

Über die Sonnen- und Schattenblätter
einiger Bäume.

Von

Tōhei DOI,

Ringakushi, Rigakushi.

Mit 1 Tafel und 4 Textabbildungen.

I. Einleitung.

Seit THOMAS¹⁾ im Jahre 1865 gefunden hatte, dass das Palisadengewebe sich stärker an der Lichtseite der Blätter entwickelt, ist der Einfluss des Lichtes auf die Palisadenausbildung von vielen Forschern beobachtet worden. STAHL²⁾ war der erste, der an den Blättern vieler Laubbäume beobachtet hat, dass sonnige Standorte eine stärkere Entwicklung des Palisadenparenchyms, schattige Standorte eine bessere Ausbildung des Schwammparenchyms hervorrufen.

Er untersuchte in seiner zweiten Arbeit³⁾ den Einfluss des Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter näher und gelangte

1) THOMAS—Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV, 1865, S. 42.)

2) STAHL—Über den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. (Bot. Ztg., Bd. XXXVIII, No. 51, 1880, S. 867.)

3) STAHL—Über den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Sep. Abd. a. d. Zeitschr. f. Naturw. XVI, Jena, 1883.)

zu der Ansicht, dass die Palisadenzellen die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessene Zellform sind. Von diesen Untersuchungen veranlasst, wurden die Sonnen- und Schattenblätter der verschiedenen Holzpflanzen, als deren geeignetstes Beispiel Buchen bekannt sind, von vielen Forschern genauer beobachtet, und die Blätter einer und derselben Pflanze zeigten ähnliche Anpassungen an die Beleuchtung, wie sie nach dem Standorte aufweisen.

Der Zweck dieser Arbeit ist, die Resultate der Beobachtungen zu berichten, wie diese Verhältnisse an unseren Bäumen in einheimischem Klima sich zeigen, und zu untersuchen, ob die von NORDHAUSEN¹⁾ gefundenen Nachwirkungserscheinungen von Sonnen- und Schattenknospen auch bei unseren Holzpflanzen allgemeine Gültigkeit haben. Bei Kryptogamen sind viele Farne und Lebermoose als beste Beispiele bekannt²⁾; da ich aber beide an ein und demselben Individuum sammeln wollte, so war ich genötigt, das Material in Bäumen zu suchen, weil die Pflanzen gut belaubt sein müssen, um an sich selbst Schatten zu bilden. Das Material stammt ausnahmslos aus dem botanischen Garten der Kaiserlichen Universität zu Tokyo.

An dieser Stelle sage ich Herrn PROF. DR. MIYOSHI, durch dessen freundliche Leitung ich meine Untersuchung ausführen konnte, meinen verbindlichsten Dank.

II. Äussere Merkmale.

Im³ allgemeinen unterscheiden sich die Schattenblätter von

1) NORDHAUSEN—Über Sonnen- u. Schattenblätter. (Ber. D. Bot. Ges., 1903, Bd. XXI, S. 30 u. ditto, 1912, Bd. XXX, S. 483.)

2) STAHL (II) l. c. S. 11; ARESCHOUG (Bot. Jahresb., 1897, Bd. XXV. 1, S. 443.)

den Sonnenblättern einer und derselben Pflanze äusserlich durch stärkere Glätte, Dunkelfärbung und geringere Dicke, während die Sonnenblätter braun- oder gelbgrün gefärbt und lederartig sind; sodass man unzweifelhaft die eine von der anderen Form leicht unterscheiden kann, wie z. B. bei *Pasania glabra*, *Thea japonica*, *Fatsia japonica*, *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* etc. An einigen Bäumen dagegen, z. B. bei *Magnolia Kobus*, *Corylus rostrata*, *Illicium Anisatum* etc. sind die Sonnenblätter viel glätter und dunkler als die Schattenblätter. Bei *Cinnamomum Camphora* ist es nicht leicht beide ohne weiteres zu unterscheiden.

Die Dunkelfärbung der Schattenblätter ist durch die Farben der Chlorophyllkörner bedingt, und zwar sind bei Schattenblättern die Chlorophylle tiefgrün gefärbt, während sie bei Sonnenblättern wegen der starken Beleuchtung meist zerstört und gelbgrün sind (Fig. 4, a, b). Häufig sind die Sonnenblätter mit dichteren Haaren bedeckt als die Schattenblätter; z. B. bei *Tilia Miqueliana*, *Elaeagnus macrophylla*. Auch bei Knospen oder bei den jüngsten Blättern (besonders im Herbst) von *Cornus controversa* kann man die im Schatten stehenden von den in der Sonne wachsenden dadurch unterscheiden, dass die Knospenschuppen und die jungen Blätter der Sonnensprossen sehr rot gefärbt sind, aber die im Schatten gar nicht. Gehen wir nun zu der Betrachtung der Flächengestalt über.

Je nach der Beleuchtung nehmen die Blätter verschiedene Stellungen an, um zu starke Insolation zu vermeiden oder volleres Licht zu empfangen.¹⁾

An unseren Laubbäumen kann man die Vertikalstellung des

1) Über die Blattstellungen der Tropengewächse siehe JOHOW (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, S. 288); und über die Blattlage an verschiedenen Standorten vgl. STAHL (II, l. c. S. 25.)

Blattes, aufrecht oder überhängend, nicht sehen; die Sonnenblätter nehmen immer Schrägstellung gegen die Vertikale, und zwar bei *Ilex integra*, *Taonabo japonica* aufwärts und bei *Quercus*-arten, *Thea japonica* etc. abwärts; sie zeigen nämlich ganz das Verhalten der panphotometrischen Spreiten WIESNERS.¹⁾ Im Schatten nehmen die Blätter nicht eine bestimmte Lage an, wohl aber stellen sie ihre Oberfläche senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen Lichtes und gehören zu WIESNER's euphotometrischen Blättern.²⁾

Die Erscheinung, welche STAHL bei Fichte und Weisstanne an hellen und beschatteten Standorten beobachtete, kann man auch bei jedem Individuum von *Taxus baccata* subsp. *cuspidata* klar bemerken, und zwar stehen seine Sonnenblätter rings herum von den Axen ab, während die Schattenblätter sich scheiteln.

JOHOW teilte viele Beispiele von Beugungen und Faltungen der Spreite tropischer Gewächse an sonnigen Standorten mit; wenn diese Erscheinungen auch nicht so ausgezeichnet bei unseren Laubbäumen sind, so kann ich als Beispiele der Beugungen doch auf *Pasania glabra*, *Magnolia Kobus* und *Tilia Miqueliana* hinweisen, deren Sonnenblattspreite sich mulden- oder schalenförmig nach oben beugt; bei ihren Schattenblättern aber sind die Spreiten eben ausgebreitet, um das spärliche Licht so reichlich als möglich empfangen zu können.³⁾ Die Einrollung des Blattrandes nach unten sehen wir beim Sonnenblatt von *Thea japonica*, *Pittosporum Tobira*, deren Schattenblatt aber ungefähr flach aus-

1) WIESNER—Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. (Biol. Centralbl., Bd. XIX, 1899, S. 1.)

2) CZAPER (ÖSTR. B. Z., Bd. XLVIII, 1898, S. 369) beobachtete an *Cirsium eriophorum*, die an sonnigen Standorten wuchsen, den interessanten Fall, dass ihre Sonnenblätter zwei vertikal kammartig aufrecht stehende Reihen von Fiederabschnitten aufweisen, während an Schattenblättern alle Fiederabschnitte transversal gestellt waren.

3) Vgl. WIESNER, l. c. und GAULHOFER (Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXVI, n, 1908, S. 485.)

gebreitet ist. Wir sehen auch den Faltungsunterschied an jungen Blättern von *Cornus controversa*, nämlich ihre jungen Sonnenblätter zeigen bedeutendere Faltungen als die jungen Schattenblätter.

III. Grösse und Dicke.

Das Licht ist auf die Grösse und Dicke des Blattes von grossem Einfluss, die Lichtstärke aber, durch welche die grösste Blattentfaltung veranlasst wird, ist je nach den Arten der Pflanzen sehr verschieden.

SACHS¹⁾ beobachtete schon, dass die Spreiten von Blättern mit Blattstielen gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachstum zurückbleiben, wenn die Beleuchtung sich vermindert; dass es aber in manchen Fällen scheint, als ob mit zunehmender Lichtintensität zuerst eine Steigerung des Flächenwachstums einträte und bei einem gewissen Helligkeitsgrade ein Maximum erreicht sei, um mit noch weiter gesteigerter Helligkeit eine Abnahme der Flächenbildung folgen zu lassen.²⁾

PICK³⁾ hat auf diesen Ausspruch von SACHS sich berufend aus seiner Untersuchung geschlossen, dass das Wachstum der Schattenblätter nach allen Dimensionen zurückbleibe.

DUFOUR⁴⁾ hat dies auch bestätigt, und zwar beobachtete er, dass die dem vollen Sonnenlicht ausgesetzten Pflanzen sich in allen ihren Teilen kräftiger entwickeln als schwach beleuchtete sowohl Umfang als Dicke der Blätter sollen bei jenen beträchtlicher sein. STAHL'S Beobachtung nach übertrafen aber alle Schatten-

1) Ich zitiere aus STAHL l. c. S. 24.

2) Vgl. WIESNER (Bot. Centralbl., Bd. LV, 1893, S. 18.)

3) PICK (Bot. Centralbl., Bd. XI, 1882, No. 11-12.)

4) DUFOUR (Bot. Jahresb., Bd. XV, 1887, I, S. 221, 565.)

blätter die Sonnenblätter derselben Art an Grösse, und so schliesst er: Blattgrösse und Blattdicke sind bis zu einem gewissen Grade umgekehrt proportional. Nach den Beobachtungen anderer Forscher, JOHOW,¹⁾ M'LLROY²⁾ und LINSBAUER,³⁾ waren Sonnenblätter stets kleiner als Schattenblätter, wie bei STAHL.

BURGERSTEIN⁴⁾ hat jedoch bei *Alnus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Acer*, *Syringa*, *Corylus* und *Tilia* das umgekehrte Resultat erhalten, und er schliesst: „Ich habe damit die Beobachtungen von PICK und von DUFOUR verifiziert, und es kann die Angabe von STAHL und von JOHOW, dass Sonnenblätter kleiner als Schattenblätter wären, nur für besondere Fälle richtig sein.“

Ich habe vergleichende Messungen der Spreitengrösse bei Sonnen- und Schattenblättern von verschiedenen Holzpflanzen vorgenommen und das folgende durchschnittliche Resultat erhalten; hierbei wurden jedesmal alle voll entwickelten Blätter von Sonnen- resp. Schattenzweigen desselben Individuums verglichen.

1) l. c., f. 304.

2) M'LLROY (Bot. Jahresb., Bd. XXXIV, II, 1906, S. 485.)

3) LINSBAUER (Beih. z. Bot. Centralbl.) Bd. X, 1901, S. 53.)

4) BURGERSTEIN—Die Transpiration der Pflanzen (Jena, 1904, S. 54.)

	Pflanzen	Sonneubl.		Schattenubl.	
		Länge cm	Breite cm	Länge cm	Breite cm
Immergrün	<i>Pasania glabra</i>	13.0	4.0	18.4	6.0
		38.5 qcm		63.0 qcm	
	<i>Thea japonica</i>	9.0	3.4	10.8	4.2
		16.8 qcm		20.9 qcm	
	<i>Quercus vibrayeana</i>	10.1	2.6	11.2	3.2
	<i>Cinnamomum</i> <i>Camphora</i>	8.7		9.7	
	<i>Myrica rubra</i>	8.4		12.5	
	<i>Taonabo japonica</i>	5.0		7.8	
	<i>Illicium Anisatum</i>	8.7		10.8	
	<i>Ilex latifolia</i>	11.4		12.7	
	<i>Michelia compressa</i>	8.5		9.4	
<i>Taxus baccata</i> subsp. <i>cuspidata</i>	2.1		3.0		
Sommergrün	<i>Tilia Miqueliana</i>	7.4		8.4	
	<i>Magnolia Kobus</i>	10.8		9.7	
		42.0 qcm		25.0 qcm	
	<i>Castanea sativa</i>	14.8		11.8	
	<i>Euptelaea polyandra</i>	17.9		17.5	
	<i>Acer palmatum</i>	4.3		3.9	

Wie obige Tabelle zeigt, waren die Sonnenblätter bei immergrünen Bäumen stets kleiner als die Schattenblätter, während es bei den sommergrünen, mit Ausnahme von *Tilia*, gerade umgekehrt war.

Diejenigen Bäume, welche mehr Schatten vertragen können, haben eine dichtere Krone; im allgemeinen sind bei solchen Pflanzen die Sonnenblätter, meiner Ansicht nach, kleiner als die Schattenblätter. Dagegen sind bei denjenigen Lichtbäumen, deren Ansprüche auf Beleuchtung gross sind und die daher eine dünnere

Krone haben, so dass sie an sich keine tiefen Schatten bilden, die Schattenblätter kleiner als die Sonnenblätter.¹⁾ Als ein typisches Exemplar des ersteren Falles in unserem bot. Garten

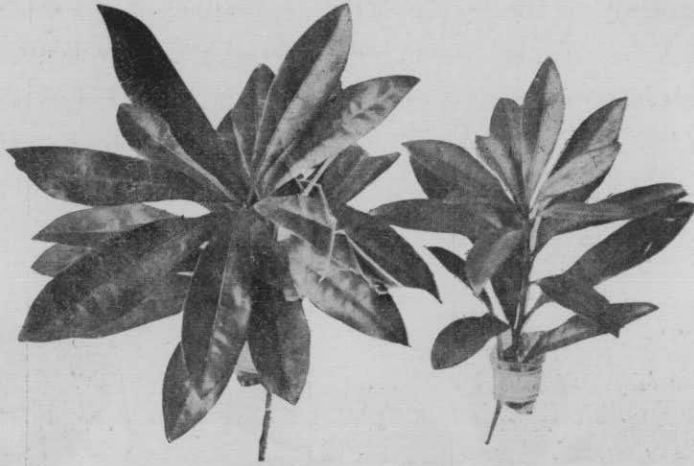


Fig. 1. *Myrica rubra*: rechts—Sonnen-, links—Schattenblätter.

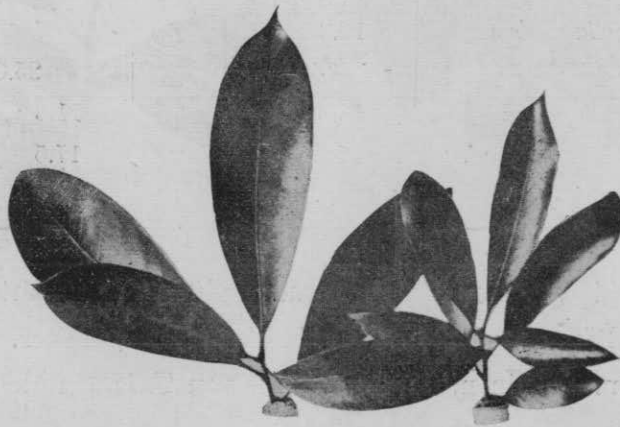


Fig. 2. *Pasania glabra*: rechts—Sonnen-, links—Schattenblätter.

1) Was die Blattstiellänge anbetrifft, so fand ich, dass sie bei Sonnenblättern stets länger als bei Schattenblättern waren.

	Stiellänge in cm	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Tilia</i>	3.16	2.87
<i>Castanea</i>	1.43	0.66
<i>Cinnamomum</i>	2.31	2.19

empfehle ich *Pasania glabra*, deren Sonnenblätter sich von den Schattenblättern sowohl an Grösse als an Aussehen bedeutend unterscheiden (Flächenverhältnis von Sonnenblättern zu Schattenblättern betrug 1 : 1,64) (Fig. 2); als Beispiel des letzteren kann *Magnolia Kobus* dienen, deren Grössenverhältnis zwischen Sonnen- und Schattenformen mit ersteren umgekehrt ist (Flächenverhältnis betrug 1,68 : 1), und deren Blätter im Aussehen so verschieden sind, dass man die Schattenformen sogar für eine andere Art halten könnte (Fig. 3).

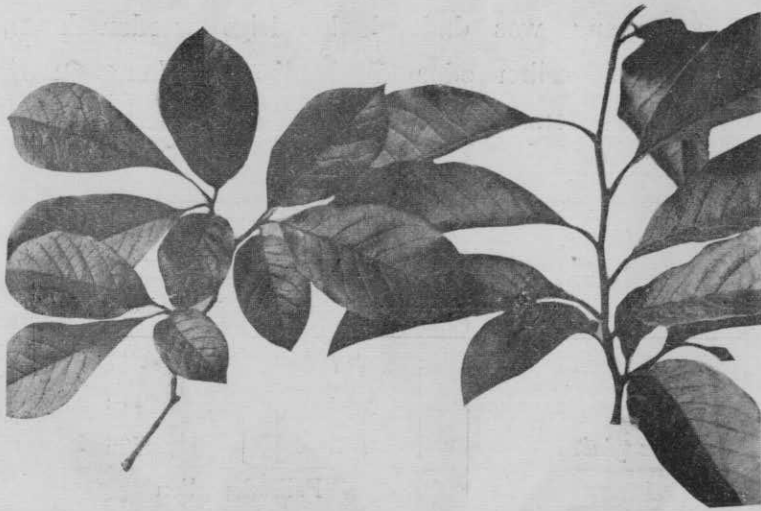


Fig. 3. *Magnolia Kobus*: rechts—Sonnen-, links—Schattenblätter.

Welche Faktoren auf die Flächenausdehnung des Blattes von Einfluss sind, ist wenig bekannt, jedoch ist es zweifellos, dass das Licht und die Feuchtigkeit die Hauptrolle spielen¹⁾; der Wassergehalt des Bodens kann nicht in Betracht kommen, da diese Differenzierung schon bei einer und derselben Pflanze eintritt.

1) Vgl. STAHL l.c., S. 19, 34; WIESNER (Bot. Centralbl. l. c.) und (Ber. d. Bot. Ges. Bd. 12, 1874, S. 81.)

DUFOUR¹⁾ hat die mit starker Beleuchtung verbundene Trockenheit als Grund der reduzierten Blattgrösse betrachtet. KOHL²⁾ beobachtete auch bei *Tropaeolum majus*, dass die Pflanzen in trockener Atmosphäre radial und in feuchter Atmosphäre tangential gestreckte Epidermiszellen erhalten. Es ist aber nicht ganz klar, warum diese Faktoren auf die Grösse und die Dicke des Blattes grossen Einfluss ausüben³⁾; jedoch ist es Tatsache, dass schwächere Beleuchtung die Flächenvergrösserung des Blattgewebes hervorruft, während bei intensiver Beleuchtung die Zellen, insbesondere die Palisadenzellen, sich longitudinal zu strecken bestreben; was dadurch bestätigt werden kann, dass man die Epidermiszellen oder die Palisadenzellen von Sonnenblättern resp. Schattenblättern pro qmm zählt. Demnach habe ich das folgende Resultat erhalten.

Pflanzen	Zahl der Epidermiszellen pro qmm.	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Magnolia Kobus</i>	767	517
<i>Fatsia japonica</i>	1504	1418
<i>Pasania glabra</i>	3263	2725
	Palisadenzellen	
<i>Thea japonica</i>	405	324

Wie die Tabelle zeigt, ist die Epidermis- oder Palisadenzelle von Schattenblättern in Flächenansicht grösser als die von Sonnen-

1) l. c., S. 221.

2) KOHL (Bot. Jahrb., Bd. XIV, 1886, S. 42, 932.)

3) GOEBEL (Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908) behauptet, dass an trocknen, stark beleuchteten Standorten durch die Transpiration und die damit eintretende relative Wasserarmut das Wachstum des Blattes gehemmt werde; in dieser Hinsicht aber ist es schwierig, den Fall der grösseren Entwicklung des Sonnenblattes von z. B. *Magnolia Kobus* zu erklären.

blättern, sogar wenn die ersteren kleiner als die letzteren sind, wie bei *Magnolia* (Fig. 5, a, b); diese Angabe widerspricht also deutlich der von DUFOUR, nach der die Ausdehnung der Epidermiszellen sowohl parallel als auch senkrecht zur Oberfläche des Blattes mit der Stärke der Beleuchtung zunehme. Nicht nur in der Grösse, sondern auch in den Formen der Seitenwände der Epidermiszellen gibt es einen bedeutenden Unterschied; ich habe auffallende Wellungen an den Seitenwänden von *Magnolia* bemerkt, während sie bei Sonnenblättern nur wenig gewellt waren¹⁾ (Fig. 5).

Die Befunde von STAHL²⁾ und von PICK³⁾, nach welchen an sonnigen Standorten dickere Blätter ausgebildet werden als an schattigen, wurden auch von JOHOW⁴⁾, DUFOUR⁵⁾, GÉNEAU⁶⁾, MANGILI⁷⁾, LINSBAUER⁸⁾, HESSELMAN⁹⁾, KRATZMANN¹⁰⁾, L. KNY¹¹⁾ etc. bestätigt. Dasselbe gilt auch nach meiner Beobachtung ausnahmslos bei allen untersuchten Holzpflanzen, wie die Tabelle zeigt.

1) DUFOUR beobachtete, dass die Seitenwände der Oberhautzellen einen um so stärker gewellten Verlauf haben, je schwächer die Beleuchtung war, die Wellungen daher an den Epidermiszellen der Blattunterseite stärker als an denen der Oberseite seien. An Farnen hat auch ARESCHOUG (l.c.) diese Tatsache beobachtet.

2) 3) 4) 5) 8) l. c.

6) GÉNEAU (Bot. Centralbl., Bd. LIV, 1893, S. 19.)

7) MANGILI (Bot. Jahresb., Bd. XXXIII, 1905, Abt. III, S. 102.)

9) HESSELMAN (Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1904, S. 404.)

10) KRATZMANN:—Sonnen- und Schattenblätter bei *Asarum europaeum*, L. (Österr. Bot. Zeitschrift, LXIV. Heft 5. S. 169–174. Mai 1914.)

11) KNY (Text zu den Bot. Wandtafeln, CXIII. u. CXIV, Berlin, 1909.)

Pflanzennamen	Blattdicke ¹⁾ in μ	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Pasania glabra</i>	333	236
<i>Thea japonica</i>	469	362
<i>Quercus vibrayeana</i>	196	170
<i>Fatsia japonica</i>	388	237
<i>Cornus controversa</i>	147	118
<i>Tilia Miqueliana</i>	217	167
<i>Castanea sativa</i>	171	96
<i>Corylus rostrata v. Sieboldiana</i>	176	144
<i>Cinnamomum Camphora</i>	215	185
<i>Magnolia Kobus</i>	198	108
<i>Euptelaea polyandra</i>	125	100
<i>Acer palmatum</i>	105	77
<i>Ilex latifolia</i>	401	285
<i>Michelia compressa</i>	360	269
<i>Elaeagnus macrophylla</i>	303	244
<i>Pittosporum Tobira</i>	458	312
<i>Illicium Anisatum</i>	451	346
<i>Taonabo japonica</i>	572	440
<i>Myrica rubra</i>	280	142
<i>Daphniphyllum macropodium</i>	488	271
<i>Trochodendron aralioides</i>	358	339
<i>Phyllostachys puberula</i>	95	76

Die Düntheit der Schattenblätter ist auch wohl dadurch zu beweisen, dass man das Gewicht von Sonnen- u. Schattenblättern von gleicher Grösse miteinander vergleicht.

1) Unter Blattdicke verstehe ich den Durchmesser des Blattes an solchen Stellen, wo zwischen den beiderseitigen Epidermen nur Assimilationsgewebe entwickelt ist; ich habe sie stets an dem Mittelteile des Blattes gemessen.

Pflanzen	Frischgewicht gleichgrosser Blätter in g.	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Fatsia</i> (ohne Stiele)	41.50	27.00
<i>Cornus</i>	0.98	0.83
<i>Magnolia</i>	0.85	0.55

Wenn wir aber das durchschnittliche Gewicht der Schattenblätter mit dem der Sonnenblätter vergleichen, so sieht man, dass die Gewichtsunterschiede zwischen den beiden bei denjenigen Pflanzen, deren Schattenblätter grösser als die Sonnenblätter sind, wenig gross sind, während sie bei denen, deren erstere kleiner als letztere sind, bedeutend sind.

Pflanzen	Frischgewicht in g.	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Pasania</i>	1.52	1.69
<i>Thea</i>	0.71	1.78
<i>Quercus</i>	0.32	0.35
<i>Tilia</i>	0.74	0.60
<i>Cinnamomum</i>	0.33	0.32
<i>Castanea</i>	0.79	0.39
<i>Magnolia</i>	0.68	0.36

Biologisch betrachtet muss die Dünne des Schattenblattes günstig sein, weil es immer unter der diffusen schwachen Beleuchtung zu assimilieren genötigt ist. Durch Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern hat LINSBAUER gefunden, dass in den meisten Fällen die Schattenblätter einer Pflanze durchsichtiger sind als die zugehörigen Sonnenblätter; dass das

transparenteste Sonnenblatt noch immer dreimal weniger Licht durchliess, als das undurchsichtigste Schattenblatt.

Es ist also wohl anzunehmen, dass die Dünnhheit des Schattenblattes durch Ausdehnung der Zellen der Oberhaut und des Grundgewebes in tangentialer Richtung bei schwächerer Beleuchtung und durch geringere Streckung des Palisadenparenchyms verursacht wird.

IV. Anatomische Merkmale.

Über die anatomischen Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern haben schon STAHL, JOHOW, DUFOUR, LINSBAUER, MANGILI und HESSELMAN eingehend geschrieben, und die von diesen Autoren geschilderten Hauptpunkte bestehen darin, dass der Bau des Sonnen- von dem des Schattenblattes sich am auffallendsten durch die stärkere Ausbildung des Palisadengewebes unterscheidet, welches dichter gebaut und eine geringere Menge Interzellularräume aufweist, während es an dem Schattenblatte schwach gestreckt ist oder zu keiner deutlichen Entwicklung kommt; und ferner, dass die Aussenwand der Epidermiszelle bei den Sonnenblättern stark entwickelt ist. Ein treffliches Beispiel für dieses Verhalten in unseren Holzpflanzen bietet *Magnolia Kobus*, bei deren Schattenblättern die Palisadenzellen sich von den Schwammzellen nicht unterscheiden lassen (Fig. 7). Auch enthalten die Schattenblätter des genannten Baums selbst in den oberen Epidermiszellen nur wenige Chlorophyllkörner, bei Sonnenblättern aber ist das nur auf die unteren Epidermiszellen beschränkt.¹⁾ Im Sonnenblatt von *Tilia Miqueliana* sind die

1) Vgl. STÖHR (Bot. Ztg., Bd. XXXVII, S. 581.) und HABERLANDT (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882, S. 170.)

Oberepidermiszellen hier und da zweischichtig geteilt, während beim Schattenblatt die Oberhaut von einer einfachen Zelllage gebildet ist.

Bei anderen Holzpflanzen, ausser den oben genannten, gibt es keinen spezifischen Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblatt, und zwar unterscheiden sich erstere von letzteren nur durch das dichtere wohlentwickelte Palisadenparenchym (öfters mehr Zelllagen) und dickere Aussenwände der Epidermis, wie die untenstehende Tabelle zeigt.

Pflanzen	Aussenwand der oberen Epid. μ	Obere Epid. μ	Palisaden. μ	Schwamm-parenchym. μ	Untere Epid. μ	Aussenwand der unter. Epid. μ	
<i>Pasania</i>	1) Sonnenbl.	7	24	127(3) ²⁾	148	22	5
	2) S.hattenbl.	5	22	54(2)	132	19	4
<i>Thea</i>	1)	7	19	166	258	12	7
	2)	6	11	81	247	12	5
<i>Quercus</i>	1)	4	19	80	74	15	4
	2)	4	18	67	68	10	3
<i>Fatsia</i>	1)	6	15	132(3)	220	11	4
	2)	4	14	60(2)	144	12	3
<i>Cornus</i>	1)	4	10	70	51	10	2
	2)	2	11	38	50	15	2
<i>Tilia</i>	1)	4	21	77	102	11	2
	2)	3	17	60	73	12	2
<i>Castanea</i>	1)	4	18	68(2)	70	10	1
	2)	3	10	25(1)	50	7	1
<i>Corylus</i>	1)	2	11	58	139	9	1
	2)	2	11	31	90	9	1
<i>Cinnamomum</i>	1)	5	21	112	60	12	5
	2)	5	20	84	63	10	3
<i>Magnolia</i>	1)	4	11	65(2)	102	13	3
	2)	2	13	82	nicht zu trennen	10	1

- 1) Alle Messungen wurden in der Mitte des Blattes genommen.
- 2) Die Nummern bedeuten die Zahlen der Zellschichten.

Pflanzen		Aussenwand der oberen Epid. μ	Obere Epid. μ	Palisaden. μ	Schwamm- parenchym. μ	Untere Epid. μ	Aussenwand der unter. Epid. μ
<i>Euptelaea</i>	1)	3	19	34	54	13	2
	2)	3	14	17	53	11	2
<i>Acer</i>	1)	3	12	35	45	9	1
	2)	3	14	25	28	6	1
<i>Ilex</i>	1)	9	22	150	193	17	9
	2)	8	25	88	143	14	8
<i>Michelia</i>	1)	9	25	140	170	12	4
	2)	6	22	101	126	10	4
<i>Elaeagnus</i>	1)	6	23	98	166	8	2
	2)	4	23	75	130	10	2
<i>Pittosporum</i>	1)	17	33	158	222	12	16
	2)	12	30	82	163	12	13
<i>Illicium</i>	1)	8	16	162	243	17	5
	2)	5	20	93	200	23	5
<i>Taonabo</i>	1)	8	35	132(2)	377	16	4
	2)	6	35	40(1)	338	17	4
<i>Myrica</i>	1)	7	18	100(2)	132	10	5
	2)	3	12	20(1)	95	5	3
<i>Daphniphyllum</i>	1)	10	26	277	152	14	4
	2)	4	18	90	139	10	5
<i>Trochodendron</i>	1)	4	27	118	197	12	6
	2)	3	19	92	200	12	4

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass die Aussenwände der Ober- und Unterepidermiszellen bei den Sonnenblättern der meisten Pflanzen dicker als bei den Schattenblättern derselben Pflanzen sind, während die Palisadenzellen bei Sonnenblättern stets stärker entwickelt und mehr Zelllagen besitzen als bei Schattenblättern. In den Schattenblättern aber ist nicht nur die auffallend schwächere Ausbildung des Palisadengewebes, sondern auch gar keine absolute Zunahme oder sogar eine geringe Abnahme beobachtet worden. Die Epidermiszellen der Sonnenblätter sind bei

den meisten Pflanzen höher als die der Schattenblätter.¹⁾

Nun ist es nicht überflüssig zu überlegen, warum solche anatomische Unterschiede zwischen beiden Formen entstehen. Die stärkere Entwicklung der Aussenwände der Epidermis kann deutlich als Schutz gegen zu starke Verdunstung angesehen werden. Nach KOHLS Untersuchung hat der Wassergehalt der Luft grossen Einfluss auf die Entwicklung der Kutikula und der Aussenwände der Epidermiszellen des Blattes; er fand bei *Tropaeolum majus*, dass in trockener Atmosphäre das Blatt der Pflanzen dicke Kutikula, Epidermiszellen mit verdickten Aussenwänden, in feuchter Atmosphäre dagegen dünne Kutikula, Epidermiszellen mit dünnen Aussenwänden zeigt. Da aber der Wassergehalt der Luft zwischen den beschatteten und den besonnten Seiten einer und derselben Pflanze keine grosse Differenz zeigen kann, so muss die Entwicklung der Aussenwände durch die Differenz der von dem Besonnungsunterschied herbeigeführten Transpirationsgrösse bedingt werden.

Was den Einfluss der äusseren Bedingungen auf das Assimilationsgewebe anbelangt, so haben viele Autoren diesen von verschiedenen Standpunkten betrachtet.²⁾ STAHL hat die Intensität der Beleuchtung berücksichtigt und beobachtet, dass an sonnigen trockenen Standorten die Palisadenzellen ihre grösste Länge erreichen, wobei ihre Lumen zugleich am engsten werden.³⁾ ARESCHOUG⁴⁾ betrachtet den Feuchtigkeitsgrad des Standortes als

1) Über den Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern bezüglich Anpassung an die Lichtperzeption siehe ALBRECHT (Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXVI a, 1908, S. 182-191) und GAULHOFER, (ebenda, S. 484.)

2) Vgl. PICK, l.c.; RAUNKIAER (Bot. Jahrb., Bd. XXXIV, 2, 1906, S. 483); GROSGLIK (Bot. Centralbl., Bd. XX, 1884; S. 374); HABERLANDT (Ber. D. Bot. Ges., Bd. IV, 1886, S. 223); EBERDT (Ber. D. B. Ges., Bd. VI, 1888, S. 260.)

3) STAHL, l.c.; und Vgl. SSUROSH (Bot. Jahrb., Bd. XX, 1, 1892, S. 95.)

4) ARESCHOUG (ENGLERS Bot. Jahrb., Bd. II, 1882, S. 511; Flora, Bd. XCVI, 1906, S. 329-336.)

das Hauptagens; er beobachtete, dass in trockenen Klimaten bzw. an trockenen Standorten das Palisadenparenchym sich am stärksten entwickelt, während das Schwammparenchym bei Pflanzen feuchter Klimate starke Ausbildung zeigt. Auch LESAGE¹⁾ hat ähnliche Beobachtungen wie Areschoug gemacht, nach welchen das Palisadengewebe, wenn die äusseren Bedingungen für die Transpiration günstig sind, oder wenn die Wasserabsorption erschwert wird, sich stärker entwickelt; daher schliesst er, dass das Palisadengewebe einer Pflanze der Apparat ist, welcher gegen zu starke Transpiration schützt. KOHL fand, dass das Assimilationsgewebe des Blattes von *Tropaeolum* um so mehr das Bestreben hat, sich radial zu strecken und lückenlos an einander zu schliessen, je stärker die Transpiration des betreffenden Organs ist; dass dagegen eine verminderte Transpiration meist eine tangentiale Streckung und Vacuumbildung im Gefolge hat.

Es ist wahrscheinlich, dass das Palisadengewebe, wenn es stark entwickelt ist und aus dicht vereinigten Zellen besteht, die Transpiration mehr oder weniger herabzusetzen vermag; und wir wissen aus den Untersuchungen der genannten Forscher, dass die stärkere Entwicklung des Palisadengewebes der Sonnenblätter hauptsächlich durch ihre bedeutendere Verdunstung verursacht wird.²⁾

Um die Grösse der Interzellularräume der Sonnen- und Schattenblätter zu vergleichen, verwandte ich die von STAHL angewendete hydrostatische Methode UNGERS; zu meinen Versuchen wurden nur Holzpflanzen verwendet, welche wohl differenzierte Sonnen- resp. Schattenblätter besitzen.

1) LESAGE (Bot. Jahresb., Bd. XXII, 1, 1894, S. 220).

2) Vgl. auch GRIFFON (Bot. Jahresb., Bd. XXI, 2, 1903, S. 551); RYWOZKA (Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXV, 1907, S. 196, 201); HESSELMAN. l.c.

Pflanzen		Blattvolum cem	Grösse der Inter- zellularräume cem	% d. Int.-räume zu Blattvolum
<i>Magnolia</i>	{ Sonnenbl.	1.16	0.16	13.4
	{ Schattenbl.	0.58	0.11	19.0
<i>Fatsia</i> ¹⁾	{ Sonnenbl.	4.34	0.82	18.9
	{ Schattenbl.	3.22	0.92	28.8
<i>Pasania</i>	{ Sonnenbl.	2.06	0.32	15.6
	{ Schattenbl.	2.41	0.42	17.6

V. Transpirationsgrösse.

Die Vergleichung der Transpirationsgrösse von Sonnen- und Schattenblättern ist schon von vielen Forschern unternommen worden; an ihren natürlichen Standorten ist es wohl begreiflich, dass Sonnenblätter mehr als Schattenblätter verdunsten. HESSELMAN sowie auch RYWOSCH fanden, dass die Verdunstung der Sonnenblätter in der Sonne im Vergleich mit der der Schattenblätter im Schatten drei- bis acht-, sogar zehnmal grösser war. Man kann aber bloss aus der Verschiedenheit des vorher erwähnten anatomischen Baues sofort schliessen, dass das Schattenblatt unter denselben Bedingungen mehr transpiriert als das Sonnenblatt, weil das erstere schwächeres Palisadengewebe, dünnere Aussenwände und grössere Interzellularräume als das letztere besitzt, und da auch die Schattenblätter ausserdem noch viel dünner sind als die Sonnenblätter, so dass sie (wie STAHL sagt) bei gleichem Gesamtvolumen eine viel grössere, zugleich auch dünnhäutigere Oberfläche bieten. STAHL zitiert hierauf die Angaben von HÖHNEL und sagt: „So begreift man leicht warum, wie v. HÖHNEL nachgewiesen hat, unter sonst gleichen Beding-

1) Nur ein Teil des Blattes wurde verwendet.

ungen die Schattenblätter viel mehr transpirieren als die Sonnenblätter." Wenn GÉNEAU gefunden hat, dass sich in allen Fällen (mit Ausnahme von *Ampelopsis*) ein rascher Wasserverlust bei den Sonnenblättern ergab, so sagt BURGERSTEIN: „Dieser Befund von GÉNEAU ist überraschend etc.“

Vergleicht man aber unter gleichen Bedingungen ihre Transpirationsgrösse, so wird man finden, dass die von gleicher Oberfläche transpirierte Wassermenge für Sonnenblätter grösser als für Schattenblätter ist, wie GÉNEAU sowie HESSELMAN gefunden haben. Auch BERGEN¹⁾ fand, dass unter normalen Bedingungen (die Sonnenbl. voll belichtet, die Schattenbl. beschattet) die Sonnenblätter der Versuchspflanzen drei- bis zehnmal so stark transpirierten als die Schattenblätter; und wenn beide Blattarten unter abnormalen Bedingungen (beide Blattarten im vollen Sonnenlicht oder im Schatten) gehalten wurden, so transpirierten die Sonnenblätter durchschnittlich etwa $1\frac{1}{2}$ mal so stark als die Schattenblätter.

Ich habe die durch Sonnen- resp. Schattensprossen aufgenommene Wassermenge mittelst Potometer unter diffusem Licht im Zimmer gemessen. Obgleich sie mit der transpirierten Menge nicht ganz übereinstimmen mag, so sind die Resultate doch ausreichend, um die relative Transpirationsgrösse für die Sprossen desselben Individuums zu ermitteln. Zum Versuch wurden Zweige von vier Species, d. h. *Pasania glabra*, *Magnolia Kobus*, *Fatsia japonica* und *Thea japonica*, welche die beste Differenzierung beider Formen darstellen, verwendet. Die grösste Differenz fand ich bei *Magnolia Kobus*; das Verhältnis der aufgenommenen Wassermenge pro qdm der Blattfläche der Sonnensprossen zu derjenigen der Schattensprossen war 2.8 zu 1.0 (während 47 Stunden).

1) BERGEN (Bot. Jahresb., Bd. XXXII, 2. 1904, S. 608.)

(1) *Thea japonica*

Versuchszeit		Temp. in C°	Relative Feuchtigk. d. Luft	Wasseraufnahme pro qdm in ccm	
Tag	Uhr			Sonnenbl.	Schattenbl.
Sept. 2 (heiter) Verhält.	9 a. m.	29	70	0	0
	10 „	30	64	0.21	0.13
				1.6	1.0

(2) *Pasania glabra*

Versuchszeit		Temp. in C°	Rel. Feuch. d. Luft	Wasseraufnahme pro qdm. in ccm	
Tag	Uhr			Sonnenbl.	Schattenbl.
Oct. 10 (bewölkt)	12	21.5	75.5	0	0
	1 p.m.	22.0	77.0	0.25	0.16
	2			0.20	0.11
	3			0.19	0.13
11 (Regen)	4	21.0	80.0	0.15	0.08
	9 a.m.	19.5	82.0	1.04	0.56
	10			0.10	0.03
	11			0.14	0.05
	12	19.5	84.5	0.12	0.03
	1 p.m.			0.09	0.02
	2			0.07	0.02
	3			0.05	0.02
12 (Regen)	4	19.2	87.0	0.03	0.02
	9 a.m.			0.53	0.30
	10	18.5	88.0	0.07	0.02
Summe Verhält.	11			0.09	0.02
	47 Stunden			3.10	1.55
				2.0	1.0

(3) *Magnolia Kobus*

Versuchszeit		Temp. in C°	Rel. Feuch. d. Luft	Wasseraufnahme pro qdm in cem	
Tag	Uhr			Sonnenbl.	Schattenbl.
Oct. 8 (bewölkt)	10 a.m.	19.5	74	0	0
	11			0.23	0.10
	12			0.20	0.10
	1 p.m.	20	78	0.18	0.09
	2			0.14	0.05
	3			0.13	0.06
	4	20.5	82.5	0.13	0.04
9 (Regen)	9 a.m.	20	83	1.68	0.59
	10			0.10	0.02
	11			0.09	0.02
	12	21	87	0.12	0.02
	1 p.m.			0.13	0.04
	2			0.12	0.02
	3	22.5	88	0.13	0.02
	4	22.6	89	0.10	0.02
10 (bewölkt)	9 a.m.	21.5	81	1.73	0.67
Summe	47 Stunden			5.20	0.84
Verhält.				2.8	1.0

(4) *Fatsia japonica*

Versuchszeit		Temp. in :C°	Rel. Feuch. d. Luft	Wasseraufnahme pro qdm in cem			
Tag	Uhr			Sonnenbl.	Schattenbl.		
Oct. 5 (heiter)	3 p.m.	21.5	62	0	0		
	4			0.04	0		
	5			0	0		
6 (heiter)	9 a.m.	19.5	73.5	0.66	0.57		
	10			0.11	0.17		
	11			0.10	0.16		
	12			20.8	68	0.26	0.24
	1 p.m.	21	63	0.37	0.33		
	2			0.47	0.38		
	3			21.2	60.5	0.46	0.37
	4					0.37	0.25
7 (heiter)	9 a.m.	19	73	0.92	0.67		
	10			0.22	0.15		
Summe	43 Stunden			3.97	3.29		
Verhält.				1.2	1.0		

Für diese grössere Verdunstung der Sonnenblätter muss daher noch ein anderer Faktor ausser dem vorher geschilderten anatomischen Bau vorhanden sein. Da die Spaltöffnungen für die Transpiration eine grosse Rolle spielen, so habe ich die Zahl und Grösse derselben in Sonnen- resp. Schattenblättern verglichen und gefunden, dass das Verhältnis günstig genug ist, um die Transpirationsgrösse zwischen den beiden Blattarten zu erklären; und zwar waren bei Sonnenblättern die Spaltöffnungen reichlicher

an Zahl für dieselbe Blattfläche,¹⁾ und häufig grösser²⁾ als bei den Schattenblättern desselben Baumes, wie untere Tabelle zeigt (Fig. 6).

Pflanzennamen		Zahl ³⁾ der Stomata		Länge der Stomata in μ
		pro qmm	Verhält	
<i>Magnolia Kobus</i>	Sonnenbl.	738	2.4	22
	Schattenbl.	312	1	21
<i>Fatsia japonica</i>	Sonnenbl.	180	1.65	29
	Schattenbl.	109	1	23
<i>Pasania glabra</i>	Sonnenbl.	288	1.8	31
	Schattenbl.	156	1	29
<i>Thea japonica</i>	Sonnenbl.	290	1.78	
	Schattenbl.	163	1	
<i>Elaeagnus macrophylla</i>	Sonnenbl.	1,080	1.2	
	Schattenbl.	879	1	
<i>Pittosporum Tobira</i>	Sonnenbl.	188	1.1	
	Schattenbl.	168	1	
<i>Illicium Anisatum</i>	Sonnenbl.	106	1.7	39
	Schattenbl.	62	1	37

1) Vgl. DUFOUR, l.c., S. 635, 565; HESSELMAN, l.c., S. 418.

2) Vgl. STRAKOSCH (Bot. Jahrb., Bd. XXXIV, Abt. II, 1906, S. 486.)

3) Diese Werte sind die Mittelzahlen von 3-5 frischen Blättern, und zwar wurden die Schnitte aus verschiedenen Teilen des Blattes gemacht.

Nach den Untersuchungen von IKENO (Structure of evergreen mono- and dicotyledonous leaves—Manuskript!) und AWANO (Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo, Vol. XXVII, 1, 1909, 13 ff.) sind deren Zahlen im Vergleich mit den meinigen grösser (ausser *Elaeagnus*) wie unten gezeigt, doch sind diese wahrscheinlich die aus Alkoholmaterial erhaltenen Werte, offenbar von Sonnenblättern.

	Doi (Sonneubl.)	IKENO	AWANO
<i>Thea</i>	290	293	321
<i>Fatsia</i>	180	182	320
<i>Elaeagnus</i>	1,080	—	820
<i>Pittosporum</i>	188	377	365
<i>Illicium</i>	103	218	156
<i>Taonabo</i>	208	317	306
<i>Myrica</i>	365	400	—

Pflanzennamen		Zahl der Stomata		Länge der Stomata in μ
		pro qmm	Verhält	
° <i>Taonabo japonica</i>	Sonnenbl.	208	1.8	
	Schattenbl.	114	1	
<i>Myrica rubra</i>	Sonnenbl.	365	1.86	
	Schattenbl.	344	1	

Vergleicht man die Verhältnisse der Transpirationsgrösse der Sonnenblätter zu den Schattenblättern mit den Verhältnissen der Spaltöffnungszahlen derselben, so wird man etwa ähnliche Werte zwischen ihnen finden, obgleich sie nicht ganz genau übereinstimmen.¹⁾

Pflanzen	Verhältnis d. Transpirationsgrösse	Verhältnis d. Spaltöffnungszahlen
<i>Magnolia</i>	2.8 : 1	2.4 : 1
<i>Fatsia</i>	1.2 : 1	1.65 : 1
<i>Pasania</i>	2.0 : 1	1.8 : 1
<i>Thea</i>	1.6 : 1	1.8 : 1

Warum besitzen dann die Sonnenblätter mehr Spaltöffnungen als die Schattenblätter? Grösserer Reichtum an Spaltöffnungen der Sonnenblätter beweist schon namhaftere Verdunstung als bei den Schattenblättern; und das wird noch sicherer durch folgende Beobachtungen, die von vielen Forschern bestätigt worden sind. ZINGLER,²⁾ CZECH,³⁾ VOLKENS⁴⁾ und TSCHIRCH⁵⁾ haben gefunden, dass mit der wachsenden Trockenheit des Standortes die Zahl der

1) Vgl. BURGERSTEIN, l.c., S. 30.

2) ZINGLER (Jahrb. Wiss. Bot., Bd. IX, 1873, S. 127.)

3) CZECH (Bot. Ztg., Bd. XXVII, 1869, S. 801.)

4) BURGERSTEIN, l.c., S. 210.

5) TSCHIRCH (Bot. Jahrb., Bd. IX, 1, 1831, S. 427.)

Spaltöffnungen abnimmt; und dass solche Pflanzenarten, die nasse Standorte lieben, mehr Spaltöffnungen haben als xerophile Arten derselben Gattung. Wir können annehmen, dass an nassen Orten eine Pflanze *ceteris paribus* mehr als an trockenen transpiriert. Auch DUFOUR fand, dass die Zahl der Spaltöffnungen mit der Intensität der Beleuchtung wächst; natürlich kann man die stärkere Verdunstung einer Pflanze unter intensiverer Beleuchtung vermuten.

Um den Wassergehalt und die Verdunstungsgeschwindigkeit der abgeschnittenen Sonnen- und Schattenblätter zu vergleichen, wog ich die Gewichte der im Zimmer stehen gelassenen beiden Blattarten täglich und erhielt das Ergebnis, dass die Sonnenblätter geringeren Wassergehalt besitzen und langsamer verdunsten, also ihr gleichbleibendes Gewicht später erreichen als die Schattenblätter. Das ist wahrscheinlich, da an abgeschnittenen Blättern sich die Stomata schliessen und nur die Hautgewebe in diesem Falle für die Wasserabnahme eine Hauptrolle spielen.

Pflanzen	Wassergehalt ¹⁾ (Gewichtprozent)	
	Sonnenbl.	Schattenbl.
<i>Thea</i>	51.7	52.1
<i>Fatsia</i> ²⁾	57.3	68.7
<i>Pasania</i>	44.1	48.9
<i>Myrica</i>	45.5	49.6

1) Natürlich ist dabei chemisch- und hydroskopisch gebundenes Wasser nicht berechnet.

2) Nur ein Teil des Blattes wurde verwendet.

VI. Ernährungsverhältnisse.

Gewöhnliche Pflanzen, ausser echten Schattenpflanzen, gedeihen am besten in der Sonne, und zwar finden sich ihre besten Ernährungsorgane in den Sonnenblättern, da bei der Sonne alle Bedingungen günstig sind. Die in der Sonne entwickelten Blätter transpirieren stets lebhafter, wie vorher gesagt, als die Schattenblätter, und daher ist bei ersteren die Zufuhr des Rohsaftes reichlicher und sie erhalten mehr Nährstoffe. Man sieht, dass die Sonnenblätter von *Ilex latifolia*, *Pittosporum Tobira* und einigen Coniferen, wie *Torreya nucifera*, *Pinus Thunbergii*, viele grosse Öltropfen als Speichelsubstanz im Assimilationsgewebe enthalten, während solche bei ihren Schattenblättern klein und gering oder gar nicht vorhanden sind.

Ausserdem vermögen die Sonnenblätter mehr Kohlenstoff unter intensiverer Beleuchtung zu assimilieren; daher sehen wir, dass die Bäume stets nach der helleren Richtung hin mehr austreiben und verzweigen,¹⁾ während im Schatten die Zweige nur wenige kurz wachsende Knospen bilden oder sonst zu Grunde gehen.

Bei Pflanzen, welche dichte Krone haben, sind auch die Schattenblätter an dem Ernährungsvorgang beteiligt, aber unter natürlichen Bedingungen enthalten die Sonnenblätter stets mehr Stärkekörner als die Schattenblätter. Ich habe die Sonnen- und Schattenblätter einiger Holzpflanzen eingesammelt und drei bis fünf Schnitte derselben in starken Alkohol gestellt, bis das

1) Man sieht bei *Cornus controversa*, dass die Sonnenknospen bedeutend wachsen, mehr Blätter entwickeln, und Zweige von zweiter oder dritter Ordnung bilden, während die Schattenknospen nur kurz wachsen und nie verzweigen.

Chlorophyll ganz entfärbt wird, und dann mit Jod-Jodkali und Chlorhydrat mikroskopisch untersucht. Die Schattenblätter aller untersuchten Pflanzen, welche zu Beginn des Herbstes nachmittags eingesammelt wurden, wie *Quercus*, *Pasania*, *Thea*, *Taonabo*, *Pittosporum*, *Myrica*, *Cornus* und *Magnolia*, enthielten sehr geringe oder gar keine Stärkekörner, während die Assimilationsgewebe der Sonnenblätter voll von Stärke waren; die Schattenblätter hören also im Herbst eher zu assimilieren auf als die Sonnenblätter. Im Frühling jedoch fangen auch die Schattenblätter der genannten immergrünen Pflanzen so lebhaft zu assimilieren an, wie die Sonnenblätter und enthalten grosse Mengen Stärke, doch etwas weniger als letztere.

Bei einigen sommergrünen Holzpflanzen, wie *Cornus*, *Magnolia*, enthalten die Schattenblätter stets viel weniger Stärke als die Sonnenblätter; daher wissen wir, dass solche Pflanzen ihre Ernährung weniger auf die Schattenblätter als die Sonnenblätter stützen, welche wegen ungenügender Transpiration arm an Nährstoffen sein müssen.

Die Schattenblätter solcher Pflanzen, die sowohl sonnigen als schattigen Standort ertragen können oder eine dichte Krone haben, sind dem Schatten anatomisch mehr angepasst als die Sonnenblätter; und ausserdem hat LEININGEN¹⁾ an der Buche festgestellt, dass, auf gleiche Flächen berechnet, die Schattenblätter nicht nur mehr Kali als die Lichtblätter enthalten, sondern auch nicht unerheblich mehr Stickstoff, Phosphor- und Schwefelsäure, sowie Chlor, alles Stoffe, die eine erhöhte Lebenstätigkeit anzeigen. Aber wir können daraus nicht schliessen, dass erstere im Schatten auf gleichen Flächen lebhaftere Stoffwechselprozesse,

1) LEININGEN (Bot. Jahresb., Bd. XXXIV, Abt. II, 1903, S. 485.)

besonders Kohlensäureassimilation, als letztere unter denselben Bedingungen zeigen, weil bei gleicher Oberfläche letztere reichlicher an Chlorophyll sind und stärker transpirieren, wie vorher gesagt. Wir müssen uns hierauf die Resultate der Untersuchungen verlassen. GÉNEAU¹⁾ hat gefunden, dass überall die verschiedenen Stoffwechselprozesse bei gleicher Oberfläche sich energischer in den Sonnenblättern zeigten als in den Schattenblättern, wenn erstere den gleichen Bedingungen unterworfen wurden wie letztere; auf Trockensubstanz berechnet aber fand MÜLLER,²⁾ dass bei *Sambucus nigra* und *Juglans regia* die Schattenblätter die Sonnenblätter im Schatten durch eine mehr als doppelt so hohe Assimilationsgrösse übertreffen. MÜLLER schreibt die lebhaftere Assimilationsenergie des Schattenblattes im diffusen Lichte seiner geringeren Dicke zu; aber wie LUBIMENKOS³⁾ neue Untersuchung zeigt, könne das Chlorophyll des Schattenblattes konzentrierter als das des Sonnenblattes sein; ferner sind die Chlorophyllkörner der Schattenblätter einiger Bäume, wie *Thea*, *Fatsia*, etwas grösser als die der Sonnenblätter.

VII. Entwicklungsgeschichte.

Wie vorher geschildert, übt das Licht⁴⁾ mittelbar oder unmittelbar auf Grösse, Dicke und innere Struktur des Blattes einen grossen Einfluss aus, und daher wird auch die Differenzierung der Sonnen- und Schattenblätter während der Entwicklung des Blattes überhaupt meist durch die Beleuchtung bedingt.⁵⁾

1) GÉNEAU (l.c.)

2) MÜLLER (Jahrb. Wiss. Bot., Bd. II, 1904, S. 493.)

3) LUBIMENKO (Bot. Centralbl., Bd. 113, Nr. 10, 1910, S. 251.)

4) Unter äusseren Bedingungen kommt hauptsächlich das Licht in Betracht, wie vorher gesagt.

5) HESSELMAN (l.c., S. 404) bestätigt, dass die äussere Reizung des Lichtes, insbesondere des Frühlingslichtes, auf Struktur und Dicke der Blätter einen überaus grossen Einfluss hat.

Wenn aber auch ganz junge Blätter im allgemeinen einen Unterschied zwischen den besonnten und den beschatteten nicht zeigen, werden die Knospen unter verschiedenen Beleuchtungen, also unter verschiedenen Ernährungszuständen, welche auf ihre Blattentwicklung irgend einen Einfluss ausüben müssen, gebildet. Bei sommergrünen Pflanzen geniessen die Schatten sprossen resp. Schattenknospen während des Winters fast gleiche Beleuchtung wie die Sonnensprossen; und wenn daher ausser äusseren noch andere auf die Blattstruktur einwirkende Einflüsse vorhanden wären, so würde die Ursache schon bei der Knospenanlage oder eher existieren. NORDHAUSEN beobachtete solche Wirkung an der Buche und betrachtet sie als Nachwirkung. Nach seinem Versuch hatten die abgeschnittenen Licht- und Schattenzweige von *Fagus*, etc., welche vor Austreiben der Knospen in Wasser unter gleichen Beleuchtungs- und Luftfeuchtigkeitsbedingungen standen, noch die bekannten Licht- und Schattenblattmerkmale gezeigt. Auch hat DE BOIS¹⁾ die Nachwirkungerscheinungen bei Rotbuche beobachtet; er fand, dass a) bestimmte Eigenschaften des Blattes, z. B. die Zahl der Zellschichten des Palisadengewebes, schon in der Knospe bestimmt sind; b) die Schuppen- und Blätterzahl jeder Knospe unmittelbar von den Lichtbedingungen abhängig ist; c) künstlich beschattete Sonnenäste Knospen und Blätter, die nicht völlig die Eigenschaften der Schattenknospen resp. Blätter zeigen, erzeugen, und die im hellen Lichte erzogenen Schattenäste in ihren verschiedenen Teilen nur teilweise die Eigenschaften der normalen Sonnenäste haben.

Um den Vorgang und den Zeitpunkt der Differenzierung der Sonnen- und Schattenblätter genau kennen zu lernen, habe ich einige Bäume nach dieser Richtung hin untersucht.

1) DE BOIS (Bot. Jahresb., Bd. XXXV, I, 1907, S. 736.)

Fatsia japonica: In noch jugendlichen Blättern (ca. 3 cm lang = ca. $\frac{1}{10}$ des ausgewachsenen) befindet sich eine Differenz zwischen Sonnen- und Schattenblätter in der Dicke, und zwar besteht das junge Schattenblatt aus 9 Schichten von Urmesophyll, und seine Dicke ist 195μ im Mittel, während das Sonnenblatt aus 10 Schichten besteht und seine Dicke 205μ beträgt. In dem nächst älteren Blatte (10 cm lang = ca. $\frac{1}{3}$ des ausgewachsenen) ist die Differenzierung des Palisadengewebes noch nicht eingeleitet, und die Zelllagen bleiben gleich wie vorher, aber die Dicke beträgt beim Sonnenblatte 283μ , beim Schattenblatte 218μ . In einem vorgeschrittenen Entwicklungsstadium erreicht schon das Schattenblatt die maximale Dicke (288μ) und besteht aus 11–12 Zelllagen von Mesophyll; mit ihrer Flächenentwicklung nehmen die Dicke und die Zahl der Zelllagen ab,¹⁾ indem ohne die Streckung der Palisadenzellen die Mesophyllzellen sich nach den Flächen verschieben oder querstrecken. Bei Sonnenblättern beträgt die Dicke 320μ , und die Mutterzellen des Palisadengewebes zeichnen sich nicht deutlich von den Zellen der anderen Schichten aus. Aber ihre Dicke nimmt mit der Flächenentwicklung durch die Streckung des Palisadengewebes bedeutend zu.

Aus dem oben Erwähnten können wir annehmen, dass die Schattenblätter anatomisch im Jugendstadium bleiben und ihr Dickenwachstum eher sistiert wird als das der Sonnenblätter.

Cornus controversa: Ein ausgewachsenes Blatt, sowohl Sonnen- als Schattenblatt, besteht aus 7 Schichten, und ersteres unterscheidet sich nur dadurch von letzterem, dass es eine mehr

1) Eine ausgewachsenes Schattenblatt besteht aus 9 Schichten Mesophyll und hat eine Dicke von 237μ im Mittel.

gestreckte Palisadenzelllage ($70\ \mu$) als das letztere ($38\ \mu$) besitzt. Als Herbstknospen sind die Sonnenblätter auffallend rotgefärbt und mit weissen Haaren bedeckt, aber bei den Schattenblättern ist das gar nicht der Fall; bei Frühlingsknospen ist dieser Unterschied nicht deutlich.

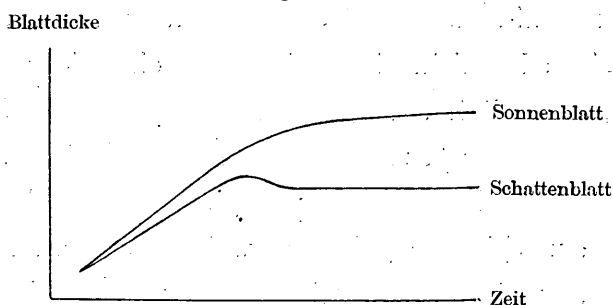
Schon bei den Knospen kann man die in der Sonne gewachsenen von den im Schatten gebildeten an der Zahl der Schuppen und Blätter unterscheiden, und zwar bestehen die Sonnenknospen aus 8–12 Schuppen und 9–12 Blättern, während die Schattenknospen aus 8 Schuppen und 9 Blättern gebildet sind. Was die anatomische Betrachtung anbelangt, so zeigen die jüngsten Sonnen- und Schattenblätter keinen Unterschied; und auch in der Dicke ist der Unterschied nicht so gross, bis die Blattspreite ca. 7 cm lang entwickelt ist. In diesem letzten Stadium erreichen die Schattenblätter ihre maximale Dicke, dann nimmt dieselbe wieder ab; während die Sonnenblätter mit ihrer Flächenentwicklung noch mehr an Dicke zunehmen, indem die Palisadenzellen sich von $30\ \mu$ bis $70\ \mu$ strecken. Die obigen Vorgänge will ich unten in einer Tabelle übersichtlich machen.

Spreitlänge cm	Sonnenbl.			Schattenbl.		
	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ
0.4	6	74	18	6	73	15
1.0	7	89	20	7	89	20
4.5	7	118	25	7	105	25
6.5	7	112	26	7	120	25
7.5	7	120	30	7	135	30
9.0	7	130	38	7	118	30
10.0	7	135	40	7	115	32

Spreitlänge cm.	Sonnenbl.			Schattenbl.		
	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ
11.0	7	140	48	7	112	30
12.0	7	160	52	7	112	32
13.0	7	172	72	7	115	35

Die Entwicklungsvorgänge an Sonnen- und Schattenblättern bei *Fatsia* und *Cornus* können wir durch folgende Kurve veranschaulichen.

Fig. 4



Magnolia Kobus: Ein ausgewachsenes Sonnenblatt besteht aus 10 Zellschichten, unter welchen 2 Palisadenlagen sich befinden; während das Schattenblatt aus 8 Zellschichten besteht, und das Palisadengewebe sich nicht deutlich von den Zellen der anderen Schichten abhebt (Fig. 7). Auch bei *Magnolia* sind die Zahlen der Schuppen und Blätter der Schattenknospen, aus welchen sich nur 2–5 Blätter entwickeln, geringer als die der Sonnenknospen, aus welchen sich 5–10 Blätter entwickeln.

Die Entwicklungsvorgänge sind etwa ähnlich wie bei *Cornus*, aber wir können den Maximalpunkt der Dicke des Schattenblattes nicht deutlich bemerken, wie unten gezeigt wird.

Spreitlänge cm	Sonnenbl.			Schattenbl.	
	Zahl d. Zellschichten	Dicke, μ	Länge d. Palisad. μ	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ
1.0	7	103		7	102
4.0	8	130		8	115
5.0	9	135		8	125
7.0	9-10	140		8	120
9.0	9-10	155	40	8	125
11.0	10	178	45	8	130
12.0	10	205	52	8	138
13.5	10	203	65	8	135

Um zu ermitteln, ob die Nachwirkungserscheinung wirklich vorhanden ist oder nicht, habe ich einerseits die abgeschnittenen Sonnen- und Schattenzweige von *Cornus* und *Magnolia* vor Austreiben der Knospen im diffusen Lichte¹⁾ in Wasser stehen lassen, andererseits habe ich im Beginn des Frühlings Sonnenzweige in den Schatten gebogen, während Schattenzweige durch Biegung und durch das Wegschneiden der benachbarten äusseren Äste direkt dem Sonnenlicht ausgesetzt wurden.

Beim ersten Fall entwickelten sich die Blätter nur wenig (4.5 cm), bedeutend weniger im Vergleich mit den normalen; bei *Magnolia* und auch bei *Cornus* zeichnete sich das Sonnenblatt vor dem Schattenblatt aus, wie folgt:—

1) Nur im Schatten, weil nach NORDHAUSEN die Merkmale aufs beste im diffusen Lichte sich gezeigt haben.

Pflanzen	Blätter	Länge d. Spreiten cm	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ
<i>Cornus</i>	Sonnenbl.	4.5	7	113	28
	Schattenbl.	„	7	105	25
<i>Magnolia</i>	Sonnenbl.	4.5	9	155	—
	Schattenbl.	„	8	132	—

Beim zweiten Fall entwickelten die Blätter der betreffenden Zweige immer die Zwischenformen.

Pflanzen	Spreitlänge cm	Zahl d. Zellschichten	Dicke μ	Länge d. Palisad. μ
<i>Cornus</i>	10.0	7	120	38
	12.5	7	125	40
<i>Magnolia</i>	11.0	9	135	—
	13.5	9	135	—

VIII. Hauptresultate.

1) Im allgemeinen sind die Schattenblätter dunkler gefärbt und glatter als die Sonnenblätter.

2) Die Spreiten der Sonnenblätter einiger Bäume sind längs der Nerven nach oben gebogen, oder ihre Blattlappen etwas nach unten zusammengebogen, und sie stehen schräg aufwärts oder unterwärts, während die Schattenblätter stets flach ausgebreitet sind.

3) Die meisten immergrünen Sonnenblätter haben grössere Spreiten als die Schattenblätter.

4) Die Gewebezellen der Schattenblätter sind mehr ausgedehnt an Fläche als die der Sonnenblätter.

5) Die Sonnenblätter sind ausnahmslos dicker als die Schattenblätter.

6) Die Sonnenblätter haben stärker entwickeltes Palisadengewebe, und ihre oberen Epidermiszellen haben dickere Aussenwände als die Schattenblätter.

7) Die Schattenblätter haben grössere Interzellularräume und grösseren Wassergehalt als die Sonnenblätter.

8) Die Sonnenblätter transpirieren auf gleicher Fläche mehr als die Schattenblätter, was durch stärkeren Reichtum an Spaltöffnungen bedingt wird.

9) Im Herbst hören die Schattenblätter eher auf zu assimilieren als die Sonnenblätter.

10) Die Zahlen der Schuppen und Blätter der Sonnenknospen von *Cornus* und *Magnolia* sind stets grösser als die der Schattenknospen.

11) Die Schattenblätter von *Fatsia* und *Cornus* hören im Dickenwachstum eher auf als die Sonnenblätter, während die letzteren mit Streckung des Palisadengewebes an Dicke noch mehr zunehmen.

12) Die Sonnen- und Schattenzweige von *Cornus* und *Magnolia*, welche vor Austreiben unter gleiche Bedingungen gebracht wurden, zeigen noch die Sonnen- und Schattenblattmerkmale und lassen sich deutlich von einander unterscheiden.

Tokyo, im Juni 1916.

Erklärung der Tafel.

(Alle Figuren × 350)

- Fig. 1, a. Querschnitt durch ein Sonnenblatt von *Fatsia japonica*
 b. " " " Schattenblatt " " "
- Fig. 2, a. Obere Epidermiszellen eines Sonnenblattes von *Magnolia Kobus*.
 b. " " " Schattenblattes " " "
- Fig. 3, a. Untere Epidermiszellen eines Sonnenblattes von *Magnolia Kobus*.
 b. " " " Schattenblattes " " "
- Fig. 4, a. Querschnitt durch ein Sonnenblatt von *Magnolia Kobus*.
 b. " " " Schattenblatt " " "
- Fig. 5, a. " " " Sonnenblatt „ *Castanea sativa*.
 b. " " " Schattenblatt „ " "
- Fig. 6, a. " " " Sonnenblatt „ *Acer palmatum*.
 b. " " " Schattenblatt „ „ "
- Fig. 7, a. " " " Sonnenblatt „ *Myrica rubra*.
 b. " " " Schattenblatt „ " "
- Fig. 8, a. " " " Sonnenblatt „ *Daphniphyllum macropodum*.
 b. " " " Schattenblatt „ " "

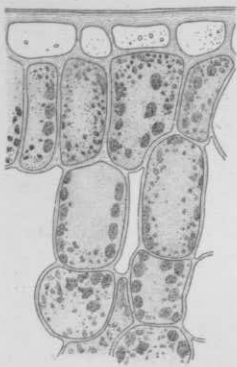


Fig. 1, a.

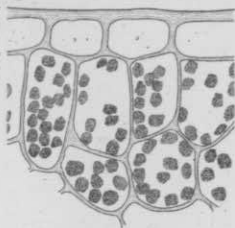


Fig. 1, b.

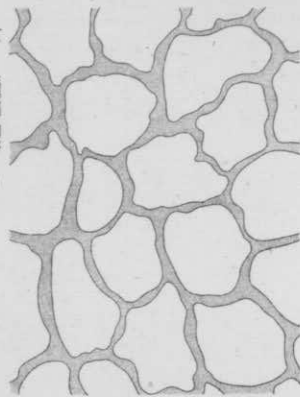


Fig. 2, a.

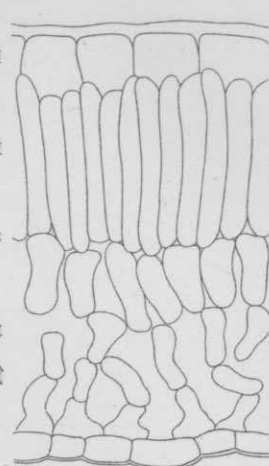


Fig. 5, a.

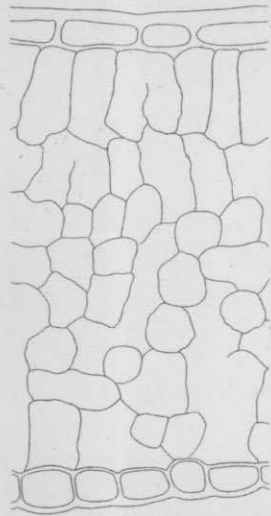


Fig. 4, a.

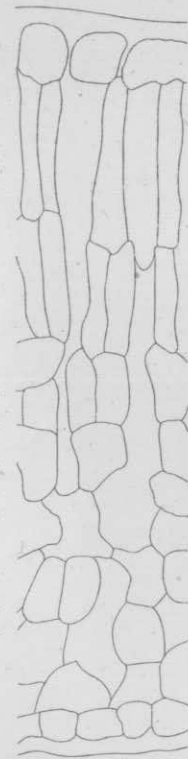


Fig. 7, a.

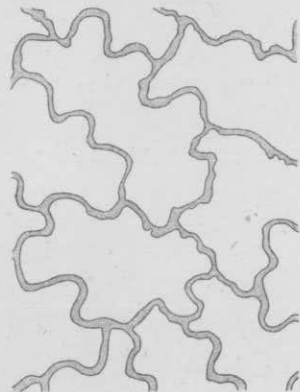


Fig. 2, b.

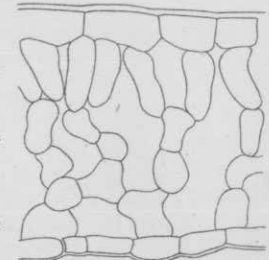


Fig. 5, b.

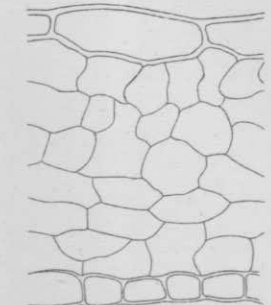


Fig. 4, b.

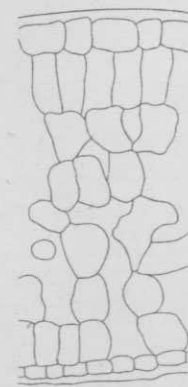


Fig. 7, b.



Fig. 3, a.

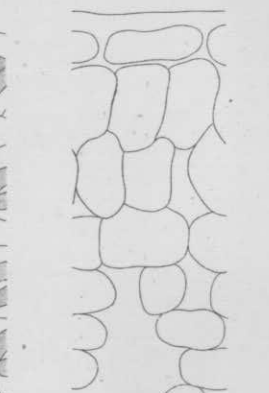


Fig. 8, b.

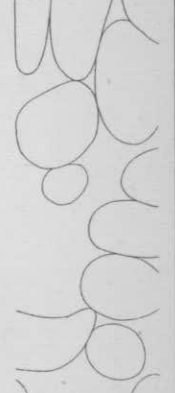


Fig. 8, a.

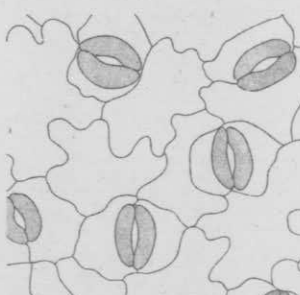


Fig. 3, b.

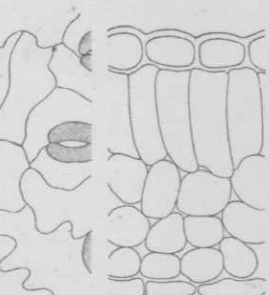


Fig. 6, a.

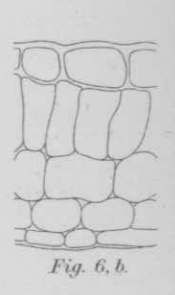


Fig. 6, b.