenen Blattspreiten müssen die Blattzähne gewissermaassen als Puffer dienen. Sie biegen sich um und erschweren durch Milderung des Stosses das Zustandekommen eines Risses. Jedenfalls ist eine zarte und dünne Spreite viel eher einem Zerrissenwerden ausgesetzt als eine derbe, und daher ist es für wahrscheinlich zu halten, dass der bei derartig beschaffenen Blättern so häufig auftretende gezähnte Rand im Zusammenhang mit anderen Einrichtungen als ein Schutzmittel gegen das Einreissen anzusehen ist.

Um den Widerstand, den die Laubblätter dem Durchreissen entgegensetzen, zu messen, wurden folgende Versuche ausgeführt. Aus den Blättern wurden gleichbreite Streifen in einiger Entfernung und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0095-1

parallel dem Rande herausgeschnitten und zwischen Korklamellen festgeklemmt. Das eine Ende wurde an einem Stativ befestigt, an das andere Ende wurde eine leichte Wagschaale zur Aufnahme der Gewichte gehangen und sodann konstatirt, bei welchem Gesammtgewichte der Blattstreifen riss.

Es rissen:

Urtica pilulifera	bei	14 g	Beschwerung
Corylus Avellana	„	16 „	„
Sambucus nigra	„	21 „	„
Stachys silvatica	„	23 „	„
Fraxinus excelsior	„	24 „	„
Mercurialis annua	„	25 „	„
Prunus cerasus	„	27 „	„
Tilia ulmifolia	„	31 „	„
Frangula Alnus	„	34 „	„
Cornus sanguinea	„	37 „	„
Alnus glutinosa	„	39 „	„
Cytisus Laburnum	„	42 „	„
Morus alba	„	46 „	„
Carpinus Betulus	„	51 „	„
Plantago media	„	54 „	„
Chelidonium majus	„	57 „	„
Ligustrum vulgare	„	70 „	„
Acer Pseudo-Platanus	„	74 „	„
Syringa vulgaris	„	79 „	„
Quercus pedunculata	„	80 „	„

Man ersieht aus diesen allerdings rohen Versuchen, dass die dünnen gesägten aruncoiden Blätter viel leichter zerreissen als die mit anders beschaffenem Rande. Benutzt man zu den Versuchen Randstreifen, so erfolgt das Reissen stets in den Spitzen der von den Zähnen gebildeten Winkeln, welche hier nicht durch besondere mechanische Elemente geschützt sind. Man kann also den aruncoiden Blattrand gewissermaassen als ein Correctiv des zarten Baues der dünnen, leicht verletzbaren Spreite ansehen.

Bemerkenswerth ist auch, dass bei den Blättern dieses Typus sehr häufig eine andere von Kny[1]) gewürdigte Struktureigenthümlichkeit angetroffen wird, wir meinen die Hervorwölbung des Blattgewebes zwischen den Bündelauszweigungen dünner zarter Laub-

1) L. Kny, Ueber die Anpassung der Laubblätter an die mechanischen Wirkungen des Regens und Hagels. — Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. Jahrg. 1885, Band III, Heft 6.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0096-7

blätter. Es stellen nach genanntem Forscher diese Facetten zwischen den Bündelauszweigungen geradezu Gewölbe dar, welche bei auffallendem Regen oder Hagel den Stoss paralysiren. Kny schreibt hierüber p. 209: „Diese Gefahr (nämlich die des Zerquetschtwerdens der Zellen durch Hagel etc.) wird nun dadurch erheblich vermindert, dass die Epidermis- und Palissadenzellen sich als Bausteine zu flachen Gewölben zusammenfügen, welche *elastischen Widerlagern,* den stärkeren Bündelzweigen, aufgesetzt, beziehungsweise angelehnt, sind. Es wird hierdurch jeder Stoss von den zunächst betroffenen Zellen sich zum Theil seitlich auf ihre Nachbarinnen und von diesen auf die Widerlager übertragen müssen, und diese werden, falls die Kraft des Stosses keine zu grosse ist, durch entsprechende Dehnung seine Wirkung unschädlich machen." Diese hervorgewölbten Blattfacetten finden wir vielfach bei unseren aruncoiden Blättern, so besonders ausgeprägt bei *Aruncus silvester,* den wir als Typus unserer Blattform angenommen haben, ferner bei *Lycopus europaeus,* überhaupt bei vielen *Labiaten,* von welchen Kny *Betonica officinalis, Ballota nigra, Melissa officinalis* erwähnt; dann bei Baumblättern wie *Aesculus Hippocastanum, Ulmus campestris, Ostrya carpinifolia, Corylus Avellana* u. a. Es sind also gerade die dünnsten Baumblätter, welche derartig gewölbte Blattfacetten aufweisen.

Zum Schlusse sei noch auf eine andere Struktureigenthümlichkeit aufmerksam gemacht, die in demselben Sinne als Schutzmittel gegen Verletzung der Blattspreiten wirksam sein muss, und die in besonders auffallendem Grade bei *Populus tremula* ausgebildet ist, wo ja die Spreite infolge der Zitterbewegungen besonders häufig durch das Anstossen an andere Gegenstände der Verletzungsgefahr ausgesetzt ist. Hier sind in besonders auffälliger Weise an der Blattoberseite die derbwandigen Epidermiszellen stark hervorgewölbt und gewissermaassen zu Pufferzellen ausgebildet (Fig. 7). Derartige Pufferzellen finden sich in mehr oder minder scharfer Ausprägung bei vielen Blattspreiten und zwar häufig am Blattrande, so an den dünnen Spreiten unserer *Epipactis*-Arten. Ferner sind sie auf der derben Spreite von *Betula alba* vorhanden. Eines der instructivsten Beispiele für das Vorkommen der Pufferzellen bietet uns *Viscum album.* Hier treten sie auf der ganzen Fläche, besonders aber wieder an dem Rande der derben Spreite auf. Figur 8 stellt zwei Pufferzellen vom Rande des Blattes dar; diese Zellen sind conisch mit abgerundeter Spitze und haben sehr dicke Aussenwände. Eine weit schwächere Ausbildung zu Puffern zeigen die in Figur 9 dargestellten Epidermiszellen der Blattfläche.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0097-2

Es kommen zwar auch hier stärker gewölbte Epidermiszellen vor, doch treten sie mehr vereinzelt auf. Die besonders starke Ausbildung der Pufferzellen bei der Mistel darf man wohl als eine Anpassung an den exponirten Standort dieses Strauches annehmen, dessen wintergrüne Blätter bei stürmischem Wetter der Gefahr der Verletzung durch mechanische Insulte in besonders hohem Grade ausgesetzt sind.

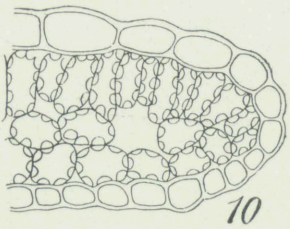
Obige Arbeit wurde im botanischen Institute der Universität Jena ausgeführt. Die Anregung hierzu empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Stahl, dem ich zum Schlusse meinen herzlichsten Dank für das freundliche Entgegenkommen und das Interesse, welches er mir widmete, ausspreche.

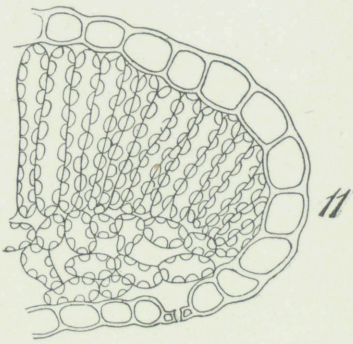
Figurenerklärung zu Tafel IV.

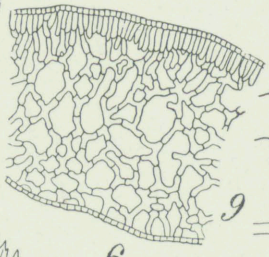
Figur 1. Endfieder von *Aruncus silvester*. Nat. Grösse.
Figur 2. Stück der Epidermis von der Blattunserseite von *Aruncus silvester*. Vergrössert. 400.
Figur 3. Blatt von *Galeopsis ochroleuca* von der Unterseite gesehen. Nat. Grösse.
Figur 4. *Lunaria rediviva*. Stück von der Epidermis der Blattunterseite. Bei a eine Spaltöffnung von gewöhnlichem Typus. Bei b eine solche vom *Cruciferen*typus. Vergr. 550.
Figur 5. Querschnitt durch das Blatt von *Pirola uniflora*. Vergr. 150.
Figur 6. Querschnitt durch eine Fieder von *Aspidium Lonchitis*. Vergr. 35.
Figur 7. Pufferzelle von der Epidermis der Blattoberseite von *Populus tremula*. Vergr. 400.
Figur 8. Pufferzellen vom Blattrande des Laubblattes von *Viscum album*. Vergr. 400.
Figur 9. Epidermiszellen von der Blattoberfläche der Mitte des Laubblattes von *Viscum album*. Vergr. 400.
Figur 10. Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Aruncus silvester*. Vergr. 200.
Figur 11. Querschnitt durch den Rand eines Blattzahnes von *Urtica pilulifera*. Vergr. 200.

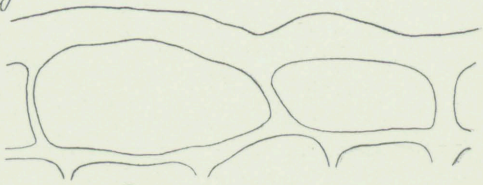
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0098-8

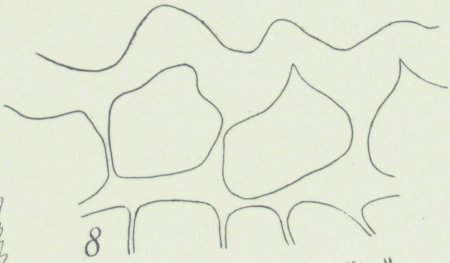
3

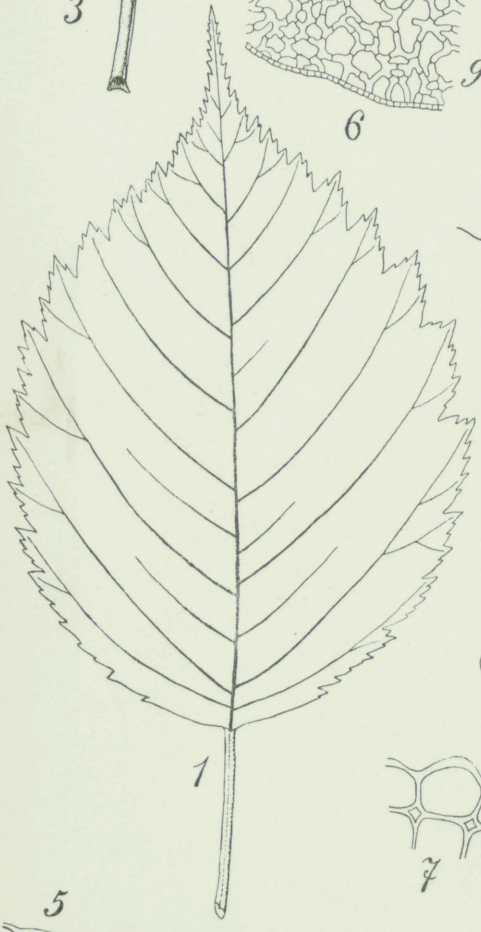

10

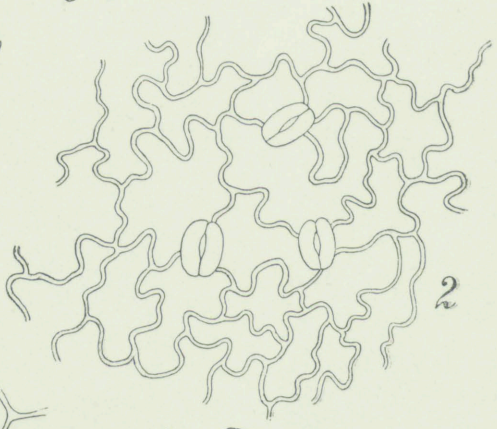

11

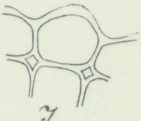

6

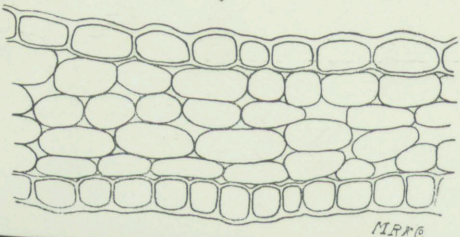

9

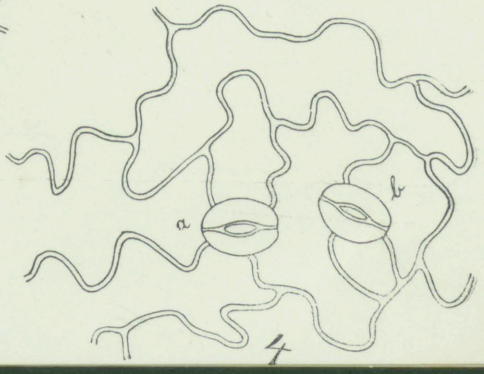

8


1


2


7


5


4

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05156-0512-2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 87

Autor(en)/Author(s): Anheisser Roland

Artikel/Article: Ueber die aruncoide Blattspreite. (Ein Beitrag zur Blattbiologie.) 64-94