

Zur Heterophyllie von *Hedera Helix* L.

Von Prof. Dr. Johannes Furlani (Wien).

(Mit Tafel VII und 7 Textabbildungen.)

## 1. Vorbemerkung.

Vorliegende Arbeit ist das Ergebnis von Untersuchungen, die ich in den Jahren 1912 und 1913 in Görz durchgeführt habe.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß der Epheu zwei Formen von Blättern zur Ausbildung bringt, 3—7lappige und ungelappte mehr oder weniger herzförmige bis eiförmige. An ein und derselben kletternden Epheupflanze kommen gewöhnlich beide Blattformen vor. An plagiotropen Sprossen stehen zu unterst die am stärksten gelappten Blätter, nach oben hin nimmt die Größe der Lappen gewöhnlich ab, an die Stelle der gelappten Blätter treten herzförmige.

Trägt der plagiotrope Epheustamm oben auch orthotrope Sprosse, so sind die daran zur Ausbildung gekommenen Blätter eiförmig.

Die biologisch-teleologische Anschauungsweise hat diese Tatsache so gedeutet, daß die gelappten Blätter eine Anpassung an ungünstigere Beleuchtungsverhältnisse (am Waldboden, an Baumstämmen, Mauern) darstellen, im Sinne einer möglichst weitgehenden Ausnützung des der Pflanze zur Verfügung stehenden Lichtraumes, oder, wie H. Schenk<sup>1)</sup> sich ausdrückt: „Das Blattmosaik ist eine Folge der Lichtausnützung.“

Da, wo von allen Seiten Licht und Luft freien Zutritt zur Pflanze haben, sind die Blätter herzförmig<sup>2)</sup>. Tobler<sup>3)</sup> und andere bemerken jedoch, daß die Blättchen einander häufig genug decken und daß aufrechte Pflänzchen oft dieselben Blattformen wie die angelegten Rankenspitzen tragen.

2. Lichtklima und Feuchtigkeit an Standorten von *Hedera*.

Ich habe also den Lichtgenuß gelappter und nicht gelappter Blätter mit Hilfe der Wiesnerschen Methode geprüft. Hier zeigte sich, daß zwar an ein und derselben Pflanze die einfachen Blätter einer höheren Lichtintensität ausgesetzt sind als die gelappten, vergleicht man jedoch den Lichtgenuß von *Hedera* an verschiedenen Standorten, so findet man

<sup>1)</sup> H. Schenk, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. (Schimper, Bot. Mitt. a. d. Tropen.) Jena, 1892, S. 92.

<sup>2)</sup> A. v. Kerner, Pflanzenleben, I, S. 403.

<sup>3)</sup> F. Tobler, Die Gattung *Hedera*, Jena, 1912.

sehr oft den Lichtgenuß der gelappten Blätter an einer Epheupflanze bedeutend höher als den der ungeteilten an einem anderen Standorte. Bei Sta. Croce im Karste sah ich einen auf dem horizontalen Boden hinkriechenden Epheu mit gelappten Blättern, denen das gesamte diffuse Licht (also  $L = 1$ ) zukommt, die aber wohl vor dem direktem Sonnenlicht zur Zeit des höchsten Sonnenstandes durch die Überreste einer Mauer geschützt sind. Goebel<sup>1)</sup> und Bruhn<sup>2)</sup> gehen bei der Erklärung der Heterophyllie von der Erscheinung aus, daß die am Ende der Triebe stehenden Blätter anders ausgebildet sind als die übrigen. Es handelt sich nach diesen Autoren um eine verschiedene Verteilung der Baumaterialien. Die einfache Blattform wird als eine relative Anhäufung organischer Substanzen und der relativen Abnahme der Aschenbestandteile bezeichnet. Sie tritt am Keimling zufolge des reichen Endosperms des Samens aber auch im späteren Alter der Pflanze wieder auf, wo allseitige, intensive Beleuchtung einer Anhäufung organischer Substanzen förderlich ist. Hand in Hand mit der Verschiedenheit der Blattform geht aber auch eine Verschiedenheit der Blattstellung, indem die gelappten Blätter der sterilen Sprosse von *Hedera* zweizeilig angeordnet erscheinen, die einfachen Blätter, die sich vorwiegend an fertilen Sprossen finden, hingegen die  $\frac{2}{5}$ , ( $\frac{5}{8}$ ,  $\frac{8}{13}$ ) Blattstellung zeigen. Daß Blattform und Blattstellung beim Epheu von den äußeren Lebensbedingungen der Pflanze abhängen und es sich nicht einfach um eine ontogenetische Wiederkehr einer erblich festgehaltenen Jugend- und Altersform von Blättern handelt, zeigt schon Goebels Beobachtung<sup>3)</sup>, daß mitunter „alte, blühbare, fünfzeilig beblätterte Epheusprosse an der Spitze in zweizeilige, gelappte übergehen. Goebel<sup>4)</sup> hat nachgewiesen, daß durch das Biegen von Sprossen Ernährungsänderungen, „Umstimmungen“ in denselben eintreten. Die an den gebogenen Sprossachsen stehenden Seitenknospen entwickeln sich anders, als dies sonst der Fall gewesen wäre. Ich konnte beim Epheu die Beobachtung machen, daß auch bei dieser Pflanze eine Veränderung von Blattform und Blattstellung durch Biegen des Sprosses erfolgt, worauf ich noch später zu sprechen kommen werde.

Ich habe in der Görzer Umgebung, am Mte. Valentino und Mte. Santo, die Beobachtung gemacht, daß da an trockenen Stellen im Karst-kalk Epheupflanzen vorkommen, die gar keine gelappten Blätter, sondern nur eiförmige ausbilden. An Exemplaren, die dem NO.-Winde, der Bora besonders exponiert sind, sind die Blattspreiten so schmal, daß die Blattform schon als lanzettlich bezeichnet werden kann. Sie sehen den von Tobler<sup>5)</sup> bei *H. Himalaiensis* abgebildeten Formen sehr ähnlich. Am Wege, der zum Kloster auf dem Mte. Santo führt, kann man in einer Höhe von etwa 500 m vollkommen orthotrope Epheusträucher mit eiförmigen Blättern mitten unter anderen Sträuchern sich aus dem trockenen Karstboden erheben sehen. Sie stehen am Südabhange. am

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, p. 574. — Derselbe, Experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig, 1908.

2) K. Bruhn, Beiträge zur experimentellen Morphologie und zur Biologie und Anatomie der Luftwurzeln, Flora, 101 (1910), p. 42.

3) Goebel, Exper. Morph. d. Pfl., p. 81.

4) Derselbe, Ebenda.

5) Tobler, loc. cit.

Rande eines Bestandes von Eichen und Robinien und haben demgemäß einen Lichtgenuß von bloß  $\frac{1}{3}$ — $\frac{3}{5}$ , sind jedoch vor direkter Bestrahlung nicht geschützt.

Ein Gegenstück zu diesen Standorten fand ich im Eichenwald am Quietto in Istrien. Der Epheu, der aus dem mit Wasser getränkten Lehm-boden an den Eichen emporklettert, bildet hier selbst in der Höhe nur gelappte Blätter aus. Nur an gegen NO. exponierten Bäumen fand ich Epheu, dessen oberste Blätter herzförmig erschienen. Noch eines sehr auffallenden Vorkommens will ich gedenken. An der Straßenmauer zwischen Strugnano und Pirano in Istrien stehen in einer Entfernung von einigen Metern zwei kletternde Epheupflanzen im Fylschboden. Die Lichtverhältnisse sind vollkommen gleich; nördliche Exposition, durch Ölbäume, die am Abhange darüber stehen, sind die beiden Epheupflanzen vor direktem Sonnenlicht geschützt. Die eine Epheupflanze trägt oben herzförmige Blätter und steht im trockenen Boden, die andere trägt durchwegs auffallend tief gelappte Blätter und steht an einer Stelle, wo eine Quelle aus dem Boden kommt.

Es gelang mir auch im Isonzotal zwischen Salcano und Plava, zwei verschieden aussehende Epheupflanzen zu finden, die hinsichtlich ihres Standortes von Interesse sind. Auch diese beiden stehen an der Straßenmauer. Die eine Pflanze ist durch davorstehende Walnußbäume vor direkter Bestrahlung geschützt, ihre Wurzeln werden von einem Bächlein benetzt. Die Blätter dieser Pflanze sind durchwegs stark gelappt. Einige Schritte weiter steht eine andere Epheupflanze, deren Stamm zu den stärksten gehört, die ich je gesehen habe. Der Boden ist hier trocken und die Pflanze ist der Wirkung des direkten Sonnenlichtes in den Mittagsstunden ausgesetzt. Zur Wirkung des direkten Sonnenlichtes addiert sich noch das von der weißen Kalkmauer der Straße wieder-gestrahle Licht. Wie aus dem Bilde (Abb. 1) zu sehen ist, fehlen diesem Epheu heute vollkommen kletternde Sprosse, alle sind orthotrop und tragen eiförmige Blätter. Diese Epheupflanze ist jedoch, wie aus dem Hauptstamme hervorgeht, ursprünglich plagiotrop gewesen und hat dann eine Umstimmung erfahren. Nun finden sich vor dieser Pflanze die stark vermoderten Reste eines Baumstumpfes. Es stand also hier vor Zeiten wohl auch ein Walnußbaum und die Pflanze war der Einwirkung des direkten Sonnenlichtes entzogen. Zu dieser Zeit war der Epheu wohl plagiotrop wie die anderen noch heute unter dem Schatten der Nuß-bäume stehenden. Dann fiel der Walnußbaum und nun kam die Umstimmung für den Epheu.

Es schien mir also aus diesen Beobachtungen hervorzugehen, daß im nur diffusen Licht bei größerer Feuchtigkeit gelappte Blätter, bei geringerer jedoch einfache Blätter beim Epheu zur Ausbildung gelangen, im direktem Sonnenlichte der Epheu orthotrope Sprosse zur Ausbildung bringt, die nur eiförmige Blätter tragen.

Ich habe nun Boden- und Luftfeuchtigkeit an den oben genannten Epheustandorten genauer untersucht. Es zeigte sich da ein gewisser Parallelismus zwischen Feuchtigkeit von Boden und Luft. Die Bestimmung der Bodenfeuchtigkeit erfolgte frühestens 8 Tage nach dem letzten Niederschlag am Standorte. Zu diesem Zwecke wurden gleiche Volumina der Wurzeleerde des Epheus vor und nach dem Exsikzieren gewogen.

Die Feuchtigkeitsbestimmung der Atmosphäre erfolgte mit Hilfe eines Haarhygrometers von Fuess.

Die Resultate sind in der Tabelle 1 auf der nächsten Seite zusammengestellt.

Es bestätigen also diese Untersuchungen die oben vertretene Anschauung, daß *Hedera* an feuchten Standorten gelappte, an trockenen aber nicht gelappte Blätter zur Ausbildung bringt. Am Standorte bei Strugnano mit einer Luftfeuchtigkeit von 46%—43%, welche letztere



Abb. 1. Kletternder Epheustamm an einer Straßenmauer mit nur eiförmigen Blättern.

Größe zur beobachteten Zeit die Luftfeuchtigkeit in der Gegend überhaupt in 1 m über dem Boden entsprach, zeigt der Epheu den normalen Habitus. An der Basis des Stammes bis 46% Feuchtigkeit fanden sich gelappte Blätter, die mit der abnehmenden Luftfeuchtigkeit bei steigender Erhebung über den Erdboden allmählich in einfache übergehen. Am

Tabelle I, betreffend die Boden- und Luftfeuchtigkeit an *Hedera*-Standorten

Datum	Standort	Boden-	Luft-	Blattform	Wuchsform des Sprosses
		feuchtig- keit	feuchtig- keit		
		Prozent			
20. Jänner 3 Uhr nachm.	Nordabhang Mte. Valentin	29.78	45	ungeteilt, elliptisch	orthotrop
20. Februar 2 Uhr nachm.	ebenda	12.8	30	"	"
27. Februar 12 Uhr	ebenda bei Süd- wind	55.44	63	"	"
12. März 2 Uhr nachm.	"	33.10	45	"	"
28. März 1 Uhr nachm.	ebenda bei Nord- wind	9.40	29	"	"
25. Mai 1 Uhr nachm.	"	15.2	36	"	"
20. Juni 3 Uhr nachm.	ebenda	28.17	40.5	"	"
5. Juli 2 Uhr nachm.	ebenda	14.19	30	"	"
5. November 12 Uhr	Eichenwald am Quieto	59.42	71	gelappt	plagiotrop
30. Dezember 12 Uhr	ebenda bei Nord- wind	46.47	66	"	"
31. März 12 Uhr	ebenda bei Süd- wind	71	89.5	"	"
6. Mai 12 Uhr	"	51.3	75.5	"	"
22. Juli 12 Uhr	"	63.45	83.5	"	"
31. Dezember 11 Uhr vorm.	Straßenmauer bei Strugnano	32.5	43—46	undeutl. ge- lappt - herzf.;	"
"	ebenda	43.76	62	deutlich 5 bis 7 lappig	"
20. März 2 Uhr nachm.	Straßenmauer bei Salcano	39.5	45	eiförmig	orthotrop
"	ebenda	62	56	gelappt	plagiotrop
1. Juli 3 Uhr nachm.	ebenda	17.1	32	eiförmig	orthotrop
	ebenda	51.2	47	gelappt	plagiotrop

Standort mit 62% Luftfeuchtigkeit, also da, wo diese bedeutend größer war als allgemein in 1 m über dem Erdboden zur Beobachtungszeit, sind dagegen alle Blätter tief gelappt.

### 3. Beziehungen zwischen der Form und dem anatomischen Aufbau der Blätter von *Hedera*.

Es lag nach obigen Befunden nahe, zu untersuchen, ob die gelappten und nicht gelappten Blätter von *Hedera* nicht auch Verschiedenheiten im anatomischen Aufbau zeigten, ob nicht die in größerer Feuchtigkeit zur Entwicklung gekommenen hygrophilen, die in geringerer Feuchtigkeit entwickelten xerophilen Charakter zeigten. Nordhausen<sup>1)</sup> hat für

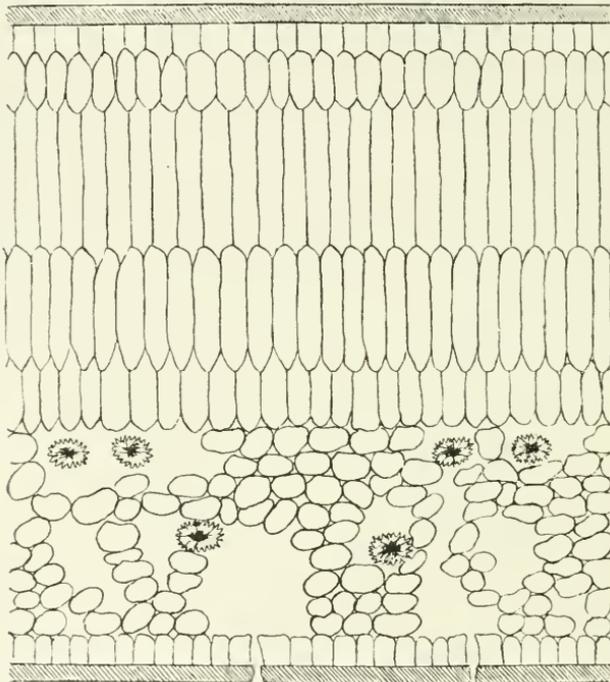


Abb. 2. Anatomie des eiförmigen Eupheublattes mit xerophiler Struktur (Schematisch).

einige Holzgewächse festgestellt, daß die Blätter eines Sprosses von der Basis nach der Spitze des Sprosses hin sich nicht nur in Größe und Form ändern, indem an der Basis gewöhnlich einfache Formen vorherrschen und die Blätter von einem Minimum beginnend nach oben hin an Größe zunehmen, sondern auch in anatomischer Beziehung deutliche Verschiedenheiten zeigen. Nach unten hin herrscht die Tendenz der Ausbildung von „Schattenblattmerkmalen“ (= hygrophile Struktur), während man typische

<sup>1)</sup> Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter, Ber. d. deutsch. botan. Ges., XXX. Bd., pag. 485 ff.

„Sonnenblätter“ (= xerophile Struktur) nur an den oberen Sproßteilen findet. Nordhausen hält den Schattenblattnatur für den primären, da „die ersten Blätter jedes Sprosses selbst bei heller Beleuchtung mehr oder minder den Stempel des Schattenblattes tragen“. Die Anschauung würde für *Hedera* jedoch nicht stimmen, falls die gelappten Blätter tatsächlich hygrophile, die einfachen dagegen xerophile Struktur besäßen, da ja bei *Hedera* die primären Blätter nicht gelappt sind. Schon äußerlich betrachtet, erscheinen die ungelappten Blätter von *Hedera* von

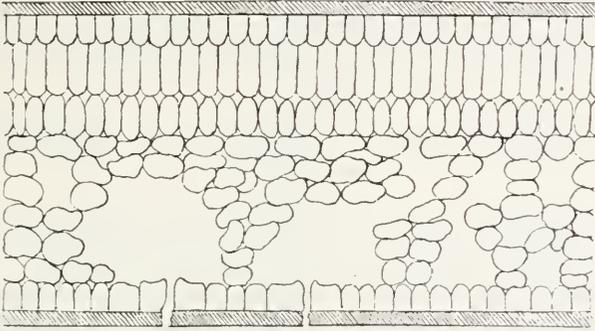


Abb. 3. Anatomie des gelappten Epeublattes mit hygrophiler Struktur (Schematisch).

derber, lederiger Beschaffenheit mit stark glänzender Oberseite, die gelappten dagegen viel zarter, dünner, mit matter Oberseite. Die anatomische Untersuchung hat es vollends bewiesen, daß die ungelappten Blätter xerophil, die gelappten aber hygrophilen Bau besitzen. Abb. 2 zeigt den



Abb. 4. Nervatur des eiförmigen Epeublattes.

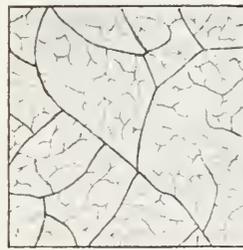


Abb. 5. Nervatur des gelappten Epeublattes.

Querschnitt durch ein eiförmiges Blatt von *Hedera* vom Mte. Valentin. Das mächtig entwickelte Pallisadengewebe besteht aus 4 Zellschichten. Die Zellen der 2. und 3. Zellschichte sind stark verlängert, Schleimzellen kommen reichlich vor, besonders im Schwammparenchym. Es ist dies die typische xerophile Struktur<sup>1)</sup>. Abb. 3 zeigt die Anatomie eines ge-

<sup>1)</sup> Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1908, pag. 8 ff.

lappten Blattes. Das Pallisadengewebe besteht hier aus nur zwei Zellschichten, deren Elemente verkürzt und gegeneinander hin abgerundet erscheinen. Schleimzellen finden sich nur selten vor. Der Durchmesser des Querschnittes des eiförmigen Blattes ist nahezu doppelt so groß als der des gelappten. Es ist also das gelappte Blatt von hygrophilem Aufbau. Abb. 4 und 5 zeigen an gleich großen Flächenstücken die Nervatur eines eiförmigen, bzw. eines gelappten Blattes. Es sind also die Maschen der Nerven im eiförmigen Blatt viel enger als im gelappten, wodurch auch wieder ersteres als xerophiler, letzterer als hygrophiler Typus charakterisiert wird. Die Zellen der Epidermis sind im gelappten Blatt größer als im eiförmigen, desgleichen die Spaltöffnungen an der Blattoberseite, jedoch konnte ich hinsichtlich der Zahl der Spaltöffnungen keinen größeren Unterschied finden.

#### 4. Die Transpirationsgröße gelappter und eiförmiger Blätter von *Hedera*.

Ich ging jetzt an die Untersuchung der Transpirationsgröße der hygrophilen gelappten und der xerophilen nicht gelappten Blätter, unter gleichen äußeren Verhältnissen. Zu diesem Zwecke wurden gelappte und eiförmige Blätter von ungefähr gleichem Gewichte mit Gummi arabicum überzogen und nur ein auf allen Blattunterseiten gleich großes Fenster für die Transpiration an der Basis der Blattspreite freigelassen. Die transpirierende Fläche war also in allen Fällen gleich groß und befand sich an der gleichen Stelle. Der Gewichtsverlust des Blattes durch Wasserabgabe wurde bei Luftfeuchtigkeit und im Exsikkator, ferner im bloß diffusen und im Sonnenlichte beobachtet<sup>1)</sup>. In der folgenden Tabelle sind die hiebei erhaltenen Resultate zusammengefaßt. Ich habe in der nachstehenden Tabelle 2 jene gelappten und eiförmigen Blätter, deren Transpiration gleichzeitig beobachtet wurde, gegenübergestellt.

Es ergibt sich also aus der Tabelle, daß die gelappten Blätter durchwegs auf gleichen Flächen und unter sonst gleichen Verhältnissen eine größere Transpiration als die eiförmigen Blätter aufweisen. Bei einem einzigen Versuche, die Blätter hatten im Dunkeln gestanden, war der Unterschied im Gewichtsverlust zwischen den gelappten und den eiförmigen Blättern = 0, bei zwei Versuchen im diffusen Licht = 0·001 g, in allen anderen Fällen größer, in einem Falle betrug der Gewichtsverlust des gelappten Blattes doppelt so viel als der des eiförmigen. Die Verhältniszahlen der Wasserabgabe eiförmiger und gelappter Blätter nähern sich häufig den Werten 3 : 4, 4 : 5. Im Sonnenlicht wuchs der Unterschied in der Wasserabgabe zwischen eiförmigen und gelappten Blättern ganz erheblich im Vergleich zu demselben im diffusen Lichte. Das Minimum im Unterschiede betrug hier 0·002 g, in allen anderen Fällen war es größer. Der Wasserverlust der gelappten Blätter war im Sonnenlichte doppelt bis fünfmal so groß als der der eiförmigen. Meist wurde das Verhältnis 1 : 2 beobachtet.

<sup>1)</sup> Diese Untersuchungen sowie die folgenden Versuche über Saugung wurden von mir in der k. k. chemisch-landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Görz durchgeführt. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, indem ich der Direktion dieser Anstalt für die Überlassung der nötigen Apparate meinen Dank ausspreche.

Tabelle 2, betreffend die Transpirationsgröße von *Hedera*-Blättern.

Feuchtigkeit	Wärme	Beleuchtung	B l a t t f o r m :				Dauer des Versuches
			eiförmig		gelappt		
			Gewicht des Blattes	Gewichtsverlust	Gewicht des Blattes	Gewichtsverlust	
%	Grad	G r a m m					
60	22	diffus. L.	0·577	0·008	0·577	0·010	1 Stunde
66	22	"	1·179	0·013	1·168	0·019	2 St. 20 Min.
70	21	"	0·570	0·025	0·566	0·040	14 Stunden
64	21	"	0·414	0·015	0·408	0·021	15 "
64	21·5	—		0·005		0·005	5 "
59	19·5	—		0·012		0·016	12 "
76	19·5	diffus. L.		0·006		0·008	15 "
51	22	"	0·599	0·010	0·606	0·018	5 "
57	22	"		0·009		0·014	3 "
57	22	"		0·026		0·060	16 "
74	20	"	0·299	0·010	0·244	0·014	10 "
74	20	"		0·008		0·009	15 "
74	20	"	0·240	0·004	0·270	0·005	5 "
59	19·5	"		0·010		0·017	12 "
59	20	"		0·006		0·012	12 "
41	31	dir. Sonnl.	0·469	0·005	0·559	0·013	5 Minuten
41	31	"		0·008		0·020	15 "
41	31	"		0·004		0·019	30 "
41	31	"		0·003		0·005	50 "
56	22	diff. L.		0·021		0·042	17 Stunden
41	31	dir. S.		0·141		0·287	1 "
60	22	diff. L.		0·000		0·004	5 "
41	31	dir. S.	0·660	0·005	0·650	0·013	5 Minuten
				0·008		0·020	15 "
				0·004		0·019	35 "
				0·003		0·005	50 "
				0·021		0·042	17 Stunden
61	20	—		0·141		0·287	1 "
43	30·5	dir. S.		0·022		0·033	8 "
43	30·5	"		0·011		0·017	5 "
43	30·5	"		0·038		0·081	3 "
	21	diff. L.		0·017		0·020	6 "
	21	"		0·006		0·021	3 "
	21	"		0·035		0·048	14 "
	21	"	1·507	0·019	1·500	0·036	6 "
	21	"		0·048		0·099	18 "
	21·5	"		0·056		0·097	18 "
	21·5	"		0·024		0·045	9 "
	21·5	"		0·032		0·044	14 "
	20·5	"		0·068		0·163	24 "
	19·5	"	1·460	0·035	1·509	0·078	20 "
	19·5	"		0·030		0·064	22 "
	32	dir. S.		0·172		0·363	2 "
	32	"		0·089		0·305	1 "
	31·5	"	1·633	0·075	1·599	0·300	45 Minuten
	31·5	"		0·094		0·459	1 St. 30 Min.
	32	"	0·574	0·071	0·603	0·299	1 " 20 "
	32	"		0·061		0·237	1 " 20 "

Im Exsikkator betrug bei diffuser Beleuchtung die geringste Differenz im Gewichtsverlust beider Blattformen 0·003 g; meist war der Gewichtsverlust der hygrophilen 2—3 mal so groß als der der Xerophilen. Es ergibt sich also das Verhältnis der Gewichtsverluste infolge Transpiration 1 : 2 bis 1 : 3. Am größten war die Verlustdifferenz im Exsikkator bei Sonnenlicht; die geringste war hier 0·023 g. Die Wasserabgabe der gelappten Blätter war 4—5 mal so groß als die der eiförmigen, also Verhältnis 1 : 4 bis 1 : 5.

Es erscheint durch diese Versuche bewiesen, daß bei Verminderung der Luftfeuchtigkeit die Transpirationsgröße bei den gelappten Blättern stärker wächst als bei den nicht gelappten, besonders empfindlich erscheinen die gelappten Blätter gegen direkte Bestrahlung. Am meisten schnell die Transpirationsgröße des gelappten Blattes in die Höhe, wenn beide Faktoren, Lufttrockenheit und Sonnenlicht gleichzeitig auf das Blatt einwirken. Es stellt also in trockener Luft und bei direkter Bestrahlung durch die Sonne das nicht gelappte Blatt von *Hedera* die günstigere Form des Blattes dar. Das Fehlen von gelappten Blättern an Epheupflanzen trockener Standorte im Karste, das Vorkommen bloß gelappter an feuchten Standorten, im diffusen Licht erscheint als eine Anpassung an klimatische Verhältnisse. Es sind also Schatten-, bzw. Sonnenblätter, solche Blätter, welche eine stärkere, bzw. geringere Steigerung der Transpiration durch direkte Bestrahlung erfahren, also Schattenblatt = hygrophile, Sonnenblatt = xerophile Blattform.

## 5. Die Saugkraft plagiotroper und orthotroper Epheusprosse.

Ich habe die Saugkraft von je einem plagiotropen und einem orthotropen Sprosse, die annähernd gleich stark waren und die gleiche Zahl gleich großer Blätter trugen, untersucht. Zu diesen Versuchen benützte ich zweihalsige Woulffsche Flaschen. In den einen Hals einer mit 2‰ Nährstofflösung gefüllten Flasche tauchte der beblätterte Sproß von *Hedera*, in den anderen eine kubizierte Röhre; für einen dichten Verschuß der Flaschenhälse war durch Kautschukstopfen und Wachsüberzug gesorgt. In Parallelversuchen wurden immer je ein plagiotroper und ein orthotroper Sproß hinsichtlich ihrer Saugkraft verglichen. Die Größe der Wassersaugung zeigte sich im Sinken des Wassers in der kubizierten Röhre, die am Anfang des Versuches bis zu einer bestimmten Höhe gefüllt war. Die Verdunstung des Wassers in der Röhre wurde durch Ölabschluß verhindert. Die Versuchsergebnisse im diffusen Lichte zeigten nun nichts Unerwartetes. Der größeren Transpiration der gelappten Blätter der plagiotropen Sprosse entsprechend, war auch die Wassersaugung der plagiotropen Sprosse eine größere als die der orthotropen. Dann machte ich aber auch Versuche im Sonnenlicht. Beim Besehen des Versuchsergebnisses glaubte ich es anfänglich mit einem Versuchsfehler zu tun zu haben. Erst nachdem ich mehr als zehnmal mit der peinlichsten Sorgfalt den Versuch wiederholt hatte, mit Sprossen, die genau denselben Durchmesser hatten, und vor allem, nachdem ich die gleichen Sprosse abwechselnd in diffuses und in direktes Sonnenlicht gebracht hatte, erkannte ich, daß hier kein Versuchsfehler vorliegen könne. Es ergab sich immer wieder: In den plagiotropen Sprossen fand

Tabelle 3, die Größe der Wassersaugung von *Hedera*-Sprossen angehend.

## A. Bei Luftfeuchtigkeit:

Wärme Grade	Feuchtig- keit Prozente	Beleuchtung	Blattzahl	Saugungsgröße		Zeitdauer des Versuches Stunden
				plagiotroper Sproß	orthotroper Sproß	
				cm <sup>3</sup>		
17	60	—	12	7	5	12
19	65	diffus. Licht	12	4	3	5
21·5	61	"	12	5	3·5	6
20·5	60	teilweise	6	5·5	4	24
19	65	diffus. Licht				
25	32	teilw. kein L.	6	4	3·2	15
26	30	dir. Sonnenl.	10	0	9	2
26	35	"	10	0	7	3
20	64	"	12	0	10	2
20	64	diffus. Licht	12	4	6	1
21	61	"	12	10	8	4
26·5	33	"	6	4·5	1	12
26·5	31	dir. Sonnenl.	6	0	7	2
		"	6	0·5	12	4

## B. Im Exsikkator:

21	—	diffus. Licht und kein L.	5	8	2·5	30
21	—	"	6	7·5	3·5	24
20·5	—	diffus. Licht	6	4·7	2	10
22	—	"	10	5·5	2	8
22	—	"	10	4	1·5	6
21·5	—	"	12	6·5	3·5	12
22	—	diffus. Licht und kein L.	12	10	5·3	24

## C. Im absolut feuchten Raume:

22	100	diffus. Licht und kein L.	6	1	1·3	48
22	100	"	6	1·4	1·2	60
21	100	"	10	1	1·2	60
21	100	"	10	0·5	0	24

Die Versuche, die mit den gleichen Sprossen durchgeführt wurden, sind in der Tabelle durch Klammern verbunden worden.

im Sonnenlichte keine Saugung statt, während in den orthotropen diese eine Steigerung im Vergleich zum Verhalten im diffusen Lichte erfuhr. Die Transpiration jedoch ging in den Blättern der plagiotropen Sprosse weiter vor sich, was sich darin äußerte, daß die Blätter sehr bald schlaff wurden. Ich brachte dann die Parallelversuche in den Exsikkator über Chlorkalzium. Hier verhielten sich im allgemeinen die Sprosse wie bei Luftfeuchtigkeit im diffusen Lichte, der plagiotrope Sproß saugte stärker als der orthotrope. In der voranstehenden Tabelle 3 sind einige dieser Versuchsergebnisse zusammengestellt.

Es erscheint also bei Verringerung der Luftfeuchtigkeit im diffusen Lichte die Wassersaugung der Epheusprosse erhöht, und zwar der stärker gesteigerten Transpiration gelappter Blätter am plagiotropen Sprosse parallel die Wassersaugung dieser Sprosse stärker gesteigert als die der orthotropen. Das Verhalten der plagiotropen Sprosse im Sonnenlichte kann nur auf einer Wirkung der direkten Bestrahlung der Blätter beruhen.

Das eiförmige, xerophile *Hedera*-Blatt vermag einen Teil des einstrahlenden Lichtes an seiner glatten, glänzenden Blattoberseite zu reflektieren und das mächtige Pallisadengewebe wirkt als Lichtschirm und schützt so das Verdauungsgewebe vor Überhitzung, gegen welche das gelappte, hygrophile Blatt wehrlos ist. Es erscheint uns so die Bedeutung der xerophilen Struktur der Sonnenblätter in einem neuen Lichte. Durch Erhitzung tritt Plasmolyse ein, welche eine Veränderung der Plasmahaut in ihrem osmotischen Verhalten bedingt. Hat die Bestrahlung nicht zu lange gedauert, so stellt sich nach einiger Zeit der normale, semipermeable Zustand der Plasmahaut wieder ein, der die Saugung des Wassers bedingt.

In diffuses Licht aus dem Sonnenlicht gebracht, saugen die plagiotropen Sprosse wieder. Durch zu lange Bestrahlung wird jedoch die Kontraktion der Plasmahaut irreversibel, die Endosmose hört auf; zu lange besonnte plagiotrope Sprosse saugen, ins diffuse Licht gebracht, nicht wieder. Diese Beobachtungen scheinen mir ein Beweis dafür zu sein, daß in den Sproßenden die lebende Zellhaut die wasserbewegende Kraft ist.

Es erscheint so begreiflich, daß *Hedera* im direkten Sonnenlichte keine plagiotropen Sprosse zur Entwicklung bringt.

## 6. Der anatomische Aufbau plagiotroper und orthotroper Epheusprosse.

Westermayer und Ambronn<sup>1)</sup> haben gefunden, daß Schling- und Kletterpflanzen größere Gefäßquerschnitte haben als orthotrope Arten derselben Gattung. Nur *Hedera* und *Hoya carnososa* zeigen nach ihnen enge Gefäße. Tafel VII, Fig. 1, zeigt ein Stück vom Stammquerschnitt eines plagiotropen, Fig. 2 das eines orthotropen *Hedera*-Sprosses im zweiten Jahre. Es ist klar, daß ein Unterschied in den Gefäßweiten und in der Zahl der Gefäße besteht. Die Durchmesser der Gefäße des plagio-

<sup>1)</sup> Westermayer u. Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur von Schling- und Kletterpflanzen, Flora, 81, pag. 418.

tropen Sprosses sind größer als die des orthotropen. Im Minimum wurden gemessen: 1·9 und 4·8  $\mu$ ; im Maximum für den plagiotropen Sproß: 20·9 und 29·3  $\mu$ ; für den orthotropen: 16·13 und 17·7  $\mu$ . Tafel VII, Fig. 3 und 4 stellen je eine Partie aus den gleichen Präparaten, die oben verwendet wurden, bei stärkerer Vergrößerung photographiert dar. (Objektiv 5 gegen Objektiv 3 bei obigen Bildern, beidemale Okular 4.) Daß im orthotropen Sproß die Gefäße stark gegen die mechanischen Elemente in den Hintergrund treten, ist ja einleuchtend. Auch die Längenausdehnung der Markstrahlen ist im plagiotropen Epheustamme eine größere (37  $\mu$ —222  $\mu$ ) als im orthotropen (35  $\mu$ —92  $\mu$ ), wie dies Westermayer und Ambronn<sup>1)</sup> für Schling- und Kletterpflanzen angeben. Dieser Befund erscheint mit Rücksicht auf Janse's<sup>2)</sup> Anschauung, daß wir in den Markstrahlen Pumpwerke zur Hebung der Wassersäulen im Holzkörper zu sehen haben, von Interesse. Es entspricht der Zweckmäßigkeit, daß in plagiotropen Sprossen mit größeren Internodien die Markstrahlen eine größere Längenausdehnung besitzen als in den orthotropen. Der hydrodynamische Druck in den Gefäßen des plagiotropen Epheus sprosses ist also ein größeres als in den Gefäßen des orthotropen, die Wasserleitung ist dort eine raschere. Die Entwicklung der gelappten Blätter am plagiotropen Sprosse erfolgt infolge des höheren Wasserdruckes und der rascheren Wasserleitung unter höherer Turgorspannung, die osmotische Bewegung ist eine raschere als in nicht gelappten Blatte am orthotropen Sprosse. Zufolge der rascheren Wasserbewegung im plagiotropen Sprosse werden aber auch in gleichen Zeiten dem wachsenden Blatte an diesem Sprosse mehr Bodensalze zugeführt, als dem am orthotropen Sprosse wachsenden.

Auch wird unter sonst gleichen äußeren Bedingungen die Salzkonzentration des Zellsaftes in den gelappten Blättern eine höhere sein als in den eiförmigen, was sich auch als Steigerung des osmotischen Druckes im gelappten Blatte äußert.

## 7. Kulturversuche mit orthotropen *Hedera*-Sprossen.

Wir sind in der Lage, die Spannung in einem wachsendem Gewebe durch Veränderung der Transpiration, das heißt, durch Veränderung der Luftfeuchtigkeit zu ändern. v. Wiesner<sup>3)</sup> hat durch Kultur im absolut feuchten Raum Formänderungen an Pflanzen erzielt. Ich habe orthotrope Sprosse mit xerophilen Blättern (Abb. 6) Mitte Oktober in absolut feuchten Raum gebracht und darin überwintern lassen. Die Sprosse tauchten in 2‰ Knopsche Lösung. Nachdem sie nach 1 bis 2 Monaten sich völlig entlaubt hatten, kamen anfangs März Blätter zur Ausbildung, die von ausgesprochen hygrophiler Struktur auch eine deutliche Tendenz zur Lappenbildung zeigten (Abb. 7). In Parallelversuchen, wo die Sprosse in 2‰ Nährlösung bei unveränderter Luftfeuchtigkeit (60—70%) über Winter standen, trat die Entlaubung erst mit dem neuen

<sup>1)</sup> Westermayer u. Ambronn, loc. cit.

<sup>2)</sup> J. M. Janse, Der aufsteigende Strom in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., LII. Bd., pag. 509 ff., 1913.

<sup>3)</sup> v. Wiesner, Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raum und im Dunkeln. Berichte d. deutsch. bot. Ges., 1891, IX., 2.

Blattwuchs im Frühjahr ein, die neuen Blätter zeigten eine zartere, hygrophile Beschaffenheit, in ihrer Form waren sie breiter geworden, jedoch ohne Lappenbildung. Es ist, wie ich glaube, ein einwandfreier Schluß, die Formänderung der Blätter im absolut feuchten Raum, auf die erhöhte osmotische Spannung im wachsenden Blattgewebe zurückzuführen. Ich habe dann orthotrope *Hedera*-Sprosse Ende Februar, also kurz vor dem Neutriebe geschnitten und in absolut feuchten Raum gebracht. Die Laubablösung erfolgte auch hier viel rascher als in Parallelversuchen, der anatomische Bau war entschieden hygrophil, die Formänderung der Blätter zeigte sich aber nur darin, daß sie lang ausgezogene Spitzen und eine unregelmäßige Wellung des Randes aufwiesen, einige



Abb. 6. Orthotroper *Hedera*-Sproß, der zu Kulturversuchen im absolut feuchten Raum verwendet wurde.

wenige Blätter hatten kleine Spitzen am Rande. Durchwegs war die Wachstumsgeschwindigkeit der Blätter im absolut feuchten Raum eine größere als in unveränderter Luftfeuchtigkeit. Ich glaube, daß die Wachstumsgeschwindigkeit lebender Gewebe überhaupt von größerer Bedeutung für die Form des werdenden Organes ist, als man gewöhnlich annimmt.

Daß zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Form des Epheublattes eine Relation besteht, scheint mir auch aus den Beobachtungen über die Wirkung der Krümmung an Epheusprossen hervorzugehen. Au

feuchten Standorten mit diffuser Beleuchtung wird *Hedera*, auf der Mauerhöhe angelangt, nicht orthotrop, sondern wächst mit plagiotropen Sprossen weiter. Zufolge der Lastkrümmung hängen diese Sprosse auf der anderen Seite der Mauer herab. Nun tragen diese herabhängenden Sproßenden wieder deutlich gelappte Blätter in einer Höhe der Mauer, wo die empor-kletternden Sprosse bereits ungelappte Blätter tragen. Da beide Seiten des Sprosses, konkave und konvexe, sich gleich verhalten, so ist an eine Hemmung des Saftstromes einerseits, des Transportes der Assimilate andererseits nicht zu denken. Solche Störungen können doch nur durch eine wirkliche Knickung des Sprosses erfolgen. Ich habe mir diesbezüglich folgende Anschauung gebildet: In einem nach abwärts gebogenen Sprosse muß sich zur Saugwirkung des Sprosses auf das Wasser in den



Abb. 7. Orthotroper Sproß von *Hedera* mit Blättern, die im absolut feuchten Raum zur Entwicklung kamen.

Gefäßen die der Schwere des Wassers addieren. Es wird also die Wasserbewegung im herabhängenden Sproßteile eine raschere sein als im aufgerichteten. Wie die Geschwindigkeit des Wasserstromes, wächst auch der hydrodynamische Druck mit der Entfernung von der Biegungsstelle, die hier zur Ausbildung kommenden Blätter wachsen bei höherem osmotischen Druck. Es werden so Verhältnisse geschaffen, die sich am aufgerichteten Sproßteile viel tiefer befinden als am herabhängenden. Die Folge davon ist, daß die Blattform am nach abwärts gebogenen

Sproßteil der Form der Blätter, wie sie tief unten am emporkletternden Sproßteil sich findet, gleicht.

Späth<sup>1)</sup> und Potonié haben an verschiedenen Laubhölzern die Beobachtung gemacht, daß schnell gewachsene Blätter eine andere Form annehmen als langsam gewachsene. So tragen Stockausschläge von Linden, Pappeln gelappte Blätter. Den wenigen Sprossen steht die wasser- versorgende Kraft des ganzen Wurzelwerkes zur Verfügung und das Wachstum ist infolgedessen ein rasches. Sowie für *Populus alba* konnte Potonié stets auch für *Gingko biloba* konstatieren, daß die schnell gewachsenen Sprosse gelappte, die langsam gewachsenen ungelappte Blätter besitzen. Das gleiche läßt sich nach der vorliegenden Untersuchung auch für *Hedera* konstatieren. Nach Potonié<sup>2)</sup> werden, je tiefer wir in der Stammesgeschichte der Pflanzen hinabsteigen, desto schmaler und zerteilter im allgemeinen die Blattformen. Das Auftreten großflächiger, ungeteilter Blattspreiten stellt sich nach Potonié im ganzen als eine spätere Errungenschaft der Pflanzenwelt dar. Das Auftreten von gelappten, geteilten Blättern an Pflanzen der Jetztzeit deutet Potonié als Atavismen infolge von schnellem Wachstum. Mindestens ebenso berechtigt erscheint mir jedoch die Auffassung, daß durch ähnliche äußere Faktoren heute wie in der Vorzeit ähnliche Blattformen zustande kommen, daß die Form eines Organs eine Funktion seiner Wachstumsgeschwindigkeit sei. Analogien finden sich im Bereiche der anorganischen Natur. Rasche Kristallisation führt zur Bildung von Skelettkristallen. Beim Blattwachstum äußert sich die Wachstumsgeschwindigkeit in einer stärkeren oder schwächeren Entwicklung der vom Hauptnerv ausgehenden Seitennerven und gesteigertes Wachstum in der Richtung der letzteren führt zur Gliederung der Blattspreite.

### Zusammenfassung.

1. *Hedera Helix* bildet an feuchten Standorten gelappte, an trockenen eiförmige Blätter aus. An ein und derselben Pflanze sind die Blätter in größerer Feuchtigkeit über dem Boden gelappt, höher oben in trockener Luft gehen sie in ungelappte über. In Lufttrockenheit, an sonnigen Standorten kommen orthotrope Sprosse mit eiförmigen Blättern zur Ausbildung. An trockenen Standorten wächst *Hedera* strauchförmig, orthotrop vom Boden aus.

2. Der anatomische Bau der gelappten *Hedera*-Blätter zeigt hygrophilen, der der eiförmigen xerophilen Charakter.

3. Unter gleichen Verhältnissen transpirieren die gelappten Blätter von *Hedera* stärker als die ungelappten.

4. Die Wassersaugung der plagiotropen *Hedera*-Sprosse ist im diffusen Lichte eine größere als die der orthotropen. Im direkten Sonnenlichte stellen die plagiotropen *Hedera*-Sprosse trotz gesteigerter Transpiration die Wassersaugung ein.

<sup>1)</sup> H. Späth, Der Johannistrieb. Berlin 1912.

<sup>2)</sup> H. Potonié, Atavismen bedingt durch schnelles Wachstum. Nat. Wochenschr., 38, 1912.

<sup>3)</sup> Derselbe, Morphologie, 2. Aufl., p. 132 ff.

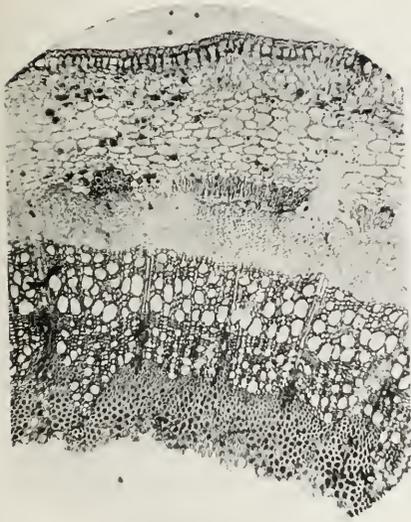


Fig. 1

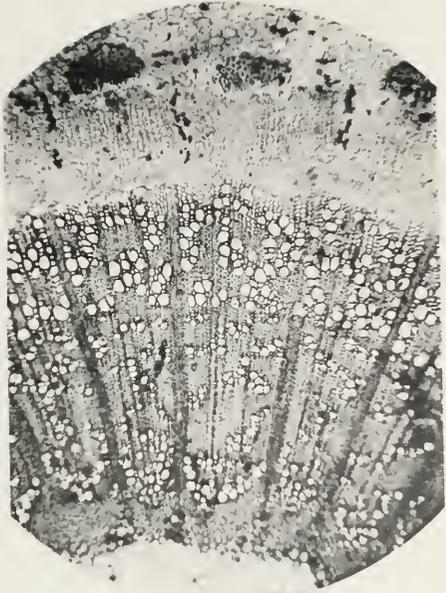


Fig. 2

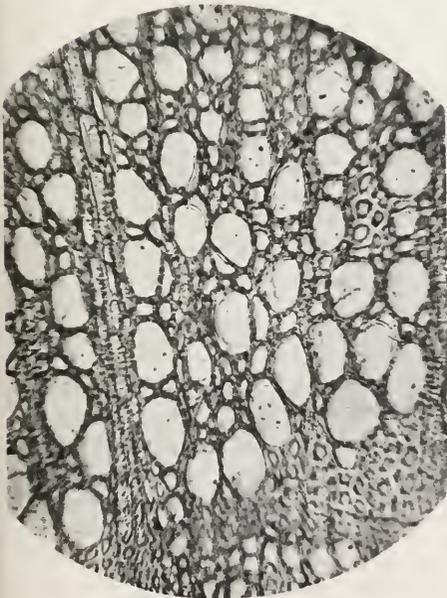


Fig. 3

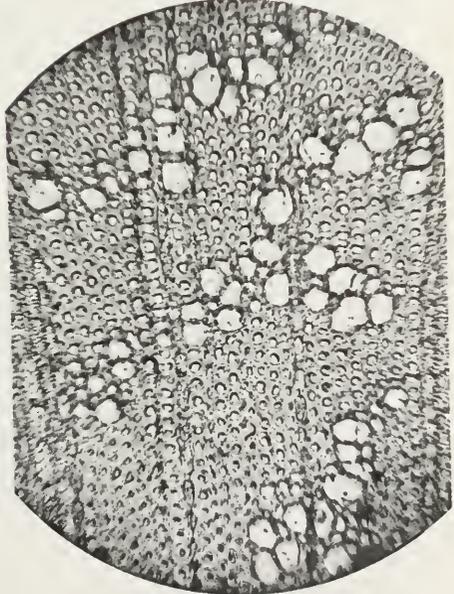


Fig. 4



5. Die Weite der Gefäße ist in den plagiotropen Sprossen eine größere als in den orthotropen. Die Markstrahlen der plagiotropen Sprosse haben eine größere Längenausdehnung als die der orthotropen.

6. Im absolut feuchten Raum kommen an orthotropen Sprossen nach Abstoßung der eiförmigen Blätter Blätter mit Einschnitten in der Spreite zur Entwicklung. Das Wachstum ist im absolut feuchten Raum ein rascheres als bei geringerer, unveränderter Luftfeuchtigkeit.

7. Die Form des Blattes wird als eine Funktion der Wachstumsgeschwindigkeit betrachtet.

#### Erklärung der Tafel VII.

Fig. 1. Querschnitt durch einen plagiotropen *Hedera*-Stamm.

Fig. 2. Querschnitt durch einen orthotropen *Hedera*-Stamm.

Fig. 3. Partie aus dem Präparate der Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 4. Partie aus dem Präparate der Fig. 2 bei stärkerer Vergrößerung.

Aus dem Pharmakognostischen Institut der Universität Wien (Vorstand: Hofrat Professor Dr. J. Moeller), Nr. 33.

## Sonnen- und Schattenblätter bei *Asarum europaeum* L.

Von Ernst Kratzmann (Wien).

(Mit 4 Textabbildungen.)

Anfang September 1913 fand ich auf einer Wiese unweit der Westbahnstation Weidlingau-Wurzbachtal eine Anzahl dicht beisammen stehender Individuen von *Asarum europaeum* L. — mitten in vollstem Sonnenschein. Die Pflanzen waren anscheinend gut entwickelt, nur war die Farbe nicht jenes gewisse satte Dunkelgrün, das für *Asarum* so charakterisch ist. Ich nahm einige Blätter zur späteren Untersuchung mit und fixierte sie in Alkohol.

Bei einer gelegentlichen Prüfung dieses Materiales und einem Vergleich mit normal in Waldschatten erwachsenen Blättern stellten sich nun ziemlich ansehnliche anatomische Unterschiede zwischen den zwei Blattarten heraus, die im folgenden des näheren beschrieben werden sollen.

Die recht umfangreiche Literatur über Sonnen- und Schattenblätter berichtet nichts über *Asarum europaeum*. Der früher erwähnte Fund ist eben auch bloß ein reiner Zufall, denn es handelte sich wohl nur um einige versprengte Samen, die auf der ausnehmend feuchten Wiese trotz der ungewohnten Lichtintensität zur vollen Entwicklung gelangt waren. An sich hätte der Fund also gar keine Bedeutung; wenn ich trotzdem die Ergebnisse der diesbezüglichen Untersuchung publiziere, so geschieht es nur deswegen, weil er einen neuen Beweis für die außerordentliche Plastizität der Pflanze gegenüber äußeren Einwirkungen darstellt.

Äußerlich wiesen die Sonnen- und Schattenblätter keinen namhaften Unterschied hinsichtlich Größe, Behaarung u. dgl. auf. Auch die Nervatur war ungefähr gleich entwickelt.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [064](#)

Autor(en)/Author(s): Furlani Johannes

Artikel/Article: [Zur Heterophyllie von Hedera Helix L. 153-169](#)