

Ueber den Einfluss
des
sonnigen oder schattigen Standortes
auf die
Ausbildung der Laubblätter.

Von
E. Stahl.
Hierzu Tafel X.

Einleitung.

Die Structur der Laubblätter der meisten Pflanzen weist, je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte, welchem sie entnommen sind, sehr erhebliche Verschiedenheiten auf. Es ist die Aufgabe dieser Abhandlung, diese letzteren an mehreren Beispielen genauer zu verfolgen, sowie auf einige Beziehungen zwischen Structur und Funktion der Blattorgane hinzuweisen. Seit der Veröffentlichung einer ersten Mittheilung über diesen Gegenstand ¹⁾ sind drei hier einschlägige Arbeiten erschienen. Haberlandt in seiner „Vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen ²⁾“ gelangt zu der Ansicht, dass das Licht den anatomischen Bau fast gar nicht, in hohem Grade aber die Anordnung des Assimilationssystems beeinflusse. Pick ³⁾ dagegen schliesst sich in seiner ersten Arbeit

¹⁾ E. Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botanische Zeitung 1880 Nr. 51.

²⁾ Separatabdruck aus Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. XIII, Heft I. Berlin 1881.

³⁾ Pick: I. Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes

meinen eigenen Anschauungen an. Ich setze hier die Bekanntheit mit den Arbeiten der beiden genannten Forscher voraus; auch theile ich die zum Theil schon seit längerer Zeit niedergeschriebene Arbeit in der ursprünglichen Form mit, um nur hie und da auf die eben citirten Abhandlungen hinzuweisen.

Veranlasst wurden meine Untersuchungen durch eine frühere Arbeit¹⁾, als deren Fortsetzung sie betrachtet werden können. Beim Studium der Gestalt- und Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner unter dem Einfluss von verschieden starkem Lichte drängte sich mir die Frage auf, ob nicht zwischen diesen physiologisch bedeutsamen Erscheinungen und der Blattstructur selbst nähere Beziehungen aufzudecken sein möchten. Als Untersuchungsobjecte benutzte ich vorwiegend die Blätter unserer Laubbäume, deren Assimilationsparenchym aus zwei verschiedenen Zelltypen zusammengesetzt ist. Die einen Zellen sind mit ihrem grössten Längsdurchmesser senkrecht zur Blattfläche orientirt und bilden das bekannte Palissadenparenchym. Die anderen, von im Uebrigen verschiedener Gestalt, haben die gemeinsame Eigenschaft, in der Richtung der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung zu zeigen. Im Gegensatze zu den Palissadenzellen ist also bei diesen flachen Schwammparenchymzellen der zur Blattfläche senkrechte Durchmesser der geringste.

In den horizontalen Blättern nimmt, wie bekannt, das Palissadenparenchym die Oberseite, das flache Parenchym die Unterseite des Blattquerschnittes ein. In verticalen Blättern und Phyllocladien finden wir dagegen das Palissadenparenchym ungefähr gleich stark auf beiden Blattseiten entwickelt. Ein intermediäres Verhalten tritt bei den Blättern auf, deren Fläche zwischen wagenrechter und lothrechter Lage schwankt.

Die Palissadenzellen nehmen also immer diejenigen Blattpartien ein, welche unmittelbar vom Lichte getroffen werden; die flachen Schwammzellen befinden sich in ihrem Schatten.

Den Zusammenhang zwischen diesen anatomischen Verhältnissen und den Erscheinungen der Gestalt- und Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner aufzudecken, ist die Aufgabe folgender Zeilen.

armlaubiger Pflanzen. Bonn 1881. II. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralblatt 1882, Bd. IX, Nr. 10/11.

¹⁾ E. Stahl, Ueber den Einfluss der Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1880.

In den flachen Schwammzellen sind die Chlorophyllkörner einer zweifachen Vertheilung fähig. Bei schwächerer Beleuchtung bedecken sie die der Blattfläche parallelen Wandpartieen: sie zeigen, der Lichtquelle gegenüber, Flächenstellung. Intensives Licht veranlasst die Körner auf die zur Blattlamina senkrechten Wandstrecken hinüberzuwandern, an welchen sie die Profilstellung finden²⁾.

In den Palissadenzellen dagegen ist eine solche ausgiebige Wanderung nicht möglich. Sowohl bei schwacher als bei starker Beleuchtung finden wir die Körner in der Profilstellung. Wenn diese letzteren durch grösseres oder geringeres Hineinragen in das Zellumen allerdings auch hier verschieden grosse Lichtmengen aufzufangen vermögen, so besteht nichts destoweniger ein scharfer Gegensatz zwischen den beiden oben genannten Zelltypen.

Die Chlorophyllkörner der Palissadenzellen empfangen das Licht von erster Hand; die der Schwammzellen dagegen werden nur noch von den, durch Absorption in den oberen Zellschichten geschwächten Strahlen getroffen. Durch die in den Schwammzellen mögliche Flächenstellung wird aber dieser Nachtheil bis zu einem gewissen Grade wieder ausgeglichen, da die Körner der Lichtquelle eine grössere Oberfläche zu bieten vermögen als die in der oben angedeuteten Hinsicht bevorzugten Palissadenzellen.

Der Palissadentypus bietet für dickere Blätter zugleich den Vortheil, dass, selbst bei schwächerer Beleuchtung, die tiefer liegenden Parenchymlagen noch gewisse Lichtmengen empfangen,

¹⁾ Ich theile hier einen instructiven Versuch als Nachtrag zu meiner früheren Arbeit über Chlorophyllwanderung mit: Wird ein Schattenblatt z. B. vom Hollunder senkrecht zur Oberfläche vom Sonnenlicht getroffen, so tritt bald das durch Chlorophyllwanderung bedingte Erblassen ein. Am bleichsten erscheint das Blatt, wenn man es eben in derselben Richtung betrachtet, in welcher es von den Sonnenstrahlen getroffen worden war. Dreht man das Blatt langsam, so dass seine Fläche unter immer spitzerem Winkel gesehen wird, so nimmt der Contrast zwischen den besonnten und nicht besonnten Stellen allmähig ab, um schliesslich ganz zu verschwinden.

Der Grund dieses Verhaltens ist leicht einzusehen. An den beschatteten Stellen nehmen die Körner Flächenstellung, an den besonnten Profilstellung ein: durch die verschiedene Stellung der Körner werden die Kontraste bedingt; so bald man nun das Blatt neigt, werden beiderlei Körner in intermediären Stellungen gesehen werden, bis schliesslich in einer gewissen Lage fast alle Körner eine gleich-grosse Fläche dem Beobachter entgegenkehren, wodurch dann die Contraste aufgehoben werden.

da die Strahlen, um zu ihnen zu gelangen, durch das zur Blattfläche senkrecht orientirte Lumen der Palissadenzellen passiren können. Bei directer Besonnung des Blattes werden zuerst die Körner der Palissadenzellen getroffen, welche schon so wie so die intensivem Lichte entsprechende Profilstellung inne haben; die Körner der tiefer gelegenen Schwammzellen aber werden, wenn das zu ihnen gelangende Licht eine gewisse Intensität erreicht oder überschreitet, die Flächenstellung mit der Profilstellung vertauschen.

In den flachen Parenchymzellen veranlasst also jede intensive Beleuchtung eine, jedenfalls mit Kraftaufwand verbundene, Umlagerung der Körner, in den Palissadenzellen dagegen meist nur eine geringe Gestaltveränderung. Diese Ueberlegung macht uns, in Verbindung mit dem oben Gesagten, begreiflich, warum wir die flachen Zellen vorwiegend an minder stark beleuchteten Orten antreffen, sei es dass sie wie bei vielen Moosen, Farnprothallien u. s. w. zu einfachen Zelllagen verbunden an schattigen Orten vorkommen, sei es dass sie im Gewebe mehrschichtiger Laubblätter von höher liegenden Zellagen bedeckt sind: Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform.

Aus einer vergleichenden Betrachtung verschiedener Einzelfälle muss sich die Richtigkeit oder Unzulänglichkeit der hier mitgetheilten Ansicht ergeben. Dass wir es hier, wie in allen ähnlichen Fällen, nicht mit einem unumstösslichen Gesetz, sondern bloss mit einer Ausnahmen zulassenden Regel zu thun haben, braucht hier wohl kaum weiter hervorgehoben zu werden.

Es giebt nämlich zahlreiche Pflanzen, namentlich Monocotylen, die des Palissadenparenchyms durchaus entbehren. Die Betrachtung solcher Fälle, im Verein mit dem Umstande, dass die hier zu schildernden Structurverschiedenheiten von Sonnen- und Schattenblättern Haberlandt nicht bekannt waren, veranlassten denselben, dem Einfluss des Lichtes auf die Structurverhältnisse der Blätter nicht die gehörige Bedeutung beizulegen.

Areschoug¹⁾ auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen der Blattstructur bei verschiedenen und unter ungleich-

¹⁾ Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattorgane. Engler's Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie.

artigen äusseren Verhältnissen lebenden Pflanzen gelangt zu folgender Ansicht über die Bedeutung des Palissaden- und Schwammparenchyms. Dieses letztere betrachtet er als das eigentliche transpiratorische Gewebe, welches besonders starke Ausbildung zeige bei Pflanzen feuchter Klimate; wenn aber die localen oder klimatischen Verhältnisse eine lebhaftere Transpiration nachtheilig machen sollten, wird diese moderirt durch das Auftreten eines Palissadenparenchyms. Dass diese Ansicht mit der von mir vertretenen nicht in Widerspruch steht, sondern mit derselben sich recht wohl vereinbaren lässt, wird sich in dem weiteren Verlaufe dieser Abhandlung zeigen.

Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms bei Sonnen- und Schattenblättern.

Es ist eine altbekannte Thatsache, dass die Pflanzenarten in ihren Ansprüchen auf Beleuchtung sich höchst verschieden verhalten. Die einen begehren ungeschwächtes Tageslicht; andere wieder gedeihen nur im Schatten; viele Arten endlich sind in Bezug auf Beleuchtungsstärke weniger wählerisch; wir treffen dieselben ebensowohl an sonnigen als an schattigen Standorten. Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens ist in zahlreichen Fällen aus den sichtbaren Structurverhältnissen zu begreifen.

Schattenpflanzen. *Oxalis acetosella* ist eine Pflanze, welche in unseren Wäldern ganz vorwiegend an dunkeln, schattigen Orten gedeiht. Wird durch Abschlagen der Bäume die Schatten und Feuchtigkeit spendende Decke entfernt, so sehen wir die gefalteten, nach abwärts geschlagenen Blätter alsbald kränkeln; die Pflanze geht ein oder führt nur ein kümmerliches Dasein. — Das Mesophyll ist zusammengesetzt aus drei Zelllagen, von denen die beiden untersten aus flachen Sternzellen bestehen, welche durch lange Arme mit einander 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 Blattinneren ist durch die Intercellularräume eingenommen. Dies der Bau des Parenchyms an schattigen Standorten; kaum verschieden ist derselbe bei denjenigen Blättern, die sich bei intensiverer Beleuchtung entwickelt haben: die Blätter sind wenig

plastisch, sie behalten auch unter den veränderten Bedingungen die dem schattigen Standorte angepasste Structur bei.

Ganz ähnlich verhält sich *Epimedium alpinum*. An schattigen Orten erreichen die Foliola eine beträchtliche Flächen- ausdehnung. Alle fünf Schichten des Diachyms sind zu flachen Schwammzellen ausgebildet: die Lufträume sind sehr stark entwickelt. An sonnigen Stellen sind die Foliola nicht horizontal ausgebreitet; sondern durch stärkere Verlängerung der Stieloberseite in eine verticale Lage gebracht. Die Flächenentwicklung ist eine viel geringere; das missfarbige Aussehen deutet auf einen krankhaften Zustand. Die innere Structur weicht von der der Schattenblätter nur unerheblich ab: die Zellen der verschiedenen Schichten sind weniger in die Fläche ausgedehnt, zur Bildung von Palissadenzellen kommt es hier nicht. Auch die Blattdicke, welche bei den gleich zu besprechenden Pflanzen so erhebliche Schwankungen aufweist, ist nur wenig verschieden.

**Pflanzen, die sowohl schattigen als sonnigen Standort
ertragen können.**

Im Gegensatze zu den genannten Schattenpflanzen finden wir bei der Mehrzahl der Dicotylenblätter ein weitgehendes Anpassungsvermögen, das sich sowohl in der schwankenden Blattgrösse als in der veränderlichen inneren Structur offenbart. Ich greife hier bloss einige der auffallendsten Beispiele heraus.

Wohl keiner unserer Waldbäume ist im Stande sich so verschiedenen Beleuchtungsbedingungen anzubequemen als die Buche. Sie gedeiht sowohl an sonnigen Standorten als im tiefen Waldeschatten. In Buchenhochwäldern, in deren dichtem Schatten ausser wenigen Moosen kaum andere grüne Pflanzen mehr gedeihen, vermögen junge Buchenpflanzen jahrelang ein kümmerliches Dasein zu fristen. Die sämtlich horizontal gestellten Aestchen dieser Pflanzen sind mit ebenfalls wagerecht gestellten zarten durchsichtigen Blättchen versehen, die in ihrer Textur ganz erheblich von den derben Blättern besonnener Zweige abweichen. Dieselben Extreme können wir an den Blättern eines und desselben Baumes je nach ihrer Stellung an besonnten oder beschatteten Trieben wahrnehmen.

Ausser durch ihre Grösse unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern durch ihre zartere Structur. So betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes das dreifache derjeni-

gen des Schattenblattes (Fig. 1 u. 2). Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben.

Im Sonnenblatt ist beinahe sämtliches Assimilationsparenchym als Palissadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äusserst enger und hoher Palissadenzellen; es folgen weiter nach innen noch eine oder zwei Lagen ähnlicher Zellen, wie denn auch an die Oberhaut der Blattunterseite eine Palissadenschicht grenzt.

Nur wenige Zellen des Blattinneren zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung; die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnissmässig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung umzutauschen.

Das Schattenblatt besteht dagegen ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen, die, wie die Flächenansicht zeigt (Fig. 2*b*), mit ihren verlängerten Armen verbunden wird. Die Zellen der obersten Zellschichten allein zeigen eine sich an die der Palissadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen ausgebildet. Hier nimmt ein Theil der Körner Profil-, der andere eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein. In allen übrigen Zellen können die Chlorophyllkörner beiderlei Stellungen zum Lichteinfall einnehmen.

Die Betrachtung der beiden Blattquerschnitte lehrt uns ausserdem, dass die Häute der Oberhautzellen verschiedene Dicke und die Intercellularräume verschiedene Grösse erreichen, ein Punkt, auf welchen noch weiter unten zurückzukommen sein wird.

Zwischen den beiden Extremen, welche in Fig. 1 u. 2 dargestellt sind, kommen, je nach der Helligkeit der Standorte, alle denkbaren Mittelstufen vor. In Blättern, welche wie das in Fig. 1 abgebildete an sehr sonnigen Orten zur Entwicklung gelangt sind und deren Spreite nicht horizontal, sondern schief aufstrebend orientirt sind, finden wir das Palissadengewebe auch auf der Unterseite entwickelt. Werden die Blätter noch vom vollen Tageslichte, aber in Folge ihrer horizontalen Lage nur auf ihrer Oberseite getroffen (Fig. 3), so finden wir die an die Oberhaut der Blattunterseite stossenden Zellen zu mehr oder weniger flachen Zellen ausgebildet, die dann bei den exquisiten Schattenblättern ihre grösste Flächenentwicklung erreichen.

Die Blätter der Buche liefern eines der besten Beispiele der Anpassungsfähigkeit an die Beleuchtungsbedingungen, die dem

Assimilationsparenchym der Laubblätter innewohnt und die bei allen unseren Laubbäumen, sowie auch bei den meisten Kräutern in mehr oder weniger erheblichem Grade ausgeprägt ist¹⁾: An sonnigen Standorten stärkere Entwicklung des Palissadengewebes, an schattigen stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms.

Es wird kaum nöthig sein hervorzuheben, dass die Blätter verschiedener Pflanzenarten, die gleichzeitig an demselben Standorte, also unter ähnlichen Beleuchtungsbedingungen zur Entwicklung gelangt sind, nichtsdestoweniger in der relativen Ausbildung der beiden Gewebearten erheblich von einander abweichen können. So zeigen namentlich die wintergrünen Blätter selbst in sehr schattiger Lage noch eine relativ starke Ausbildung des Palissadengewebes. Besonders instructiv war mir in dieser Beziehung das Verhalten zweier unserer *Vaccinium*arten — der Heidelbeere (*V. myrtillus*) und der Preisselbeere (*V. vitis idaea*). —

Bei der Heidelbeere sind die Verschiedenheiten zwischen Sonnen- und Schattenblatt sehr ausgeprägt. Die Schattenblätter haben nicht selten eine dreimal grössere Fläche als die Sonnenblätter, zumal an solchen Standorten, wo sie noch von ausreichenden Lichtmengen getroffen werden. Ist den Pflanzen das Licht zu kärglich zugemessen, wie z. B. in sehr dichten Fichtenbeständen, so werden äusserst winzige Blättchen erzeugt, die aber in Bezug auf innere Structur mit den grossen Schattenblättern übereinstimmen. Die Dicke des Querschnitts ist je nach dem Standort sehr verschieden. Sonnenblätter verhielten sich zu Schattenblättern wie 1 zu 0,6. Unter ähnlichen Verhältnissen schwanken die Blätter der Preisselbeere auch ganz erheblich in Bezug auf Dicke und Flächentwicklung des Blattes. (Verhältniss der Dicke von Sonnen- zu Schattenblatt wie 1 zu 0,6, also ganz wie bei der Preisselbeere) — Trotzdem fand ich bei der Preisselbeere in Schattenblättern immer noch drei Zelllagen zu Palissadenzellen entwickelt, während bei der Heidelbeere nur die Zellen der obersten Lage zu Trichterzellen, alle übrigen zu flachen Sternzellen ausgebildet waren. Auch bei den übrigen einheimischen wintergrünen Gewächsen, wie *Ilex aquifolium*, *Vinca minor*, *Pirola*arten fand ich selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnissmässig kräftig entwickeltes Palissadenparenchym. Offenbar werden an die langlebigen Blätter der immergrünen Ge-

¹⁾ Mehrere Beispiele liefert Pick in seiner zweiten Abhandlung.

wächse noch andere Ansprüche — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht, welche eine so weit gehende Accomodation an die Beleuchtungsverhältnisse, wie bei den im Herbst abfallenden Blättern, nicht gestatten.

Es ist längst bekannt, dass in den Blättern, welche eine verticale Lage einnehmen, sowohl die Epidermis als auch das Assimilationsparenchym auf beiden Seiten eine ungefähr gleiche Ausbildung erleiden. Im Allgemeinen nimmt die Gleichmässigkeit zu in dem Maasse, als die Lage der Blätter sich der verticalen nähert, sei es nun, dass diese Lage durch Torsion des Blattstieles oder einfach durch Aufwärtskrümmung des Blattstiels oder der Blattbasis erreicht werde. Bei manchen Pflanzen, wie bei *Eucalyptus globulus*¹⁾ geht diese Aenderung der Blattorientirung und gleichzeitig der inneren Structur unter gleich bleibenden äusseren Bedingungen, aus rein inneren Ursachen, vor sich. Die jugendlichen Blätter nehmen eine horizontale Lage ein, die älteren werden durch Torsion des Blattstiels in die verticale Lage gebracht. Bei zahlreichen anderen Pflanzen dagegen hängt es einzig von den Beleuchtungsbedingungen ab, die während der Entfaltung herrschen, ob ein gegebenes Blatt die verticale oder die horizontale Lage einnehmen wird. Ein exquisites Beispiel für dieses Verhalten bietet *Lactuca scariola*, deren Blätter je nach den Beleuchtungsbedingungen horizontal oder vertical orientirt sind. In den verticalen Blättern, die wir an sonnigen Orten antreffen, ist fast sämtliches Assimilationsparenchym zu Palissadengewebe ausgebildet (Fig. 4). Zwischen Ober- und Unterseite bestehen nur ganz unerhebliche Unterschiede²⁾. In Fig. 5 ist ein einem schattigen Standorte entnommenes wagerecht orientirtes Blatt dargestellt. Die Zellen der obersten Parenchymschicht sind isodiametrisch; das Sternparenchym ist reichlich entwickelt. In horizontalen Blättern, welche nur auf ihrer Oberseite vom intensiven Lichte getroffen werden, ist das Palissadenparenchym nur auf dieser Seite vorhanden.

Die Erscheinung, dass Blätter, welche in horizontaler Lage Palissadenzellen nur auf der Oberseite aufweisen, solche auch auf der Unterseite ausbilden, wenn durch Torsion oder einfach durch Aufwärtskrümmung der Basis oder des Stieles die wagerechte Lage aufgegeben wird, ist so verbreitet, dass es überflüssig ist, weitere Beispiele anzuführen.

¹⁾ Siehe Magnus, Referat in Bot. Ztg. 1876. p. 309.

²⁾ Siehe auch Pick II. p 441.

Die Fähigkeit der Blätter, sich an verschiedene Beleuchtungsverhältnisse anzupassen, ist eine je nach den einzelnen Arten sehr wechselnde. Sehr plastisch sind die Blätter der Buche und anderer Laubbäume, bei welchen nicht selten im dichten Schatten die Palissadenzellen auf die Trichterzellen reduziert sind und alles übrige Assimilationsgewebe aus flachen Sternzellen besteht, so dass die Structur im Wesentlichen derjenigen ächter Schattenpflanzen, wie *Oxalis* gleichkommt; während andere Sonnenpflanzen ihre Structur nur wenig zu ändern vermögen und daher auch von schattigen Orten ausgeschlossen sind. Hierher werden namentlich Pflanzen aus sonnigen trockenen Climates zu zählen sein. Genauere Untersuchungen hierüber liegen mir jedoch zur Zeit nicht vor.

Palissadenzellen und Schwammparenchymzellen sind, wie aus dem obigen hervorgeht, Gewebeelemente, die sich gegenseitig vertreten können und deren Ausbildung bis zu einem gewissen Grade von äusseren Ursachen bestimmt wird. Die vergleichende Untersuchung der Sonnen- und Schattenblätter hat den oben ausgesprochenen Satz, dass die Palissadenzellen die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenen Zellformen seien, bestätigt.

Gestaltungsverhältnisse der einzelnen Zellen — Palissaden- wie Schwammzellen — stehen in inniger Beziehung zu den Standorten. An sonnigen trockenen Standorten erreichen die Palissadenzellen ihre grösste Länge, wobei ihr Lumen zugleich am engsten ist. Bei allmäliger Zunahme der Beschattung sehen wir die Palissadenzellen niedriger und weitulmiger werden, bis sie sich schliesslich zu Trichterzellen umgestalten. Die Schwammzellen ihrerseits weisen unter denselben Umständen eine immer grössere Flächenentfaltung auf. —

In der Mehrzahl der Fälle bleiben selbst an exquisiten Schattenblättern die Zellen der obersten Palissadenzellenlage in der Form von Trichterzellen erhalten, in welchen die Chlorophyllkörner eine zwischen Profil und Flächenstellung intermediäre Lage einnehmen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dem erwähnten Verhalten machen die Blätter von *Iris Pseudo-acorus*.

Bei vielen Irisarten — *Iris pumila*¹⁾, *variegata*, *cu-*

¹⁾ *Haberlandt l. c. p. 50.*

prea, germanica, graminea — findet man unter der Epidermis ein aus mehreren Zelllagen bestehendes Assimilationsparenchym, welches aus quergestreckten Zellen zusammengesetzt ist. Bei anderen Formen — *Iris aurea* und *halophila* — sind nach Haberlandt zwei Lagen von Palissadenzellen vorhanden, so dass also nach ihm die genannten Arten unter zwei verschiedene seiner Typen unterzubringen sind. Die Blätter von *Iris Pseudo-acorus* weisen je nach dem Standort die eine oder die andere Structur auf, wie aus der Betrachtung der Figuren 6 und 7 hervorgeht. Im verticalen Sonnenblatt Fig. 6 finden wir unter der Oberhaut zwei Lagen ausgeprägter Palissadenzellen. Die Blätter einer seit mehreren Jahren im dichten Schatten stehenden Pflanze waren stark verlängert und übergeneigt, so dass sie das Licht vorwiegend von oben her empfangen. Ein Unterschied zwischen Ober- und Unterseite war trotz der horizontalen Lage nicht vorhanden: an die beiderseitigen Epidermen grenzen, wie Fig. 7a und 7b zeigen, quergestreckte Zellen, wie sie bei anderen Irisarten auch unter günstigen Beleuchtungsbedingungen vorkommen.

Iris Pseudo-acorus ist von Interesse dadurch, dass sie uns zeigt, wie verschieden innerhalb einer und derselben Gattung die Plasticität ausgebildet sein kann. Höchst wahrscheinlich werden sich ihr die ebenfalls Palissaden führenden *I. sibirica* und *I. virginica* hierin anschliessen.

Schatten- und Sonnenform von *Marchantia polymorpha*.

Die aus dem Vergleich von Sonnen- und Schattenblättern gezogenen Schlüsse werden noch erhärtet durch die Betrachtung des Assimilationsapparates einiger, durch ihre Gesamtorganisation von den Gefässpflanzen so weit abstehenden, Lebermoose.

Das Aussehen des Laubes von *Marchantia polymorpha* wechselt in hohem Grade mit den Standorten, an welchen die Pflanzen sich entwickelt haben. Von den kurz gedrungenen Formen mit rundlichem Umriss und wenig verlängerten Areolen bis zu den breitlaubigen Exemplaren, bei denen die Areolen in die Länge gezogen sind, können alle Mittelstufen gefunden werden. Auch ist es leicht, die Abhängigkeit der Gestaltung auf die Vegetationsbedingungen zurückzuführen. Die zuerst erwähnten Formen wachsen an sonnigen oder doch wenigstens stark beleuchteten Stellen; die anderen findet man an schattigen Standorten. Dass hierbei die Beleuchtungsverhältnisse und nicht die Feuchtigkeits-

grade maassgebend sind, geht aus dem Umstande hervor, dass gedrungene Formen der zuerst besprochenen Art sowohl auf relativ trockenem Boden als in unmittelbarer Berührung mit Wasser anzutreffen sind.

Um den Einfluss der Beleuchtungsstärke auf die Thallusbildung von *Marchantia* in recht auffallender Weise hervortreten zu lassen, wurden mehrere Aussaaten von Brutknospen in mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllten Töpfen gemacht. Für hinreichende Befeuchtung aller Culturen wurde regelmässig gesorgt, die Culturen selbst verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt. Ein Topf wurde ins Freie an einen der Sonne beinahe den ganzen Tag zugänglichen Platz gestellt; ein anderer in's Farnhaus an einen Ort, zu welchem das diffuse Tageslicht nur spärlich zwischen grossen Farnwedeln hindurch gelangen konnte. Andere Töpfe endlich wurden intermediären Lichtintensitäten ausgesetzt. Es soll uns hier ausschliesslich die Structur des Chlorophyllapparates beschäftigen. Die an der Sonne entwickelten Pflanzen zeigen den im Querschnitt dicksten Thallus. In Fig. 8 *a* ist ein Theil des Querschnittes durch eine Luftkammer dargestellt. Die Oberhaut führt nur spärliche Chlorophyllkörner. Die Luftkammern sind sehr tief, ihr Grund austapeziert mit Chlorophyll führenden Zellen, von welchen die bekannten, confervenartig gegliederten Fäden entspringen. Die einzelnen Zellen sind, nach Art von Pallisadenzellen, lang gestreckt, ihr längster Durchmesser ist ungefähr senkrecht zur Thallusoberfläche gerichtet. Die Chlorophyllkörner bedecken die zur Thallusfläche senkrechten Wandpartien, zeigen also Profilstellung. Nur diejenigen der tiefer gelegenen Zellen, welche den Grund der Höhle austapezieren, sowie die spärlichen Körner der Epidermiszellen, bedecken bei schwachem Lichte die zur Laubfläche parallelen Wände.

In den Schattenformen (Fig. 8 *b*) ist das Laub viel dünner, die Kammern niedriger und es weicht die innere Structur des Chlorophyllapparates ganz wesentlich von der für die Sonnenform geschilderten ab. Die aus dem Boden der Luftkammern entspringenden Fäden bestehen aus ziemlich verschieden gestalteten Zellen, die aber das Gemeinsame zeigen, dass ihr längster Durchmesser nicht, wie bei der Sonnenform, senkrecht, sondern meist parallel zur Laubfläche orientirt ist: die Körner bedecken bei diffusem Lichte vorwiegend die zur Laubfläche parallelen Wandungen. Noch deutlicher als auf Querschnitten treten die Structurdifferenzen zwischen Sonnen- und Schattenformen bei der Betrachtung

tung von Flächenschnitten hervor: bei der Sonnenform erscheinen die Assimilationszellen als Kreise, bei den Schattenformen als quergestreckte Zellen. Bei Schattenpflanzen führt ausserdem die Epidermis reichlich Chlorophyll.

Der hier beschriebene Bau findet sich mehr oder minder ausgeprägt an Exemplaren nicht zu schattiger Standorte. Ist nämlich, wie in den im Farnhause untergebrachten Culturen, das Licht zu kärglich bemessen, so entwickeln sich die Brutknospen nur sehr langsam und es tritt, selbst bei schon ziemlich umfangreichem Thallus, die Differenzirung desselben nur unvollkommen ein. Nach etwa zwei Monaten hatten die schon mehrfach verzweigten Pflänzchen eine Länge von 4 mm auf 1 mm Breite erreicht. Von Luftkammern und Spaltöffnungen war jedoch noch keine Spur vorhanden; das Chlorophyll war noch ziemlich gleichmässig auf alle Zellen vertheilt, höchstens etwas spärlicher in den grösseren Zellen in der Mitte des Laubquerschnittes.

In den etwas besser beleuchteten Pflänzchen waren einzelne sehr niedrige Luftkammern zur Entwicklung gekommen, aus deren Grund wenige quergestreckte Papillenzellen hervorragten (Fig. 8 c). Alle diese Schattenformen waren keineswegs etiolirt, sondern sie kehrten, wie durchaus normal entwickelte Exemplare, dem Lichte ihre Oberfläche zu.

Die Luftkammern und mit ihnen das Assimilationsparenchym stehen in ihrer Ausbildung unter dem regulirenden Einfluss des Lichtes. Innerhalb gewisser nicht zu weiter Grenzen gilt dies auch für die Grösse der Areolen, welche im Allgemeinen in der Sonne etwas kleiner werden, als bei mässiger Beschattung.

Bei *Preissia commutata*, *Fegatella conica* kommen ähnliche Schwankungen vor wie bei *Marchantia*, nur sind dieselben nicht so stark: diese beiden Formen sind weniger plastisch und zwar ist *Preissia* eher eine Sonnenpflanze, *Fegatella* dagegen eine Schattenpflanze.

Einfluss des Standortes auf einige andere Structureigenthümlichkeiten der Blätter.

In den vorhergehenden Abschnitten dieses Aufsatzes wurden fast ausschliesslich die Structurverschiedenheiten berücksichtigt, welche das Assimilationsparenchym der Sonnen- und Schattenblätter aufweist. Der mehr oder minder schattige Standort ist aber nicht nur auf die Ausbildung der Chlorophyllführenden Zellen,

sondern auch auf diejenige der übrigen anatomischen Elemente von Einfluss. Es ist allgemein bekannt, dass Lichtzutritt oder Lichtabschluss einen grossen Einfluss auf die Ausbildung der Gewebe haben und zwar sowohl in quantitativer als in qualitativer Beziehung. Die Wände der anatomischen Elemente sind viel dünner bei etiolirten Pflanzen, als bei solchen, die sich bei vollem Lichtgenuss ausgebildet haben. Da ich diesen Verhältnissen keine grössere Aufmerksamkeit gewidmet habe, so begnüge ich mich, mit Hinweis auf die Figuren der Tafel, anzuführen, dass in dieser Beziehung die Schattenpflanzen ein intermediäres Verhalten zwischen Sonnenpflanzen und solchen, die im Dunkeln gewachsen sind, aufweisen. Auf einige andere Punkte möge jedoch hier noch etwas ausführlicher eingegangen sein.

Blätter mit mehrschichtiger Epidermis.

Bei zahlreichen *Ficus*arten bildet die Oberhaut keine einfache Zelllage, sondern dieselbe wird durch Theilung der jugendlichen Epidermiszellen mehrschichtig¹⁾. Die während der Blattentfaltung herrschenden Beleuchtungsbedingungen sind hierbei von maassgebender Bedeutung.

Ein stattliches, im botanischen Garten zu Strassburg cultivirtes, Exemplar von *Ficus stipulata* lieferte mir geeignetes Untersuchungsmaterial. Die einen Aeste desselben hatten sich bei directem Zutritt des Sonnenlichtes entwickelt, die anderen waren an der Rückwand des Glashauses im Schatten von Farnwedeln zur Ausbildung gekommen. Die Dicke eines Sonnenblattes an einer Gefässbündelfreien Stelle betrug 0,16 mm; das Schattenblatt war kaum halb so dick. In Bezug auf Ausbildung des Assimilationsparenchyms war das Verhalten das bei den Blättern gewöhnliche. Im Schattenblatt (9 b) besteht die einschichtige Epidermis der Blattoberseite aus niedrigen tafelförmigen Zellen. Im Sonnenblatt (9 a) ist die mächtige Oberhaut an vielen Stellen zweischichtig; wo die Epidermiszellen ungetheilt sind, zeigen sie eine beträchtliche Höhe. Die Dicke der Epidermis wächst hier ungefähr in demselben Verhältniss wie die Höhe der obersten Palissadenschicht. In dem Schattenblatt sind die Häute der Epidermiszellen viel zarter als im Sonnenblatt.

Das Wassergewebe ist also an sonnigen Standorten viel mächtiger entwickelt als im Schatten. Nichtsdestoweniger wäre es

¹⁾ Pfitzer, in Pringsh. Jahrb. VIII.

verfehlt, hieraus den Schluss zu ziehen, dass die mehrschichtige Oberhaut die darunter liegenden Gewebe gegen intensives Licht zu schützen habe; ich pflichte vielmehr der Ansicht bei, welche in diesem, das Licht so leicht durchlassenden, Gewebe Wasserbehälter erblickt ¹⁾).

Ein ähnliches Verhalten wie bei *Ficus stipularis* fand ich bei *Tradescantia zebrina*. Bei Sonnenblättern erreicht die Oberhaut eine beträchtliche Dicke; viele Zellen sind durch eine Querwand in zwei ungleich grosse Tochterzellen getheilt, von denen die äussere in allen untersuchten Fällen die kleinere war. An Schattenblättern betrug die Höhe der stets einfachen Epidermis nicht einmal die Hälfte derjenigen der Sonnenblätter. Auch hier wird also, wie jedenfalls noch in zahlreichen anderen Fällen, durch intensives Licht die Ausbildung des Wassergewebes begünstigt. Das hier mitgetheilte bezieht sich ausschliesslich auf die Oberhaut der Blattoberseite; an derjenigen der Unterseite fand ich immer nur geringe Schwankungen.

Eine solch auffällige Zunahme der Mächtigkeit der Oberhaut scheint nur bei den Blättern mit mehrschichtiger Epidermis vorzukommen. Bei andern Blättern — *Buche*, *Lactuca scariola*, *Iris*, *Marchantia* u. s. w. — ist die Höhe der allerdings viel dickwandigeren Epidermiszellen bei Sonnenblättern ungefähr dieselbe wie bei Schattenblättern.

Blätter mit Hypoderm.

In Blättern von *Ilex aquifolium*, die sich bei vollem Lichtgenuss entwickelt haben, liegt unter der Epidermis (Fig. 10 a) der Blattoberseite eine ununterbrochene Schicht von wasserhellen Hypodermzellen — gewissermaassen eine Verstärkung der Epidermis. Bei Schattenblättern (Fig. 10 b) ist dieses Hypoderm nur in der Nähe der Mittelrippe, der stärkeren Nebenrippen und des Blattrandes ausgebildet; auf der übrigen Blattfläche grenzen die Palissadenzellen direct an die Oberhautzellen. An der Grenze beider Regionen setzt sich die Hypodermis in die oberste Lage der Palissadenzellen fort: die erst wasserhellen, dann spärlich Chlorophyllführenden Zellen machen niedrigen Palissadenzellen

¹⁾ Pfitzer (Pringsheim Jahrbücher Bd. VIII); Westermann: Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes (Sitzungsberichte der Berl. Akad. d. Wiss. 1882).

Platz, so dass es leicht ist, alle Uebergänge von der einen Zellform zur anderen aufzufinden. Je nach den Beleuchtungsbedingungen geht also hier aus denselben Meristemzellen Assimilationsparenchym oder Hypoderm hervor.

Die Ausbildung der sclerotischen Hypodermfasern, die in den Blättern vieler Coniferen vorkommen, ist ebenfalls eine sehr verschiedene nach den Standorten. Während es z. B. in den Blättern der Weisstanne in sonnigen Lagen unter der Epidermis der Oberseite der Blätter eine fast geschlossene Schicht bildet, die nur hier und da kurze Unterbrechungen zeigt, ist es an solchen Blättern, die an schattigen Plätzen zur Entwicklung gelangt sind, nur spärlich ausgebildet; die meisten Palissadenzellen grenzen direct an die Epidermis.

Auch für andere Abiesarten konnten ähnliche Verhältnisse festgestellt werden. Vergleicht man jedoch in dieser Hinsicht Formen mit einander, die aus verschiedenen Klimaten stammen, so findet man in unseren Gärten, selbst wenn die Pflanzen dicht nebeneinander stehen, also denselben Vegetationsbedingungen ausgesetzt sind, nicht unerhebliche Verschiedenheiten, sowohl in Bezug auf die Ausbildung der Hypodermfasern, als auch des Assimilationsparenchyms. So fand ich bei der sibirischen Tanne (*Abies pichta*) selbst in der Sonne die Blattoberseite frei von Hypodermfasern; diese letzteren waren nur an den Rändern des Blattes schwach entwickelt, worauf denn auch die weiche Beschaffenheit der Nadeln dieser Tanne zurückzuführen ist. Bei der daneben wachsenden einheimischen Edeltanne (*Abies pectinata*) ist das Hypoderm stärker entwickelt und nur hie und da auf kurzen Strecken unterbrochen; bei der südeuropäischen *A. cephalonica* ist es auf der Blattoberseite nie unterbrochen, sondern selbst hie und da zweischichtig. Die Formen aus südlicheren, trockeneren Gegenden haben also die vererbte Eigenthümlichkeit, stärkeres Hypoderm zu entwickeln als diejenigen, welche aus nördlicheren Gegenden stammen: die Hypodermbildung ist eine Anpassung an trockenere Klimate. Zugleich will ich hier hervorheben, dass bei einer und derselben Art, unter gleichbleibenden äusseren Bedingungen, eine Verschiedenheit in der Hypodermbildung durch das Alter der Pflanzen bedingt wird. So sind die Cotyledonen der Weisstanne beinahe frei von Hypodermfasern; während die Blätter älterer Pflanzen eine fast geschlossene Schicht unter der Epidermis bilden. Zwischen beiden Extremen finden

sich an jugendlichen Pflanzen, mit fortschreitendem Alter, alle Uebergangsstadien.

Die jüngeren Pflanzen, besonders die Keimlinge, sind also an und für sich schon schattigeren Standorten angepasst als die älteren Pflanzen. Diese Erscheinung ist eine sehr verbreitete. Bei zahlreichen Gewächsen kehrt sie wieder und ist nicht nur in den anatomischen Structureigenthümlichkeiten, sondern auch, und noch viel deutlicher, in den Stellungs- und Grössenverhältnissen der Blätter zu bemerken, ein Gegenstand, auf welchen weiter unten zurückzukommen sein wird.

Grösse der Intercellularräume bei Sonnen- und Schattenblättern.

Schon bei der Untersuchung microscopischer Präparate gewinnt man die Ueberzeugung, dass die Intercellularräume in den Blättern einer und derselben Pflanzenart verschieden stark entwickelt sind, je nachdem die Blätter von sonnigen oder schattigen Standorten herrühren und zwar sind im letzteren Falle die luft-erfüllten Intercellularräume grösser als im ersteren; eine genauere Bestimmung ihrer Grösse ist aber auf diesem Wege nicht auszuführen.

Um die extremen Grössen, innerhalb welcher sich die Schwankungen bei einer und derselben Art bewegen, zu ermitteln, verfuhr ich nach der von Unger¹⁾ angewendeten Methode.

Das Volumen des Blattes wird durch die hydrostatische Wage bestimmt und zwar in der Weise, dass das Blatt erst in der Luft und dann in Wasser getaucht gewogen wird. Die Differenz der Gewichte ist dem durch den Umfang des Körpers verdrängten Wasser gleich, welches zugleich das Volumen desselben ausmacht. Mit diesem Blattvolumen ist nun das Volumen seiner inneren, von Luft erfüllten, Höhlungen zu vergleichen. Das Blatt wird zu diesem Zwecke mittelst einer Luftpumpe mit Wasser injicirt und aufs Neue unter Wasser gewogen. Die Gewichtszunahme ist dem in die Lufträume eingedrungenen Wasser zuzuschreiben und die

¹⁾ Unger, F. Bestimmung der in den Intercellulargängen der Pflanzen enthaltenen Luftwege. (Sitzungsberichte der Kaiserlichen Academie der Wissenschaften. Mathem.-naturw. Classe XII. Bd. Heft I, 1854.)

Differenz, in Volumen umgesetzt, giebt den Umfang der durch das Wasser erfüllten Lufträume¹⁾.

Unger hat nach dieser Methode eine Anzahl von Bestimmungen ausgeführt. In 1000 Volum-Theilen des Blattes von *Pistia texensis* fand er bis zu 713 Volumtheile Luft; das andere Extrem bot ihm *Begonia hydrocotylifolia* mit 35 auf 1000 Volum-Theilen Luft. Die Mittelzahl aus 41 Untersuchungen, welche an 39 verschiedenen Blättern von verschiedenartiger Beschaffenheit angestellt worden waren, war $21\frac{1}{100}$. „Wir können daher, bemerkt Unger, im allgemeinen den Luftgehalt der Blätter zu 21 Procent oder nahezu als $\frac{1}{4}$ ihres Volumens bezeichnen.“

Zu meinen Versuchen wurden nur Pflanzen mit leicht benetzbaren Blättern verwendet.

Wie leicht vorauszusehen, fielen die extremen Grössenunterschiede der Intercellularräume von Sonnen- und Schattenblättern bei verschiedenen Pflanzenarten ungleich gross aus.

Geringe Schwankungen fand ich bei *Syringa vulgaris*. In einem an sonnigem Standorte gewachsenen Blatte betrug der Luftgehalt 20 Procent des Blattvolumens, in einem Schattenblatt nur 21 $\frac{0}{0}$; also eine ganz unerhebliche Differenz.

Bei *Sambucus nigra* war die Mittelzahl von 6 Blättern (3 Sonnen-, 3 Schattenblätter) $24\frac{1}{2}$ Procent. Die beiden extremen Resultate waren 16 $\frac{0}{0}$ und 26 $\frac{0}{0}$; die Grössendifferenz der Intercellularräume erreicht hier schon 10 Procent.

Die Untersuchung von vier Buchenblättern ergab als Mittelzahl 23 $\frac{0}{0}$. Die Extremen waren für ein Sonnenblatt 19 $\frac{0}{0}$, für ein Schattenblatt 29 $\frac{0}{0}$.

Für die Brennnessel fand ich in einem Sonnenblatt die Grösse der Intercellularräume gleich 20 $\frac{0}{0}$ des Gesamtvolumens; in einem Schattenblatt stieg dieselbe auf 30 Procent.

In den drei zuletzt besprochenen Fällen — Hollunder, Buche, Brennnessel — sind die Grössenschwankungen ganz beträchtlich. Bei der Brennnessel beträgt im Sonnenblatt die Grösse der Intercellularräume nur den fünften Theil des Gesamtvolumens; im Schattenblatt ist beinahe ein Drittel desselben von Lufträumen eingenommen.

¹⁾ Weiteres über diese Methode ist in Unger's citirtem Aufsatze nachzusehen. Auf die verschiedenen möglichen Fehlerquellen, die dieser Methode anhaften, soll hier nicht eingegangen werden. Für den hier verfolgten Zweck ist dieselbe vollkommen ausreichend.

Es leuchtet ein, dass die Grösse der Intercellularräume eines Blattes nicht ohne Einfluss auf dessen Verdunstungsgrösse sein kann. Von zwei im Uebrigen ganz gleichen Blättern müsste schon aus diesem Grunde ein Schattenblatt, unter denselben Bedingungen, mehr transpiriren als ein Sonnenblatt.

Da nun aber die Schattenblätter ausserdem noch viel dünner sind als die Sonnenblätter und in Folge dessen, bei gleichem Gesamtvolumen, eine viel grössere, zugleich auch dünnhäutigere, Oberfläche bieten, so begreift man leicht warum, wie v. Höhnel¹⁾ nachgewiesen hat, unter sonst gleichen Bedingungen die Schattenblätter viel mehr transpiriren als die Sonnenblätter.

Mit der Anpassung an geringere Lichtintensitäten, welche gewöhnlich in einem Zurücktreten des Pallissadengewebes zu Gunsten des an Intercellularräumen reichen Schwammparenchyms besteht, geht also die Vergrösserung der Hohlräume Hand in Hand und mit ihr steigert sich auch die Verdunstungsgrösse. Dieselben Strukturveränderungen des Blattes, welche dadurch von Nutzen sind, dass sie eine vollständigere Ausnutzung des geschwächten Lichtes ermöglichen, bringen zugleich die, unter gewissen Umständen nachtheilige, stärkere Transpiration mit sich. Dieser Nachtheil kommt jedoch in der Natur nur selten in Betracht, da ja die schattigeren Standorte gewöhnlich zugleich auch reichliche Feuchtigkeit darbieten.

Einfluss des Standortes auf Grösse und Dicke der Blätter.

In früheren Abschnitten dieses Aufsatzes ist schon mehrfach vorübergehend auf die Grössenunterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern hingewiesen worden. Hier mögen die Beobachtungen, die ich über diese Verhältnisse angestellt habe, im Zusammenhang mitgetheilt werden. Dass ausser dem Licht noch andere Factoren — wie der mehr oder weniger grosse Wassergehalt von Luft und Boden, die Temperatur und mancherlei andere Ursachen — auf die Blattgrösse und Dicke von Einfluss sind, ist selbstverständlich zuzugeben und ist es die Aufgabe

¹⁾ v. Höhnel: Ueber die Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Forschungen auf dem Gebiet der Agrikulturphysik, herausgegeben von E. Wollny II. Bd. 4. Heft.

weiterer Forschungen den Einfluss dieser verschiedenen Factoren auseinander zu halten¹⁾). Meine Beobachtungen wurden, wie die über die inneren Structurverhältnisse, an Blättern angestellt, welche im Freien an verschieden stark beleuchteten Orten eingesammelt worden waren. Besonders günstiges Material zu diesen Untersuchungen boten mir dichte Buchen- und Fichtenbestände und ihre nächste Umgebung, sowie Ruinen und anderes Gemäuer, wo die verschiedenen Abstufungen in der Lichtstärke alle denkbaren Schatten- und Sonnenformen zu Tage fördern. Von den der vollen Sonne ausgesetzten Orten zu schattigeren übergehend, sehen wir die derben, verhältnissmässig kleinen Blätter allmähig an Grösse zunehmen, bis zur Erreichung eines Maximums, von welchem ab, bei weiter sinkender Helligkeit, die Grösse wieder abnimmt, wobei dann nicht selten auch die charakteristischen Erscheinungen des Etiollements eintreten: so bei vielen Keimpflanzen, Trieben von Stauden u. s. w.

Die Lichtstärke, bei welcher die grösste Blattentfaltung stattfindet, ist je nach den Arten sehr verschieden: Viele unsrer Sonnenpflanzen, welche auf Aeckern und anderen freien Standorten gedeihen, etioliren dort wo Schattenpflanzen — Farne, *Mercurialis perennis*, *Lamium Galeobdolon*, *Oxalis acetosella*, *Asperula odorata* u. s. w. — erst ihre volle Entfaltung erreichen. Bei anderen Formen, die sehr plastisch sind, treten selbst bei sehr starker Beschattung keine Etiollementserscheinungen ein; die Blätter werden nur allmähig kleiner, wobei sie die für die Schattenformen charakteristischen inneren Structureigenthümlichkeiten beibehalten: so bei der Buche und namentlich bei der Heidelbeere, deren Blättchen schliesslich auf's äusserste in ihren Dimensionen reduzirt erscheinen. Hier ist ausserdem die Zahl der in einer Vegetationsperiode erzeugten Blätter eine sehr geringe; alles deutet auf eine, durch Lichtmangel bedingte, Erschöpfung der Pflanze hin. Die Extremen in der Blattgrösse können, zumal bei Bäumen, häufig an einem und demselben Exemplare zum Vorschein kommen.

¹⁾ Dass dem Lichte die maassgebende Rolle bei der Ausbildung der Blätter zukommt, zeigte sich namentlich bei *Hydrocharis morsus ranae*, deren Schwimmblätter ich unter verschiedenen Graden von Lichtstärke sich entfalten liess. Die Verschiedenheiten in Bezug auf Grösse, Dicke und Structur der Blätter waren auch hier, wo die Differenzen im Wassergehalt der Luft kaum in Betracht kommen konnten, sehr erheblich und gleichsinnig wie bei den Blättern von Landpflanzen zum Ausdruck gekommen.

Hier die Resultate einiger Beobachtungen über die Schwankungen der Blätter in Bezug auf Fläche und Dicke. Unter Blattdicke verstehe ich den Durchmesser des Blattes an solchen Stellen, wo zwischen den beiderseitigen Epidermen nur Assimilationsparenchym entwickelt ist. Um die Grösse der Blattfläche zu bestimmen, legte ich die zu vergleichenden Blätter auf starkes gleichmässig dickes Zeichenpapier, auf welches die Umrisse mit Bleistift gezeichnet wurden; durch Wägung der ausgeschnittenen Papierstücke konnte die Flächenentwicklung leicht bestimmt werden. Dieselbe ist im Folgenden in Quadratcentimetern mitgetheilt.

		Sonne	Schatten
		qcm.	qcm.
Ptelea trifoliata (Endblättchen)	Blattfläche	33,2	62,4
	Blattdicke	0,55	0,45
Ribes aureum	Blattfläche	23,4	52,7
	Blattdicke	0,55	0,40
Buche	Blattfläche	33,2	54,6
	Blattdicke	0,35	0,22
Hollunder (Fiederblatt)	Blattfläche	19,5	85,8
	Blattdicke	0,60	0,35
Mahonia aquifolium (Endfieder)	Blattfläche	9,8	33,2
	Blattdicke	0,50	0,35

Beträchtliche Grössenschwankungen kommen also unter andern beim Hollunder vor, wo bei einem Schattenblatt das Endblättchen dasjenige der Sonnenform um das vierfache übertrifft; in den in Fig. 1 und 2 abgebildeten Querschnitten beträgt die Dicke des Sonnenblattes das dreifache derjenigen des Schattenblattes. Aus allen mitgetheilten Zahlen geht aber hervor, dass die Dicke abnimmt in dem Maasse als die Grösse zunimmt: Blattgrösse und Blattdicke sind bis zu einem gewissen Grade umgekehrt proportional.

Aehnliche Schwankungen wie die beschriebenen, und zwar in demselben Sinne erfolgende, lassen sich bei der grossen Mehrzahl

der gestielten Blätter der Dicotylen nachweisen; auch bei vielen Farnarten, welche in Bezug auf den Standort weniger wählerisch sind, kommen dieselben vor: *Pteris aquilina*, *Ceterach*, *Asplenium ruta muraria* u. s. w. Bei zahlreichen Pflanzen gehen dann Hand in Hand mit diesen Gestaltveränderungen die früher beschriebenen Aenderungen in der Gestaltung des Assimilationsparenchyms vor sich; bei anderen weniger plastischen Formen ist die innere Structur nur wenig verändert: so namentlich bei vielen Monocotylen. Die Blätter von *Majanthemum bifolium* z. B. erreichen auf sonnigen Moorwiesen kaum den Drittheil der Grösse, welche sie im Schatten des Waldes zeigen. Die Dicke ist aber wenig schwankend, und an beiderlei Standorten sind die an die Epidermis der Blattoberseite grenzenden Zellen quer zur Blattfläche gestreckt; ähnlich verhalten sich die Blätter unserer einheimischen Orchideen und vieler anderer Monocotylen. Auch bei den Gräsern nimmt die Breite der Blätter im Schatten etwas zu.

In vielen Fällen ändern sich mit dem Standorte nicht nur Breite und Dicke des Blattes, sondern auch die Gestalt des Querschnitts in mehr oder weniger erheblichem Maasse. So nehmen u. a. die rundlichen Blätter von *Sedum dasyphyllum* und anderen Arten an schattigen Orten, indem sie zugleich grösser werden, eine mehr flache Gestalt an.

Sehr lehrreich ist auch das Verhalten von *Juniperus virginiana*. Die Blätter dieses Baumes sind zu zweien oder dreien in mit einander abwechselnden Quirlen angeordnet. An manchen Zweigen sind sie anliegend, an anderen fast horizontal abstehend. Im ersteren Fall ist die Spreite sehr kurz mit lang herablaufender, mit dem Stengel verwachsener, Basis; die abstehenden Blätter sind viel länger, denen von *Juniperus communis* ähnlich. — Zwischen beiden Extremen findet man oft an einem und demselben Zweige alle Mittelstufen. —

Wächst der Baum in sonniger Lage, so sind die Zweige mit anliegenden Blättern versehen. In schattigen Lagen oder an Zweigen, die im inneren der Büsche stehen, treten sehr häufig die Zweige mit nadelförmigen, abstehenden Blättern auf. Schwächere Beleuchtung ruft also hier nicht nur eine Flächenvergrösserung, sondern eine ganz verschiedene Ausbildung der Blätter hervor.

Die Zweigbildung mit abstehenden Nadeln ist bei *Juniperus virginiana*, *sabina*, wie bei verschiedenen *Thuja*, *Cupressus*, *Chamaecyparis*arten für die jugendlichen Entwicklungsstadien charakteristisch; erst bei weiterer Entwicklung

treten unter gleichbleibenden Beleuchtungsbedingungen, aus rein inneren Ursachen, die Zweige mit anliegenden Blättern auf. Nichtsdestoweniger kann bei *Juniperus* durch Beschattung die jugendliche Zweigform wieder hervorgerufen werden. Die jugendlichen Pflanzen mit abstehenden nadelförmigen Blättern sind, wie wir dies auch für die *Abies*arten schon in anderer Beziehung kennen gelernt haben, eher für schattigere Standorte organisirt als die ausgewachsenen Pflanzen.

Diejenigen Fälle von Heterophyllie, wo wir nach einander im Entwicklungsgang verschiedene Gestalten von Laubblättern auftreten sehen, sind zum grossen Theil in dem angedeuteten Zusammenhang zu begreifen. Es möge hier nur auf wenige Beispiele hingewiesen sein.

Die Kiefernarten führen in ihrer ersten Jugend flache, horizontal stehende Laubblätter. Erst später treten die an den Kurztrieben sitzenden, rundlichen, keine bestimmte Lage zum Horizont zeigenden Nadeln auf.

Ich erinnere hier ausserdem an das Verhalten der *Accacia*-arten mit verticalen Phyllodien, welche in der Jugend mit gefiederten Blättern versehen sind; an *Carmichaelia australis*, bei der auf die Cotyledonen eine Anzahl gefiederter Blätter folgen, die an Grösse und Zusammensetzung abnehmen, in dem Maasse als der Stengel selbst sich verbreitert und die Funktion der Assimilation übernimmt.

Durch die grössere Flächenentwicklung der Assimilationsorgane zeigen sich die jugendlichen Pflanzen für schattigere Standorte angepasst, ein Umstand, der entschieden von Vortheil sein muss, zu einer Zeit, wo dieselben mit Gräsern und anderen niederen Pflanzen um Licht und Luft kämpfen müssen und ihnen durch höhere Pflanzen zugleich ein Schutz gegen zu intensive Besonnung gewährt ist.

Dass die hier angeführten Fälle von Heterophyllie, wo die Blätter der Keimlinge eine andere Organisation zeigen als bei älteren Pflanzen, als Belege für Haeckel's biogenetisches Grundgesetz gelten können¹⁾, ist mit der hier vertretenen Auffassung durchaus vereinbar. Beide Betrachtungsweisen — morphologische und physiologische — ergänzen sich gegenseitig.

Die vereinzelten älteren Angaben über den Einfluss des Standortes auf die Grösse der Blätter übergehe ich hier mit Ausnahme

¹⁾ Siehe u. a. Göbel, Die Muscineen in Schenk's Encyclopädie an verschiedenen Stellen.

derjenigen von Pick (II p. 6) und Sachs (Handbuch der Pflanzenphysiologie p. 33). Auf einen Ausspruch von Sachs sich berufend sagt Pick. „Es kann daher der Satz (von Sachs) — die Spreiten von Blättern mit Blattstielen blieben gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachsthum zurück, wenn die Beleuchtung sich mindere —, dahin erweitert werden, dass das Wachsthum solcher Blätter überhaupt nach allen Dimensionen bei geringerer Beleuchtung zurück bleibe.“ Pick stützt sich hierbei auf die Beobachtung, dass bei gleicher Grösse der Laubspreiten von Sonnen- respective Schattenblättern die Dicke der ersteren diejenige der letzteren weit übertrifft. Dies letztere ist zuzugeben, nur darf daraus, wie leicht einzusehen ist, nicht der Schluss gezogen werden, dass das Wachsthum der Schattenblätter nach allen Dimensionen zurück bleibe. Wir haben zahlreiche Fälle kennen gelernt, wo das Gegentheil der Fall ist. Uebrigens hat Pick die Sachs'schen Angaben nur unvollständig citirt. Die Stelle lautet wörtlich: „Dagegen bleibt die Spreite solcher Blätter, welche einen von dieser abgegrenzten Blattstiel besitzen, gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachsthum zurück, wenn die Beleuchtung sich mindert. In manchen Fällen scheint es aber, als ob mit zunehmender Lichtintensität zuerst eine Steigerung des Flächenwachsthums einträte und bei einem gewissen Helligkeitsgrade ein Maximum erreicht würde, um mit noch weiter gesteigerter Helligkeit eine Abnahme der Flächenbildung folgen zu lassen; so fand ich mehrfach die Blätter von *Phaseolus* im Sommer an schattigen Fenstern viel grösser, als an sonnigen Orten; im Finstern bleiben sie sehr klein.“

Sonnen- und Schattenformen bei Flechten.

In Betracht der Organisation der Flechten und der Beziehungen ihrer Ernährung zum Lichte war vor auszusehen, dass die bei den Laubblättern constatirte Anpassungsfähigkeit an die Beleuchtungsbedingungen im Flechtenthallus, wenn auch in modificirter Weise, wiederkehren würde. Die Flechten sind, wie bekannt, ausgesprochene Lichtpflanzen. In tiefen Höhlen, im Schatten geschlossener Fichtenbestände, wo noch manche Moose zu gedeihen vermögen, sucht man vergebens nach normal ausgebildeten Flechten. Wenn solche hier überhaupt noch vorkommen, so ist dies gewöhnlich in dem mehr oder weniger krankhaften Zustande der Goni-

dienbildung. Gesunde fructifizierende Flechtenlager findet man allerdings am Boden und an den Stämmen in sehr dunkeln Buchenwäldern, von welchen sonst beinahe alle Vegetation chlorophyllhaltiger Pflanzen ausgeschlossen ist. Dies erklärt sich aber aus dem Umstande, dass die Vegetation dieser Pflanzen vorwiegend in die Zeit vom Spätherbst bis in die Frühjahrsmonate fällt, während welcher die Bäume ihrer Blätter beraubt sind und das Licht nicht gehindert ist bis auf den Waldesboden zu dringen.

Die Laubflechte *Imbricaria physodes* ist in Bezug auf die Beleuchtungsverhältnisse ihres Standortes nicht sehr wählerisch. Ich fand gut ausgebildete Exemplare an Fichtenstämmen sowohl am lichten Waldrande als auch bei ziemlich starker Beschattung. Die gedrungen wachsenden Thalusslappen der Sonnenform sind schmaler, ihre Oberfläche glatter und glänzender als bei den mehr ausgebreiteten, dem Substrat flach angeschmiegtten Lacinien der Schattenform. Am sonnigen Standorte fand ich das Laub etwa doppelt so dick als bei den Schattenexemplaren; zugleich ist die Rinde viel mächtiger (0,021 mm), das Gefüge ein dichteres. Die grossen Gonidien, welche an der Innenseite der Rinde beginnen, bilden zusammen eine breite Gonidienschicht, deren einzelne Gruppen tief in das Mark hinein reichen. Bei den Schattenformen sind die kleineren Gonidien, in Folge der geringen Dicke der Rinde (0,006 mm), viel näher an die Thallusoberfläche gerückt; zugleich reichen die Gonidien auch weniger tief in das Mark.

Das Licht übt also auch auf den Thallus der Flechten einen regulirenden Einfluss, welcher sich darin geltend macht, dass im Lichte die Gonidienschicht mächtiger und von der Thallusoberfläche weggerückt ist, im Schatten dagegen dünner und zugleich eine grössere Oberflächenentwicklung aufweist.

Einfluss des Standortes auf die Orientirung der Blätter.

Die Blätter der meisten Pflanzen kehren bei einseitiger Beleuchtung ihre Oberfläche der Lichtquelle entgegen. Zwei Typen lassen sich hier unterscheiden: Blätter, welche mit Aenderung des Lichteinfalls ihre Lage gegen die einfallenden Strahlen verändern, und Blätter, die von einem bestimmten Altersstadium an eine unveränderliche Lage zum Lichte einnehmen. Bei diesen letzteren tritt vor Beendigung des Wachsthumms die Stellung ein, welche

Wiesner¹⁾ als „fixe Lichtlage“ bezeichnet hat und bei welcher nach ihm die Blätter sich dergestalt orientiren, dass die Blattfläche senkrecht auf das stärkste denselben gebotene zerstreute Licht zu liegen kommt. Abweichungen von dieser Regel sind namentlich für zahlreiche neuholländische Pflanzen bekannt. Die verticale Stellung der Assimilationsorgane dieser Pflanzen wird mit Recht als eine Anpassung an trockene Klimate angesehen²⁾, weil durch dieselbe die Insolation auf ein geringes Maass herabgedrückt wird. Ich will auf diese schon vielfach besprochenen Verhältnisse hier nicht näher eingehen, sondern, im Anschluss an den Gegenstand dieser Abhandlung, auf weniger beachtete Vorkommnisse in der einheimischen Flora hinweisen, auf die verschiedene Lage der Blätter je nach den Standorten. Bei zahlreichen Pflanzen, deren Blätter gewöhnlich eine der horizontalen sich annähernde Lage einnehmen, bemerken wir an sonnigen, trockenen Plätzen eine Annäherung an die Verticalstellung. Sehr vollständig ist die Verticalstellung bei *Lactuca scariola* und anderen sogenannten Compasspflanzen, bei welchen die Blattlamina in die Meridianebene zu stehen kommt. Hier ist die Verticalstellung durch den richtenden Einfluss des Sonnenlichtes bedingt³⁾. An schattigen Standorten stehen die Blätter horizontal.

Nicht meridiane, sondern bloss verticale Stellung der Blattspreite konnte ich bei zahlreichen anderen Pflanzen beobachten, zu welchen Beobachtungen die sonnigen Muschelkalkberge von Jena ein günstiges Beobachtungsfeld boten. Nicht wenige Pflanzenarten zeigen je nach den Standorten, auf welchen sie gewachsen sind, einen durchaus verschiedenen Habitus.

Die Verticalstellung, die oft nur eine annähernde ist, wird in den einzelnen Fällen in verschiedener Weise erreicht; ziemlich selten kommt dieselbe durch stärkere Verlängerung der Blattstieloberseite zu Stande: *Marrubium vulgare*, der Hopfen, die Weinrebe, die Linde sind hier zu nennen. Bei dieser letzteren krümmt sich der Petiolus, dicht unter der Ansatzstelle der Spreite, abwärts.

Häufig wird die verticale Lage durch eine Aufwärtskrümmung

1) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, II, p. 39.

2) Siehe u. a. Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort . . . (Linnaea XLIII, 1881).

3) Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen.

angestrebt, in vielen Fällen erreicht. Die an weniger sonnigen Plätzen gewöhnlich überhängenden Stengelblätter von *Brachypodium pinnatum* findet man an trockenen Orten dem Halm anliegend in verticaler Lage. Ein ähnliches Verhalten kann man an Stengelblättern, sowie an den sogenannten Wurzelblättern vieler Kräuter beobachten: *Thesium*arten, *Compositen* (*Picris hieracioides*), *Cruciferen*, *Aspidium Filix mas* u. s. w. Sehr ausgeprägt ist die Verticalstellung der Blätter bei *Geranium sanguineum*. An sonnigen Abhängen sind die Blätter alle ungefähr vertical gestellt. Diese Lage wird durch Krümmung des Blattstiels unterhalb der Spreite erreicht; nicht selten wird die Krümmung durch Torsionen unterstützt. Im Schatten stellen sich die Blätter senkrecht zum Lichte. Bei der Stachelbeere kommen ähnliche Verhältnisse vor und zwar sowohl an aufrechten als an abstehenden Zweigen: der Lage der letzteren entsprechend ist auch der Mechanismus ein sehr mannigfaltiger. Auf trockenen Kiesbänken des Rheins nehmen die Blätter von *Populus dilatata* sehr häufig durch Torsion des Blattstiels bleibend die verticale Lage ein.

Aehnliche Anpassungserscheinungen an trockene Standorte lassen sich bei den zusammengesetzten Blättern von *Umbelliferen*, z. B. bei den dreifach gefiederten Blättern von *Peucedanum cervaria* beobachten. Ist der gemeinschaftliche Blattstiel der Grundblätter aufrecht, was an sonnigen Orten nicht selten eintritt, so liegen alle Foliola in einer, die Spindel selbst aufnehmenden Verticalebene. Ist der primäre Blattstiel dagegen geneigt, so kann die Verticalstellung der Blättchen durch Torsion der secundären Blattstiele eintreten; in diesem Fall liegen die Foliola mit diesen in einer Verticalebene. Sind dagegen die secundären Blattspindeln selbst in mehr oder weniger schiefer Lage, so erfolgt die Verticalstellung der Blättchen durch Torsion ihrer kurzen Stielchen. Diese Torsionen fallen, je nach der Lage der Blattspindeln verschieden gross aus: bei horizontaler Lage der letzteren beträgt die Torsion ungefähr 90 Grad; entsprechend geringer ist sie, wenn die Lage der Spindel weniger von der Lothlinie abweicht. Betrachtet man solch ein Blatt von oben, so sieht man alle Foliola im Profil; alle sind nahezu in verticaler Lage, ohne dass jedoch, wie bei *Latua scariola*, bestimmte Beziehungen zu den Cardinalpunkten zu erkennen wären. Das hier geschilderte Verhalten tritt blos an sonnigen Stellen ein; im Schatten kehren die Blättchen ihre Oberfläche dem Lichte entgegen.

Die Annäherung an die verticale Lage ist, wie schon hervorgehoben wurde, ziemlich verbreitet und bedingt grosse Unterschiede in der Tracht von Sonnen- und Schattenpflanzen. Aber auch dort, wo dieselbe nicht vorkommt, werden Trachtdifferenzen häufig dadurch hervorgerufen, dass im Schatten alle Abschnitte eines Blattes annähernd in einer Ebene liegen, während an der Sonne die verschiedenen Theile durch Biegungen und Faltungen in die mannigfaltigsten gegenseitigen Lagen kommen, wodurch dann das ganze Blatt nicht selten ein ganz krauses Aussehen erhält.

Schöne Beispiele hierfür bieten die fiederspaltigen Blätter vieler Compositen (*Cirsium arvense*, *lanceolatum*, *eriphorum*, *Leucanthemum corymbonum*, *Tanacetum* u. s. w.) und Umbelliferen. Mit der grösseren Flächenentfaltung im Schatten geht hier die Ausbreitung der Fiedern in einer Ebene Hand in Hand. Was hier für die Abschnitte eines und desselben Blattes angegeben worden ist, kann auch *mutatis-mutandis* auf die Blätter eines Sprosses oder selbst auf ganze Sprosssysteme übertragen werden.

Die Blätter der Fichte (*Picea excelsa*), welche an hellen Standorten ungefähr gleichmässig rings herum von den Axen abstehen, scheitern sich, wenn die Pflanzen stark beschattet sind, ähnlich wie diejenigen der Weisstanne (*Abies pectinata*). Auch bei dieser letzteren ist *ceteris paribus* die Scheitelung an beschatteten Zweigen am stärksten ausgeprägt.

Die Cladodien von *Ruscus*arten und die Phyllodien neuholländischer *accacien*, welche an frei stehenden Pflanzen entweder vertical oder scheinbar regellos orientirt sind, zeigen, wie ich mich in Gärten Italiens und des südlichen Frankreichs überzeugen konnte, bei schwächerer Beleuchtung die Tendenz, ihre Fläche dem Lichte zuzukehren.

Die flachen Zweige von *Biota orientalis* nehmen, wie bekannt, in der Peripherie der Büsche eine verticale Lage ein; im Inneren der Büsche zeigen die beschatteten Zweige die zur Lichtquelle senkrechte Stellung. Bei Exemplaren, die unter dem Druck höherer Bäume, bei ungünstigen Beleuchtungsbedingungen vegetiren, werden auch die peripherischen Zweige sehr schwächlich und nehmen bei Oberlicht die Horizontallage ein, so dass die flatterigen Pflanzen ein durchaus anderes Aussehen gewähren als die gedrungenen Pyramiden, die bei vollem Lichtgenusse zur Entwicklung gelangen.

Auch unsere Schachtelhalme verdienen hier Erwähnung. Bei

Equisetum sylvaticum zeigen die vom verticalen Stengel ausstrahlenden Aeste mit ihren Seitenästen, im geschlossenen Nadelwalde, wo das Licht vorwiegend von oben kommt, einen ausserordentlich regelmässigen Wuchs. Alle Aeste eines Quirls liegen in einer wagerechten Ebene und bilden ganz regelmässige parallele Stockwerke. In sonnigen Lagen sind die Aeste dagegen mehr oder weniger aufgerichtet, wodurch der ganze Habitus verändert wird und sich demjenigen von *Equisetum arvense* nähert. In schattigen Waldungen breitet übrigens auch diese Art ihre Aeste genau horizontal aus.

Hier mag auch noch an das Verhalten von *Juniperus virginiana* (siehe oben S. 183) erinnert werden, welche an schattigen Orten nicht selten die nadelförmigen abstehenden Blätter bildet und an die Haide (*Calluna vulgaris*), bei welcher gewöhnlich die nadelförmigen Blätter dem Stengel dicht angeschmiegt sind. An sehr schattigen Plätzen stehen die Blätter senkrecht zur Abstammungsaxe, so dass sie dem Lichte eine grössere Oberfläche zukehren.

Die hier angeführten Beispiele, zu welchen ich noch zahlreiche andere hinzufügen könnte, mögen genügen, um die mannigfaltigen Verschiedenheiten in der Orientirung der Assimilationsorgane je nach den bemessenen Lichtmengen zu illustriren. Während bei schwacher Beleuchtung der Assimilationsapparat so zu sagen mit einer peinlichen Sorgfalt ausgespannt wird, um das spärliche Licht in gehöriger Weise auffangen zu können, sehen wir an lichtreichen Orten diese Neigung weniger hervortreten oder selbst einem entgegengesetzten Verhalten in mehr oder weniger ausgeprägter Weise Platz machen. Schutz gegen zu starke Insolation, Verhütung der schädlichen Einwirkung zu intensiven Lichtes, namentlich aber auch Herabsetzung der Transpiration, das sind wohl die Vortheile, welche aus den hier betrachteten Stellungenverhältnissen erwachsen. Es ist daher auch leicht begreiflich, dass diese letzteren namentlich häufig in Gegenden mit trockenem Klima vorkommen und bei uns vorwiegend auf trockenere, sonnige Standorte beschränkt sind.

Interessant ist es auch, in dieser Beziehung das Verhalten der europäischen Vertreter der Gattung *Abies* zu betrachten. Bei unserer Weisstanne (*Abies pectinata*) sind die Blätter, namentlich in der Jugend, gescheitelt und alle so ziemlich in einer horizontalen Ebene ausgebreitet. Nur an sonnigen Orten und namentlich im späteren Alter geht die Scheitelung verloren, die

Blätter stehen, namentlich auf der Oberseite der horizontalen Zweige, ziemlich gleichmässig ab: die Zweige nähern sich in ihrem Habitus denen der caucasischen *Abies nordmanniana*, welche schon in der ersten Jugend dieses Verhalten zeigt. Bei den Tannen der Mittelmeerregion, *A. cephalonia* und besonders aber bei der, aus dem südlichen Spanien stammenden, *Abies Pinsapo* ist von der Scheitelung keine Spur vorhanden: die Nadeln strahlen ganz gleichmässig nach allen Seiten von den Zweigen ab. Dies fand ich selbst bei Exemplaren, welche im Schatten von anderen Bäumen standen, wo sie dann auch im Gegensatze zu unserer schattenertragenden Edeltanne ein durchaus kümmerliches Dasein fristeten. Diese südeuropäischen Tannenformen lassen also sowohl in der Orientirung ihrer Blätter als auch in deren innerem Bau — stärkere Ausbildung des Palissadengewebes und Hypoderm — die Anpassung an ihre sonnigere trockenere Heimat erkennen und es liegt hier der Gedanke nahe, in allen diesen Arten Formen eines Verwandtschaftskreises zu erblicken, welche sich unter dem Einfluss verschiedener klimatischer Bedingungen eigenartig entwickelt haben.

In dem vorhergehenden habe ich mich begnügt, auf die mit den Standorten bezw. Beleuchtungsbedingungen veränderlichen Stellungenverhältnisse hinzuweisen, ohne auf den Mechanismus der Bewegungen, durch welche dieselben erreicht werden, einzugehen. Schon aus der Betrachtung der fertigen Zustände ergibt sich, dass ähnliche Resultate in durchaus verschiedener Weise erreicht werden: so kommt die Verticalstellung bald durch Aufwärts-, bald durch Abwärtskrümmungen, bald durch Torsionen zu Stande. Die Bewegungen selbst sind zum Theil active, zum Theil wohl auch passive, welche durch Erschlaffung der Gewebe zunächst bedingt, nachher aber durch Wachsthum fixirt werden. Die äusseren und inneren Kräfte, welche durch ihr Zusammenwirken die jedesmalige Lage eines Organs bedingen, kommen in der mannigfaltigsten Combination zur Geltung, so dass es zu den schwierigeren Aufgaben gehört, in jedem einzelnen Fall die Kräfte ausfindig zu machen, durch welche die endgültige Lage zu Stande gebracht worden ist.

Verticalstellung der Blätter bei Wasserpflanzen.

Das exquisiteste Beispiel für dieses Verhalten liefert uns *Hydrocotyle bonariensis*. Bei dieser Pflanze ist die kreisrunde Spreite in ihrer Mitte an einem sehr langen Stiel befestigt. So lange das Licht reichlich zugemessen ist, behält die Spreite ihre

verticale Lage, welche sie schon vor der Entfaltung inne hat, bei. Wird jedoch die Pflanze bei schwächerer einseitiger Beleuchtung cultivirt, so tritt die Senkrechtstellung der Spreite zum Lichte ein.

Auch bei anderen in Schlamm wurzelnden Pflanzen, deren Blattlamina auf langem Stiel über die Wasserfläche emporgehoben wird, kommt häufig eine sehr steile Aufrichtung der Blattspreiten vor: *Alisma plantago*, *Sagittaria*, die in die Luft ragenden Blätter von *Nymphaea*, *Nelumbium* u. s. w.

Schon das einfache Factum des Vorkommens verticaler Blätter an, von den früher betrachteten, durchaus verschiedenen Standorten, weist darauf hin, dass hier auch die biologische Bedeutung dieser Stellung eine andere sei. Da von Wassermangel hier nicht die Rede sein kann, so bliebe der Schutz gegen intensivere Beleuchtung übrig. Ich möchte jedoch vielmehr vermuthen, dass der Nutzen dieser Verticalstellung darin zu suchen sei, dass die auf sehr langen, schwankenden Stielen befestigten Spreiten Dank ihrer Stellung weniger in Gefahr kommen, durch Regen oder andere Ursachen mit dem Wasserspiegel in Berührung zu kommen oder gar unter denselben untergetaucht zu werden.

Anwendung der Befunde auf die Cultur von Gewächshauspflanzen u. s. w.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich auf die Unterschiede hingewiesen, welche die Blätter einer und derselben Pflanzenart aufweisen, je nach dem sich dieselben an einem sonnigen oder schattigen Standorte entwickelt haben.

Kennen wir nun die Beleuchtungsbedingungen, unter welchen sich ein Blatt einer gegebenen Art entwickelt hat, so können wir mit einiger Sicherheit einen Schluss auf seine innere Structur fällen; umgekehrt giebt uns in vielen Fällen die Kenntniss des inneren Baues Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Beleuchtungsverhältnisse, unter welchen sich das Blatt ausgebildet hat. Allerdings kann aus dem Mangel von Palissadenzellen nicht mit Sicherheit auf einen schattigen Standort geschlossen werden; da namentlich zahlreiche Monocotylen — *Gladiolus*, *Iris*arten, *Orchideen* u. s. w. selbst an sehr sonnigen Stellen des Palissadengewebes entbehren und quergestrecktes Assimilationsparenchym führen. Dagegen kommen mehrere Lagen von Palissadenzellen niemals an schattenreichen Orten zur Ausbildung: ein derartiger Bau lässt uns mit Sicherheit auf einen sonnigen Standort schliessen.

Ich will hier gleich auf die Nutzenanwendung, welche die Kenntniss dieses Thatbestandes nach zwei Seiten hin gewährt, aufmerksam machen.

Die genaueren Standortsverhältnisse vieler Gewächshauspflanzen sind uns, namentlich auch in Bezug auf die Beleuchtungsbedingungen, nur mangelhaft bekannt. Durch die Untersuchung des inneren Baus kann bis zu einem gewissen Grade diesem Mangel abgeholfen werden.

Sind uns Herbarexemplare von in ihrer Heimat gewachsenen Pflanzen zur Hand, so können wir aus dem Vergleich derselben mit ihren, in unseren Glashäusern cultivirten, Artgenossen in Bezug auf Blattdicke, Structur des Assimilationsgewebes, Dicke der Zellhäute, namentlich der Epidermis u. s. w. uns ein Urtheil bilden von den Lichtbedürfnissen derselben, um unsere Culturen danach einzurichten. Viel gesündigt wird in den Gewächshäusern namentlich darin, dass vielen Pflanzen das Licht allzu kärglich gemessen wird: eine kümmerliche Entwicklung, spärliches Blühen sind die Consequenzen dieser Fehlgriffe. Beherzigenswerthe Winke in dieser Richtung gab bereits Pfitzer¹⁾ in Bezug auf die Cultur exotischer Orchideen.

Die Untersuchung einer Anzahl von in Darjeeling (Himalaja) gesammelter Farne ergab, dass sich dieselben durchweg unter intensiverem Lichte entwickelt hatten als die gleichnamigen Exemplare unserer botanischen Gärten. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung mögen den Praktikern anempfohlen sein.

Von den eben angedeuteten Beziehungen ausgehend, ist es dann ein nahe liegender Schritt, aus der Structur fossiler Blätter Schlüsse auf die climatischen Bedingungen, unter denen sie sich entwickelt haben, zu fällen. Es ist klar, dass diese Art der Schlussführung mit grosser Vorsicht gehandhabt werden muss²⁾. Gelänge es, um nur einen Fall in's Auge zu fassen, in der Steinkohlenflora Blätter mit stark entwickeltem Palissadenparenchym nachzuweisen, so könnte daraus der Schluss gezogen werden, dass in jener Epoche nicht, wie es vielfach angenommen wird, eine gleichmässig trübe Atmosphäre geherrscht, sondern dass es auch nicht an sonnigen Standorten gefehlt habe.

¹⁾ Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882.

²⁾ Vgl. auch Haberlandt: Gewebephysiologie in Schenk's Handbuch der Botanik.

Grisebach's Wahrnehmung (Vegetation der Erde I p. 118), dass die meisten Laubhölzer in Norwegen — z. B. *Prunus Padus*, *Corylus*, *Populus Tremula* u. a. — schon unter dem 60ten Breitegrade grössere Blätter tragen als in Mitteleuropa, ist in neuerer Zeit genauer verfolgt worden¹⁾. Es scheinen demnach im Norden selbst an freien Standorten die Blätter denen unserer Schattenformen näher zu kommen; allerdings bleibt noch zu untersuchen, ob auch die innere Structur die für die Schattenformen charakteristischen Veränderungen erleidet. Zahlreiche eigene Untersuchungen, die ich an Herbarexemplaren alpiner Pflanzen anstellte, die zum Theil aus dem hohen Norden, zum Theil aus den Alpen der Schweiz und des Dauphiné stammten, ergaben bloss negative Resultate.

Entwicklungsgeschichtliches.

Bisher habe ich mich beschränkt, auf die Structurdifferenzen von Sonnen- und Schattenblättern aufmerksam zu machen mit Hinweis auf den Zusammenhang der Organisationsverhältnisse mit den veränderten Vegetationsbedingungen. Entwicklungsgeschichtliche Daten wurden nicht beigefügt. Ich unterlasse es auch hier, die nach dieser Richtung angestellten Untersuchungsergebnisse ausführlicher mitzuthemen, weil nennenswerthe Resultate nicht erzielt worden sind.

Etwas genauer wurde die Differenzirung des Blattes bei *Aristolochia siphon* verfolgt. Die Dicke eines ausgewachsenen Sonnenblattes betrug circa 0,3 mm; die oberste Zellschicht des Assimilationsparenchyms besteht aus Palissadenzellen. Schon in einem 3 mm langen, jungen Blatte, welches kaum die halbe Dicke erreicht hatte, waren die vier Diachymschichten angelegt. Die Streckung der Palissadenzellen in der Richtung senkrecht zur Blattfläche trat erst ein, als die Entfaltung schon sehr weit vorgeschritten, ja beinahe beendet war.

Der Querschnitt eines ausgewachsenen Schattenblattes betrug 0,18 mm. Bei sehr jungen Blättern, mit drei Diachymlagen, erreicht derselbe schon 0,15 mm. Hier nimmt aber der Querschnitt nicht, wie bei den Anfangs ebenso dicken jungen Sonnenblättern,

¹⁾ Bonnier et Flahault: Ann. des sciences naturelles 6^e série. 1879 t. VIII und Flahault: Ann. des sc. nat. 6^e série t. 9—10. 1879.

allmählig bis zur doppelten Dicke, sondern nur wenig zu, während dagegen die Flächenzunahme eine viel erheblichere ist als bei den Sonnenblättern.

Die Anfangs unerheblichen Verschiedenheiten steigern sich also während der Entfaltung mehr und mehr unter dem Einfluss verschieden starker Beleuchtung.

Suchen wir uns Rechenschaft zu geben, in welcher Weise das mehr oder weniger intensive Licht das Wachsthum der Blätter beeinflusst, um so erhebliche Verschiedenheiten hervorzu- bringen, so gelangen wir zu grossen Schwierigkeiten, da wir noch nicht wissen, welche Theile des Blattes bei der Entfaltung die maassgebende Rolle spielen.

Es kann daher auch nicht meine Absicht sein, die hier aufgeworfene Frage zu beantworten; ich theile einfach die Vorstellung mit, welche sich mir bei sorgfältiger Betrachtung des thatsächlichen Verhaltens aufgedrängt hat.

Das beim Aufspannen der Blätter mit hervortretender Nervatur besonders thätige Gewebe ist höchst wahrscheinlich in den Nerven zu suchen.

Fassen wir zunächst ein Schattenblatt in's Auge. Während der Entfaltung wird dasselbe von gemässigtem Lichte getroffen. Das Längenwachsthum der Nerven wird hier in geringerem Maasse verlangsamt und hört wahrscheinlich auch später auf als in dem besonnenen Blatte. Das jugendliche Assimilationsparenchym wird veranlasst, sich in der Richtung der Blattfläche auszudehnen, die Zellen werden zu flachen vielarmigen Sternzellen mit Ausnahme derjenigen der obersten Lage, welche sich zu Trichterzellen ausbilden, die seitlich zwischen sich grosse Lücken lassen (Vrgl. Fig. 1 b). In den Schattenblättern erreichen daher auch die gefässbündelfreien Areolen den grössten Umfang.

Anders gestalten sich die Verhältnisse im Sonnenblatt. Durch das intensivere Licht wird die Ausdehnung der activen Theile verlangsamt und früher sistirt: dies geht schon aus der geringeren Grösse hervor, welche caeteris paribus die Blätter und ihre Areolen an sonnigen Orten erreichen. Die Ausdehnung der jungen Assimilationszellen in der Richtung der Blattfläche wird früher aufhören und da sie sich noch auszudehnen streben, werden sie dies in der einzig möglichen Richtung thun, das heisst senkrecht zur Blattfläche: sie nehmen die Gestalt von Palissadenzellen an.

Die hier vorgetragene Hypothese wird durch folgende Erscheinungen unterstützt. Betrachtet man ein Schattenblatt der

Buche, Heidelbeere u. s. w., so sieht man die Nerven, selbst die zarteren, namentlich auf der Unterseite beträchtlich über die übrige Substanz hervorragen. Im Sonnenblatt dagegen bilden die Nerven, namentlich auf der Oberseite, anastomosirende Furchen, welche dadurch zu Stande kommen, dass die übrige Blattsubstanz sich zwischen den Nerven stärker nach aussen emporwölbt. Diese Hervorwölbungen, welche der Blattoberfläche ein runzeliches Aussehen verleihen, verdanken der localen Wucherung des Palissadengewebes ihren Ursprung (Fig. 1 a). Am Rande der Furchen sind die Palissadenzellen niedriger, erst in einiger Entfernung von derselben erreichen sie eine beträchtlichere Höhe.

Die Structurdifferenzen der Assimilationszellen von *Marchantia polymorpha*, welche in ihren Luftkammern bald palissadenartige, bald niedrige quergestreckte Zellen führt, lassen sich ebenfalls bis zu einem gewissen Grade aus den während der Entwicklung waltenden Verhältnissen begreifen.

Die jungen Papillen sprossen von der Basis der Kammer aus in die bereits vorhandene Luftkammer hinein. Bei der Sonnenform zahlreich und dicht an einander gedrängt, verlängern sie sich nach der Seite hin, wo sie in ihrem Ausdehnungsstreben nicht gehindert sind: sie bilden sich zu Palissadenzellen aus. Bei Schattenexemplaren ist die Zahl der Papillen auf demselben Areal viel geringer. Die obersten Zellen stossen bald mit ihrem Scheitel an die Decke der niedrigeren Luftkammern an, platten sich ab und verbreitern sich in der Richtung der Laubfläche. Auch die mittleren und unteren Zellen der verästelten Fäden dehnen sich aus ähnlichen Ursachen in derselben Richtung aus.

Nach der hier mitgetheilten Auffassung ist also die wechselnde Gestaltung des Assimilationsparenchyms durch die Wachstumsverhältnisse des Gesamthallus bedingt.

Eine ähnliche Anbequemung an die Raumverhältnisse findet sich bei *Fegatella conica*. Die Endzellen der Papillen zeigen sich unter den Spaltöffnungen in ihrem oberen Ende zu einem langen farblosen Schnäbelchen verlängert. Am niedrigen Rande der Luftkammern fehlen diese Fortsätze, die Zellen sind den darunter liegenden gleich gestaltet, abgeplattet, was offenbar auf ihre Berührung mit der Oberhaut zurückzuführen ist.

Schlussbemerkungen.

Die Fähigkeit der Laubblätter, sich verschiedenen Beleuchtungsbedingungen anzupassen, beruht sowohl auf Stellungsänderungen als auf Modificationen der Blattgrösse und der inneren Structur¹⁾; sie kommt je nach den einzelnen Pflanzenformen in verschieden vollkommener Weise zur Geltung.

Die höchste Stufe erreichen wohl in dieser Beziehung die Blätter der Leguminosen. Die während der Entfaltung der Blätter herrschenden Beleuchtungsbedingungen beeinflussen modificierend sowohl die Grösse als die Dicke und auch den inneren Bau derselben. Durch die Variationsbewegungen der Polster können die Foliola immer in die geeignete Lichtlage gebracht werden.

Auf einer niederen Stufe stehen schon diejenigen Blätter, deren Bewegungsvermögen auf die Entwicklungszeit beschränkt ist. Unter diesen giebt es wieder Formen, die in Bezug auf Grösse, Dicke, Anordnung und Gestaltung des Assimilationsparenchyms eine grosse Plasticität bekunden, während andere nur geringe Querschnittsänderungen, andere wieder kaum nachweisbare Schwankungen aufweisen. Diese letzteren, wenig plastischen, bald für sonnigen, bald für schattigen Standort angepassten Formen sind nicht selten sehr wählerisch in der Wahl ihrer Standorte. Die Kiefern mit ihren rundlichen Nadeln vermögen diese letzteren nur in äussert geringem Maass schwächeren Lichtintensitäten anzupassen, woraus auch zu erklären ist, dass dieselben einen dichten Schatten nicht ertragen. Ein entgegengesetztes Verhalten finden wir bei der allerdings mit beweglichen Blättchen versehenen Oxalis, manchen Farnen, Epimedium u. s. w., welche selbst bei directer Besonnung ihre Schattenorganisation beibehalten.

Es ist selbstverständlich, dass die hier erwähnten Verhältnisse alle in Betracht gezogen werden müssen, wenn man sich die Aufgabe stellt, die specifische Assimilationsenergie der Blät-

¹⁾ Aus einigen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, dass auch die Grösse der Chlorophyllkörner — unter gleichen Beleuchtungsbedingungen — bei Schattenblättern erheblicher ist als bei Sonnenblättern. Ich habe jedoch diesen Punkt nicht weiter verfolgt.

ter einer Pflanze zu erklären. Haberlandt¹⁾ hat die von C. A. Weber in dessen Inaugural-Dissertation: „Ueber specifische Assimilationsenergie“ mitgetheilten Resultate aus der Zahl der Chlorophyllkörner der benutzten Blätter zu erklären versucht und weiter darauf hingewiesen, dass auch der anatomische Bau des Assimilationsgewebes und namentlich des Palissadengewebes für die Assimilationsenergie von Bedeutung sein muss. Ich möchte hier hinzufügen, dass auch die Orientirung der Chlorophyllkörner resp. ihre Fähigkeit die Lage zum Lichte zu ändern, die Orientirung der Blätter selbst Berücksichtigung verdienen.

Weber hat, auf seine Versuchsergebnisse gestützt, die Vermuthung ausgesprochen, dass jeder Pflanzenart eine ihr eigenthümliche Assimilationsenergie zukommen wird. Bei den grossen Schwankungen in Bezug auf Blattdicke, Anordnung des Assimilationsparenchyms, Zahl der Chlorophyllkörner muss es zweifellos erscheinen, dass die Assimilationsenergie ebenfalls innerhalb weiter Grenzen schwanken kann. Sonnenblätter und Schattenblätter werden in ihrer Leistungsfähigkeit beträchtlich von einander abweichen. Bei starker Beleuchtung werden die ersteren jedenfalls die letzteren um ein Bedeutendes übertreffen. Andererseits ist es recht wohl denkbar, dass bei sehr schwacher Beleuchtung die Schattenblätter bevorzugt sein werden, da die Fähigkeit die Chlorophyllkörner alle in die günstige Lage — Flächenstellung — zu bringen eine ergiebigere Ausnützung des spärlichen Lichtes gestattet, als dies der Fall sein kann bei den derben Sonnenblättern, deren Chlorophyllkörner eine für schwache Beleuchtung weniger günstige Lage einnehmen.

Am Schluss dieser Arbeit muss ich noch einmal darauf hinweisen, dass die hier aufgedeckten Beziehungen zwischen Bau und Anordnung der Assimilationszellen und den, durch Wechsel der Lichtintensität bedingten, Aenderungen von Lage und Gestalt der Chlorophyllkörner keine durchgreifende Verbreitung zeigen. Zahlreiche Monocotylen: Irideen, Liliaceen, Orchideen, welche an der hellen Sonne gedeihen, weisen eine Structur des Assimilationsapparates auf, welche derjenigen der Schattenpflanzen gleich kommt. So besteht z. B. das Assimilationsparenchym des Blattes von *Epipactis palustris*, welche auf sonnigen Sumpfwiesen vorkommt, aus quer zur Blattfläche gestreckten Zellen. Wie ich mich überzeugen konnte, findet in diesen Blättern bei

¹⁾ l. c. p. 22 u. f.

jeder Besonnung eine vollständige Umlagerung der Chlorophyllkörner, von den Aussenwänden auf die Seitenwände statt, eine Arbeit, die den mit Palissadenzellen versehenen Sonnenblättern anderer Pflanzen zum grossen Theil erspart ist. In dieser wie in mancher anderen Beziehung stehen eben die Monocotylen durchschnittlich auf einer niederen Organisationsstufe.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Sonnenblatt der Buche.

Fig. 2 *a*. Desgl. durch ein Blatt von sehr schattigem Standorte;

Fig. 2 *b* Zellen des Schwammparenchyms von der Fläche gesehen.

Fig. 3, Buchenblatt aus halb schattiger Lage.

Fig. 4. *Lactuca scariola*. Verticales Blatt einer Sonnenpflanze;
o. s. morphologische Oberseite; *u. s.* morphologische Unterseite.

Fig. 5. Von derselben Pflanzenart. Blatt einer Pflanze, welche sich in einer etwa zwei Meter tiefen Grube, ohne Zutritt von directem Sonnenlicht, entwickelt hatte.

Fig. 6 *a u. b.* *Iris Pseudo-acorus*. Längsschnitt und Flächenschnitt eines Sonnenblattes.

Fig. 7 *a u. b.* Desgl. von einem Schattenblatte.

Fig. 8 *a b c.* Querschnitte durch das Laub von *Marchantia polymorpha*. *a* Sonnenpflanze; *b* Schattenpflanze; *c* sehr schattig gewachsen.

Fig. 9 *a u. b.* *Ficus stipulata*. *a* Querschnitt durch ein Sonnenblatt; *b* durch ein Schattenblatt.

Fig. 10. *a u. b.* *Ilex aquifolium*. *a* Sonnenblatt. *b* Hypodermis-schicht; *b* Schattenblatt.

Fig. 1.

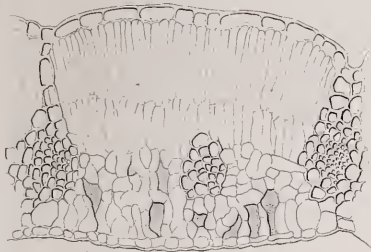


Fig. 6.

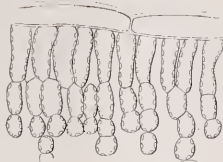


Fig. 7.



Fig. 8a.



Fig. 2a.



o. s. *Fig. 4.*

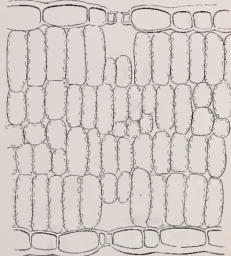


Fig. 6b.



Fig. 7b.

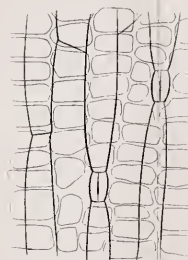


Fig. 8b.

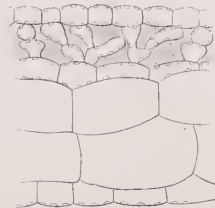


Fig. 2b.

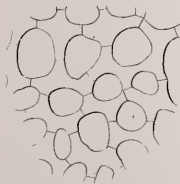


Fig. 9a.

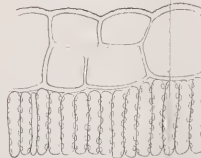


Fig. 9b.



Fig. 8c.

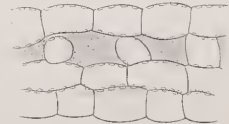
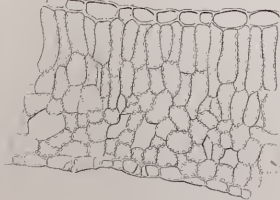


Fig. 3.



o. s. *Fig. 5.*

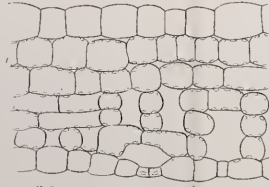


Fig. 10a.

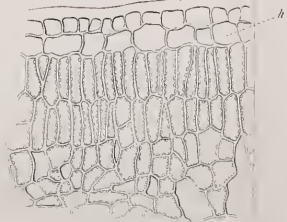


Fig. 10b.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [NF_9](#)

Autor(en)/Author(s): Stahl Ernst [Christian]

Artikel/Article: [Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. 162-200](#)