Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1889)

Heft: 1215-1243

Artikel: Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter

Autor: Leist, K.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319029

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

K. Leist.

Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter.

(Mit zwei lithographischen Tafeln.)

Vorgetragen in der Sitzung vom 11. Mai 1889.

Einleitung.

Die Beziehungen der Pflanzen zu dem umgebenden Medium sind in neuerer Zeit vielfach Gegenstand eingehender anatomisch physiologischer Studien gewesen. Durch verschiedene Untersuchungen wurde nachgewiesen, wie namentlich einige histologische Charaktere des Blattes sehr wenig constant sind und in hohem Grade von Standortseinflüssen und klimatischen Verhältnissen abhängen. So wissen wir namentlich durch *Stahl**), dass die Struktur der Laubblätter vieler Pflanzen, je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte, welchem sie entnommen sind, sehr erhebliche Verschiedenheiten aufweist. Ausser durch ihre Grösse zeichnen sich die Schattenblätter aus durch zartere Textur, die Dicke des Blattes beträgt häufig kaum $^1/_3$ derjenigen des Sonnenblattes. Auch die relative Mächtigkeit des Pallisaden- und Schwammparenchyms wird vom Standorte verändert.

Während beim Sonnenblatte eine oder mehrere Schichten äusserst enger und gestreckter Pallisaden an die obere Epidermis grenzen, zeigen beim Schattenblatt einzig die Zellen der obersten an die Epidermis grenzenden Zellschicht eine sich an die Pallisaden annähernde Form; *Stahl* bezeichnet sie als Trichterzellen.

Auch die nachfolgende Arbeit soll einen Beitrag liefern zu den Untersuchungen über Einfluss des Klimas und Standortes, indem sie sich zur Aufgabe gesetzt hat, nachzuweisen, ob und was für einen Einfluss der alpine Standort auf die Anatomie des Laubblattes ausübt.

*) *Stahl.* Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften XVI, 1883.

Die Alpen sind ja in ihren klimatologischen Verhältnissen sehr verschieden sowohl von den angrenzenden nördlichen, als südlichen Gebieten, und die in der Alpenregion vorkommenden Pflanzen, welche man meist unter dem Namen Alpenpflanzen zusammenfasst, bilden, wenn auch nicht geographisch oder systematisch, so doch habituell eine scharf begrenzte Gruppe von Pflanzen. Die Eigenthümlichkeiten, welche den besondern, physiognomischen Ausdruck der alpinen Flora veranlassen, sind schon öfter ziemlich einlässlich beschrieben und die Merkmale, durch welche jener eigenartige Typus der gesammten alpinen Pflanzenwelt bedingt wird, in ihren Beziehungen zu Klima etc. dargestellt worden. Dagegen fehlen bis jetzt, so viel ich weiss, genaue anatomische Untersuchungen, welche uns Aufschluss geben darüber, ob auch der anatomische Bau der Alpenpflanzen, speziell ihrer Blätter charakteristische Veränderungen erleide. Einzig in *Christ* *) ist eine Notiz, nach welcher das Gewebe der alpinen Pflanzen aus viel kleinern Zellen besteht, als dasjenige der Pflanzen der Tiefregion.

Zu meinen Untersuchungen wählte ich für's Erste nur solche Blätter, deren Assimilationsparenchym aus den zwei verschiedenen Zelltypen Pallisaden und Schwammzellen zusammengesetzt ist, dies hatte zur Folge, dass neben andern eine Reihe von Pflanzen aus der Klasse der Monocotyledonen ausgeschlossen werden musste. Von dieser Beschränkung abgesehen, wurden Pflanzen aus den verschiedensten Familien und von möglichst ungleichem Habitus untersucht und mit den gleichnamigen der Ebene verglichen: Bäume, Sträucher, perennirende wie einjährige Kräuter, Kulturpflanzen.

Für eine ziemliche Zahl von Pflanzen war das Material zur Vergleichung unschwer zu finden, indem diese von der Ebene bis auf die höchsten Gipfel der Alpenkette hinansteigen. Andere spezifische Alpenpflanzen finden sich in der Ebene in vereinzelten Ansiedlungen im Flusskies, auf Steinblöcken etc., und endlich stand mir ziemlich Material zu Gebot theils aus Privatanlagen, theils aus dem botanischen Garten in Bern und namentlich auch aus dem Jardin d'acclimatation in Genf.

Für's Erste wurde an einer Reihe alpiner Pflanzen nachgewiesen, dass dieselben «plastisch» sind und verschiedenen Bau aufweisen je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte, dem sie entnommen sind. Es ist dies eigentlich selbstverständlich. Warum sollte es anders sein? Das Klima der Alpen unterscheidet sich von dem der Ebene dadurch,

*) *Christ H.* Pflanzenleben der Schweiz, 1879, Zürich.

dass einige neue Faktoren hinzukommen; aber der gleiche Faktor wird an beiden Orten auch in gleicher oder höchstens modifizirter Weise wirken.

Wenn man nun nicht zu ganz unrichtigen Resultaten gelangen wollte, so musste strenge darauf gehalten werden, dass jeweilen nur Sonnenblätter mit Sonnenblättern und Schattenblätter mit Schattenblättern verglichen wurden. Es war deswegen weniger leicht, als es den Anschein hatte, entsprechendes Material zur Vergleichung zu finden. Es mussten oft Blätter ganzer Alpenthäler ausgeschlossen werden, weil sie, wenn das Thal auch sonnig, aber ziemlich eng, doch in ihrem Bau sich den Schattenblättern näherten. Grössere und kleinere Erdwälle, Steinblöcke, ja auch kleinere Steine, unter deren Schutz eine kleine Pflanze vegetirt, genügen, um den anatomischen Bau zu influenziren. Die zur Untersuchung verwendeten alpinen Blätter wurden darum hauptsächlich von ganz sonnigen weiten Abhängen, grössern Ebenen oder von freistehenden Gipfeln gewählt.

Die alpinen Blätter wurden meist an Ort und Stelle untersucht und mit der Camera lucida gezeichnet, der übrige Teil der Untersuchung wurde im botanischen Laboratorium in Bern ausgeführt.

Herrn Dr. *Ed. Fischer*, Dozent der Botanik, der an dem Fortgang dieser Untersuchung das grösste Interesse genommen, sage ich hiemit für den vielfachen Rath und die Unterstützung, die er mir gewährt hat, meinen herzlichsten Dank.

I. Theil.

Anatomischer Bau der Blätter in der Ebene und an alpinen Standorten.

Eine eingehende Vergleichung mehrerer Querschnitte von extremen Standorten zeigte bald, dass die Arbeit nicht ohne Resultate sein werde, sondern dass zwischen Blättern alpiner Pflanzen und der Ebene bestimmte Unterschiede vorhanden sind. Diese betreffen namentlich Bau und Anordnung des Assimilationsparenchyms, machen sich aber auch in andern Strukturverhältnissen des Blattes geltend.

Es soll vorerst meine Aufgabe sein, die anatomischen Verhältnisse der untersuchten Pflanzen in zwangloser Reihenfolge, wie sie sich bei der Untersuchung ergab, an mehreren auffallenderen Objekten zu besprechen, um allgemeine Folgerungen erst später folgen zu lassen. Selbstverständlich wurden die hier beschriebenen Pflanzen jeweilen

an mehreren Exemplaren untersucht, um nicht etwa individuelle Abweichungen für spezifische Charaktere zu halten.

Aus der Gattung Saxifraga wurden verschiedene Vertreter untersucht.

Saxifraga cuneifolia ist eine Pflanze, welche sich zwar vorwiegend an feuchten, schattigen Standorten findet. Doch gedeiht sie seit Jahren im botanischen Garten in Bern an einer sonnigen und trockenen Stelle ganz gut, und an einer entsprechenden Stelle fand ich sie auch am Spicherberg ob Innertkirchen in einer Höhe von 1550 m. Die Blätter der verschiedenen Standorte unterscheiden sich schon äusserlich, indem die in der Höhe gewachsenen die andern an Grösse übertreffen. Dagegen beträgt die Dicke der erstern nur etwa $^3/_5$ der letztern. Die Querschnitte bieten wesentlich verschiedene Bilder. Im Blatt von Bern (Figur 1) nimmt das Pallisadengewebe $^2/_3$ des Querschnittes ein. Unter der obern Epidermis liegen drei Schichten Pallisaden, die Zellen der obern zwei Schichten sind englumig und langgestreckt, wohl fünf mal so lang, als weit und liegen enggeschlossen neben einander, ohne Lacunen zwischen sich zu lassen. Die dritte Schicht ist weniger mächtig. Das darunter liegende Schwammgewebe entbehrt grösserer Intercellularräume vollständig, die Arme oder Aussackungen der Zellen sind sehr kurz und darum die Verbindung nicht sehr locker. Die Zellen der obern Epidermis sind auf der Flächenansicht polyedrisch und von ganz geradlinigen Wänden begrenzt. Papillen fehlen vollständig. Das Blatt der nämlichen Pflanze aus dem Jardin d'acclimatation in Genf, ebenfalls ganz sonnig gewachsen, stimmt mit dem beschriebenen ziemlich überein. (Figur 2.) Blätter, die am Monte Cordano ob Nervi gewachsen und mir von Herrn Fayod in Nervi gütigst zugeschickt wurden, übertreffen die Blätter von Bern und Genf an Dicke nicht unbedeutend. Das Blatt weist ebenfalls drei Pallisadenschichten auf. (Figur 3.) Die einzelnen Zellen derselben sind eng und langgestreckt, viel mehr, als dies bei den Blättern aus Genf der Fall ist. Nach Fayod sind die Pflänzchen unter einem überhängenden Felsen gewachsen, wo sie nur am Morgen kurze Zeit direktes Sonnenlicht erhielten.

Das alpine Blatt hat nur eine Schicht Pallisaden, und die Zellen derselben sind nicht nur bedeutend kürzer und weiter, als die vorhin beschriebenen, sondern auch ihre Verbindung ist weniger fest und innig, indem kleinere Intercellularräume zwischen ihnen auftreten. (Figur 4.) Das Schwammgewebe ist nicht weniger mächtig, hat aber ein viel lockeres Gefüge, indem sich die Zahl und Grösse der Inter-

cellularräume vermehrt hat. Die Epidermiszellen sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt und ihre Wände etwas gewunden. Einige von ihnen sind in wohl ausgebildete Papillen ausgewachsen, zwischen welchen die andern in Vertiefungen liegen.

Saxifraga rotundifolia verhält sich ganz ähnlich. Das Sonnenblatt aus dem botanischen Garten in Bern ist fast noch einmal so dick, als das entsprechende vom Susten (1840 m) oder vom Stockhorn (1920 m), steht dafür dem letzteren an Flächenentwickelung nach. Mit der verschiedenen Dicke im Zusammenhang ist der verschiedene anatomische Bau. Das Blatt von Bern weist zwei Schichten Pallisaden auf; die einzelnen Zellen derselben sind langgestreckt und englumig, und ihre Verbindung ist eine sehr innige, indem keine Zwischenräume zwischen ihnen vorhanden sind. Im Gegensatz dazu hat das alpine Blatt nur eine Schicht Pallisaden, welche dazu an Mächtigkeit den andern nachsteht. Dagegen sind ihre Zellen weiter und lassen häufig grössere oder kleinere Zwischenräume zwischen sich. Das Schwammgewebe bietet weniger Verschiedenheiten, weder in Bezug auf Mächtigkeit, noch auf Bau.

Saxifraga aizoon mit ihren dicken, immergrünen, Rosetten bildenden Blättern ist sowohl in der Ebene als in der Höhe sehr verschieden je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte.

Das Sonnenblatt vom botanischen Garten in Bern hat 4, dasjenige aus dem Jardin d'acclimatation in Genf 6 Schichten Pallisaden. Die Zellen liegen in lückenloser Verbindung neben einander, sind jedoch weniger langgestreckt, als die der oben beschriebenen Spezies, etwa $2\,^1/_2$ mal so lang als breit. Bei dieser Pflanze, die von der Ebene bis in bedeutende Höhe sehr verbreitet ist, ist nicht schwer nachzuweisen, dass die Pallisaden nach oben kürzer und weiter werden, zur vollständigen Abrundung neigen und darum auch lockerer mit einander verbunden sind. An den höchst gelegenen Standorten, meist über 2100 m. erhält man ein Blatt, dessen ganzes Mesophyll aus weiten, isodiametrischen Zellen besteht. Die obern Schichten unterscheiden sich von den untern nur durch grössern Chlorophyllgehalt. Während im Allgemeinen die Dicke des Blattes nach oben geringer wird, nimmt die Epidermisaussenwand zu. Exemplare dieser Pflanze, die auf Engstlen, in einer Höhe von 2500 m. gewachsen, weichen von dem zuletzt beschriebenen Bau wieder ab. Das Blatt ist sehr dünn, aber auch wenig ausgedehnt. Zwar besteht auch hier das ganze Blattmesophyll aus rundlichen Zellen; diese sind aber ganz klein und englumig. Auch die Epidermiszellen sind klein und wenig gestreckt.

Saxifraga Cotyledon verhält sich ganz ähnlich wie Saxifraga aizoon. Das Sonnenblatt vom Susten 1800 m. stimmt in Bezug auf Zahl und Weite der Pallisaden ganz überein mit dem im botanischen Garten in Bern gewachsenen Schattenblatt.

Saxifraga aspera var. bryoides ist hochalpin und wächst an Felsen und steinigen Orten. Das ganze Blattmesophyll besteht aus rundlich polyedrischen oder kugeligen Zellen, denen die Aussackungen ganz fehlen, die jedoch ziemlich locker mit einander verbunden sind. Der grössere Chlorophyllgehalt ist das einzige Merkmal, das die obern Schichten unterscheidet. Zur Vergleichung stand mir nur ein einziges cultivirtes Exemplar derselben Pflanze aus dem jardin d'acclimatation in Genf zu Gebot. Hier sind die Blätter etwas dicker, und die Zellen der obersten Schicht sind schlauchförmig gestreckt und besitzen ausgeprägten Pallisadentypus.

Gnaphalium Leontopodium. Blätter dieser Pflanze, die in einem sonnigen Garten in Bern gewachsen waren, erweisen sich ziemlich dicker als die untersuchten in der Alpenregion, meist auf Engstlen in einer Höhe von über 2000 m. gesammelten, stehen aber den letzteren an Flächenentwickelung nach. Die Dicke der alpinen beträgt höchstens $^3/_5$ der erstern. Im Blatt von Bern besteht das spezifische Assimilationsgewebe aus einer Schicht langgestreckter und enger Pallisaden; diese sind wohl sechsmal so lang als weit und nehmen etwa die Hälfte der Blattdicke ein. Bei einigen alpinen Blättern sind ebenfalls deutliche Pallisaden vorhanden; dieselben sind jedoch sehr kurz. Ihre Länge beträgt höchstens $^1/_3$ der Pallisaden im Blatt der Ebene, während sie diese an Weite bedeutend übertreffen. Bei andern alpinen Blättern verdient die oberste Schicht den Namen Pallisaden kaum mehr, da sie aus Zellen besteht, die weit und nur ganz unbedeutend senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind. Das Schwammgewebe ist weniger verschieden gebaut, bei den alpinen Blättern sind seine Zellen etwas kleiner. Die Cuticula ist weder in der Tiefregion noch in den Alpen besonders entwickelt.

Soldanella alpina. Die Blätter dieser Pflanze aus dem botanischen Garten in Bern sind bedeutend dicker als die von alpinen Standorten, werden aber von den meisten der letztern in Bezug auf Flächenentwickelung übertroffen. Die Berner Blätter besitzen drei Schichten Pallisadenzellen, diese sind ziemlich eng. Die Epidermiszellen besitzen geradlinige Wände und sind nicht oder nur wenig in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. In den Blättern derselben

Pflanze von der Wahlalp 1700 m. lassen sich zwar diese beiden Pallisadenschichten ebenfalls nachweisen, doch sind dieselben viel kürzer geworden und ihre Zellen weiter; ihre Verbindung ist eine sehr lockere, indem zwischen ihnen kleinere und grössere Lacunen auftreten, so dass häufig eine Pallisadenzelle ihrer ganzen Länge nach an Intercellularräume grenzt und nur an der Querwand mit andern Zellen in Verbindung ist. Die Zellen des Schwammparenchyms sind im Allgemeinen etwas kleiner als in der Ebene, und auch hier haben sich die Intercellularräume erweitert und vermehrt. Die Epidermiszellen sind grösser und in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Bei Blättern aus noch höheren Lagen fehlt die Pallisadenform ganz; das ganze Blattmesophyll besteht aus kugeligen Zellen, die ziemlich locker verbunden sind. Die Zellen der zwei obersten Schichten, welche den Pallisaden der andern Blätter entsprechen, unterscheiden sich von den untern durch weiteres Lumen, grössern Chlorophyllgehalt und durch ihre Anordnung in Reihen (Tafel II, Fig. 6). Die Epidermisaussenwand ist ziemlich dick, die Epidermiszellen jedoch sind nur wenig tangential gestreckt. Es ist wohl selbstverständlich, dass diese typischen Formen durch Uebergänge verbunden sind. So findet man oft, dass die Zellen der obersten Schicht ganz wenig von der Kugelform abweichen, und, indem sie etwas senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind, sich mehr der schlauchförmigen Gestalt nähern. Blätter von Exemplaren, die vereinzelt in bedeutender Höhe, meist über 2400 m. vorkommen, stehen den beschriebenen in Bezug auf Dicke und Flächenentwickelung nach, und das ganze Blattmesophyll besteht aus kleinen rundlichen Zellen von gleicher Grösse, die dazu nur locker mit einander verbunden sind.

Arabis alpina findet sich von der Ebene, wo sie sich im Flusskies angesiedelt, bis in die höhere Region häufig, und je nach ihrem Standorte haben wir einerseits ein ziemlich dickes Blatt mit zwei Schichten Pallisaden, anderseits ein etwas grösseres, aber weniger dickes Blatt, dessen Mesophyll aus locker verbundenen, isodiametrischen Zellen besteht, von denen die beiden obern Reihen sich durch Weitlumigkeit vor den untern auszeichnen. Das Schwammgewebe unterliegt, was seine Mächtigkeit anbetrifft, weniger Schwankungen, dagegen ist sein Gefüge beim alpinen Blatt ein sehr lockeres, da kleinere und grössere Intercellularäume darin auftreten.

Erinus alpinus. Die Blätter aus dem botanischen Garten in Bern unterscheiden sich sofort von den alpinen durch ihre Dicke.

Alle untersuchten Blätter stimmen überein in der Zahl der Zelllagen, alle haben zwei Schichten Pallisaden, welche jedoch nach dem Standorte sehr verschiedene Struktur zeigen. Die alpinen Blätter stehen den andern in Bezug auf Mächtigkeit derselben nach, dazu sind die einzelnen Pallisaden viel weiter und weniger fest und innig verbunden, indem zwischen ihnen viele kleinere Intercellularräume auftreten, welche man im Blatt der Ebene vergeblich sucht. Im Schwammgewebe fehlen scharf ausgeprägte Unterschiede, dagegen ist die Epidermisaussenwand des alpinen Blattes besser entwickelt.

Globularia nudicaulis. Die Blätter eines sonnig gewachsenen Exemplars aus dem botanischen Garten in Bern unterscheiden sich von verschiedenen alpinen Standorten entnommenen durch geringere Flächenausdehnung, aber bedeutendere Dicke. Während die ersteren drei Schichten langgestreckter und enger Pallisaden haben, welche geschlossen neben einander liegen, haben beim alpinen Blatt nur die Zellen der beiden obersten Lagen Pallisadentypus; dazu sind dieselben noch kürzer und weiter. Der dritten Pallisadenschicht des Blattes von Bern entspricht eine Schicht rundlich polyedrischer Zellen, die sich von den darunter liegenden Schwammgewebezellen durch grössern Chlorophyllgehalt und namentlich dnrch ihre Anordnung in eine gerade Reihe unterscheiden. Das Schwammgewebe scheint weniger zu differiren, beim alpinen Blatt sind seine Zellen jedoch etwas kleiner. Bei letzterem sind auch die Zellen der obern Epidermis mehr in der Längsrichtung des Blattes gestreckt.

Globularia cordifolia. Das Blatt dieser Pflanze ist centrisch oder nach der von Heinricher eingeführten Bezeichnung isolateral gebaut. Das Mesophyll besteht dem Haupttheile nach aus Pallisadenzellen, wovon zwei Schichten auf die Ober-, zwei auf die Unterseite fallen. Die letzteren sind etwas kürzer und weiter. Zwischen den Pallisadenschichten sind zwei Lagen chlorophyllarmer, rundlich polyedrischer Zellen eingeschoben. Dies ist der Bau des Sonnenblattes von Meyringen, (Tafel II, Fig. 7), von welchem das alpine Blatt in mehr als einer Beziehung abweicht. (Tafel II, Fig. 8). Zwar ist die Zahl der Lagen dieselbe, aber diese haben verschiedene Ausbildung erfahren. Beim Blatt von Meyringen sind die Pallisadenschichten sehr mächtig, die Zellen derselben sind sehr eng und langgestreckt, wohl sechs mal so lang als weit. Ihre Verbindung ist eine sehr innige, Intercellularräume fehlen ganz zwischen ihnen. Die beiden untern Schichten bestehen aus etwas kürzeren und weiteren Zellen, welche aber immer noch ausge-

sprochenen Pallisadentypus haben. Beim Blatt von der Engstlen (1900 m.) sind vor allem diese an die untere Epidermis grenzenden Zellschichten anders gebaut, sie verdienen den Namen Pallisaden nicht mehr, denn sie sind von rundlich polyedrischer Form und unterscheiden sich kaum von den beiden darüber liegenden mittleren Lagen. Das alpine Blatt hat nicht mehr centrischen, sondern einen ausgesprochen bifacialen Bau. Aber auch die obern Schichten haben an Mächtigkeit verloren, ihre Zellen sind viel weiter geworden, und es treten kleinere Intercellularräume zwischen ihnen auf, wodurch das Gefüge sehr gelockert erscheint. Obere und untere Epidermis zeichnen sich aus durch bedeutend entwickelte Cuticula. Wieder einen etwas abweichenden Bau weist das Blatt dieser Pflanze auf an noch höhern Standorten. Ganz sonnig gewachsene Blätter von der Engstlenalp aus einer Höhe von 2300 m. fallen sofort durch ihre Kleinheit und geringe Dicke auf. Das ganze Blattmesophyll besteht aus sehr kleinen, polyedrischen Zellen, die durchaus keine Aehnlichkeit mit Pallisaden zeigen.

Echium vulgare ist keine alpine Pflanze, sie geht nicht in die höhere Region. Sie findet sich jedoch am Hasleberg ob Meyringen in einer Höhe von 1400 m. an einem sehr sonnigen Standorte. Die Blätter sind, verglichen mit den in Meyringen gewachsenen etwas grösser, dagegen beträgt die Dicke nur $^2/_3$ bis $^3/_4$ der Meyringer Blätter. Die Abnahme der Dicke geschieht auf Kosten der Pallisaden; denn das Schwammgewebe ist bei beiden Formen gleich mächtig und auch gleich gebaut, bei den höher gelegenen etwas lockerer. Das Blatt von Meyringen hat zwei Schichten von Pallisaden, von denen die obere sehr mächtig ist. Ihre Zellen sind fünfmal so lang als weit. Darunter liegt eine zweite etwa halb so lange Schicht. Beim Blatt von Hasleberg fehlt die untere Pallisadenschicht und wird ersetzt durch eine Reihe isodiametrischer Zellen. Die obere Pallisadenschicht hingegen ist ausgebildet, steht aber der entsprechenden beim Meyringer Blatt an Mächtigkeit nach. Die Zellen sind etwa $2^1/_2$ mal so lang als weit und weniger dicht an einander gefügt, indem einzelne Intercellularräume bemerkbar sind.

Cynanchum vincetoxicum ist ebenfalls mehr eine Pflanze der unteren Region; doch findet sie sich im Gadmenthale in einer Höhe von 1300 m. an einer ganz sonnigen Stelle noch häufig. Grössere Flächenentwickelung und geringere Dicke unterscheiden sie schon äusserlich von den in Meyringen gewachsenen. Eine genaue Untersuchung der Blätter zeigt an beiden Standorten eine Pallisadenschicht,

diese ist jedoch beim Blatt von Meyringen fast doppelt so mächtig, als die beim Gadmer Blatt. Bei letzterem sind die Zellen des Schwammgewebes kleiner und das ganze Gefüge viel lockerer. Die Epidermiszellen sind in der Längsrichtung des Blattes gestreckt.

Urtica dioica steigt von der Ebene bis auf die höchsten Punkte der Alpenweide und siedelt sich dort namentlich in den Düngstätten um die Sennhütten und an Ruheplätzen des Viehs auf der Weide an. Den extrem gelegenen Standorten entsprechend haben wir einerseits unten ein verhältnissmässig dickes Blatt mit einer Schicht sehr langer und englumiger Pallisaden, welche in inniger, vollständig lückenloser Verbindung neben einander liegen, wobei die einzelne Zelle 6 mal so ang als weit ist, anderseits ein dünnes Blatt, kaum halb so dick als das erstere, unter der obern Epidermis mit einer Schicht Zellen, die kaum auf den Namen Pallisaden Anspruch machen können. Diese sind nach keiner Richtung vorzüglich ausgedehnt, erscheinen auf dem Querschnitt quadratisch oder halbkreisförmig. Hie und da findet man auch Blätter, bei denen einzelne Epidermiszellen papillenartig erhöht sind. Von dieser Pflanze habe ich zahlreiche Blätter, die auf der Höhe des Gotthardes in der Umgebung des Hospizes gewachsen sind, mit entsprechenden aus Bern verglichen mit spezieller Berücksichtigung des Schwammparenchyms. Dieses scheint in Bezug auf Mächtigkeit sehr wenig zu differiren; bei den Blättern vom Gotthard ist es etwas, wenn auch wenig grösser, besteht dort aber aus kleineren Zellen. Auch haben sich beim alpinen Blatt die Intercellularräume erweitert und vermehrt. Zwischen den beiden extrem gebauten Pallisaden lassen sich unschwer eine Reihe Verbindungsglieder auffinden. Die Blätter von Engstlen (1860 m) zeigen in Bezug auf Länge und Weite der Pallisaden ein intermediäres Verhalten zwischen den Blättern vom Gotthard und von Bern und stimmen in dieser Beziehung so ziemlich mit den Schattenblättern Berns überein.

Alchemilla vulgaris. Diese Pflanze verhält sich ähnlich wie die vorhergehende. Auch sie gehört von der Ebene bis in bedeutende Höhe zu den wenig seltenen Pflanzen, und der anatomische Bau des Blattes hat Aehnlichkeit mit dem der Nessel. Das Sonnenblatt vom botanischen Garten in Bern ist fast noch einmal so dick, als das auf der Höhe des Gotthard gewachsene. An beiden der genannten Standorte hat das Blatt eine Schicht Pallisaden. Bei demjenigen aus Bern ist dieselbe sehr mächtig, nimmt mehr als die Hälfte der Blattdicke ein und besteht aus Zellen, welche wohl achtmal so lang als breit

sind und in lückenloser Verbindung neben einander liegen. Auch bei den alpinen Blättern fehlt die Pallisadenschicht niemals, dieselbe ist jedoch absolut und relativ viel weniger mächtig, denn sie nimmt kaum $^1/_4$ der Dicke des viel dünneren Blattes ein. Die einzelne Zelle ist etwa zweimal so lang als breit. Zwischen ihnen finden sich kleinere Lacunen, und Pallisadenzellen sind nicht selten, die nur an den Querwänden mit andern in Verbindung sind, und die an den Längswänden an Intercellularräume grenzen. Das Schwammgewebe ist auch bei dieser Pflanze ziemlich konstant, höchstens unterscheidet sich das alpine Blatt durch sein viel weniger festes Gefüge.

Acer Pseudoplatanus. Dieser Baum ist in der untern und mittlern Region sehr häufig. Vereinzelte Exemplare finden sich verpflanzt in Höhen über 1800 m., so auf der Engstlenalp (1860 m.). Die Dicke des alpinen Blattes von Engstlen beträgt circa $^3/_5$ von der des in Bern gewachsenen Sonnenblattes. (Tafel II, Figur 9.) In letzterem besteht das spezifische Assimilationsparenchym aus einer Schicht sehr hoher und enger Pallisadenzellen. Das Schwammgewebe besteht aus zwei Lagen. Im Blatt von der Engstlenalp sind die Pallisaden nur $^1/_2$ mal so hoch, dafür aber etwas weiter. Das Schwammparenchym besteht gleichfalls aus zwei Lagen. (Figur 10.) Zwischen diesen beiden extrem gelegenen und extrem gebauten Blättern lassen sich je nach dem Standorte eine Reihe Bindeglieder nachweisen. Auch hier stimmt das Sonnenblatt von Engstlen in Bezug auf Blattdicke und inneren Bau des Blattes ganz überein mit dem Schattenblatt von Bern; die Pallisadenschicht ist bei beiden Blättern gleich mächtig, und auch die Weite der einzelnen Zellen stimmt überein. Die beiden Querschnitte wären zum Verwechseln ähnlich, wenn nicht die dickere Epidermisaussenwand sofort das alpine Blatt erkennen liesse.

Fagus silvatica. *Stahl**) führt die Buche an als Beispiel einer Pflanze von sehr weitgehendem Anpassungsvermögen, indem die Sonnen- und Schattenblätter von einander so verschieden sind, dass man sie für Blätter verschiedener Pflanzen halten könnte. Es ist darum interessant zu sehen, ob auch der Höhenstandort Einfluss auf den Bau der Blätter ausübe. Leider steigt die Buche nicht in die eigentliche alpine Region. Der höchst gelegene Standort in der Schweiz ist nach *Christ* im Gentthal, 1550 m., wo sie noch als geschlossener, kleiner Wald auftritt. Sonnenblätter von diesem Standorte unterscheiden sich ganz deutlich von den Sonnenblättern in Bern, schon äusserlich durch

*) *Stahl* (f. c.) pag. 6—8.

grössere Flächenentwickelung und geringere Dicke, dann aber vor allem durch Bau und Mächtigkeit des Pallisadenparenchyms. Es sind zwar an beiden Orten zwei Schichten typischer Pallisadenzellen vorhanden, aber während diese beim Sonnenblatt von Bern sehr lang und eng sind und zusammen $^2/_3$ der Blattdicke einnehmen, sind dieselben beim Blatt aus dem Gentthal erheblich kürzer und nehmen zusammen nicht die Hälfte der Blattdicke ein. Die einzelne Pallisade ist bedeutend weiter als beim Sonnenblatt von Bern. - Das Sonnenblatt vom Gentthal entspricht in Bezug auf Grösse und Bau einem halbschattig gewachsenen von Bern. Das Schwammgewebe ist bei beiden Blättern von gleicher Mächtigkeit, dagegen sind im alpinen Blatt die Intercellularräume grösser, als beim halbschattigen von Bern und so die Verbindung der Schwammzellen eine sehr lockere.

Dianthus silvestris. Diese Pflanze hat centrisch gebaute Blätter. Auf die mit mächtig verdickter Aussenwand versehenen Epidermen folgen jederseits drei Lagen von Pallisaden. Die Blattmitte nimmt ein vorwiegend aus rundlichen, zum Theil auch etwas parallel der Blattfläche gestreckten Zellen bestehendes Schwammparenchym ein. Die Pallisaden der Oberseite sind sehr eng und länger als die der Unterseite. Blätter von alpinen Standorten weichen in einigen Beziehungen von dem beschriebenen Bau ab. Vor allem ist die Dicke des Blattes viel geringer; dann hat das Blatt nicht mehr einen so ausgesprochen centrischen Bau, indem die an die untere Epidermis grenzenden Zellschichten durch Verkürzung ihres Längen- und Verlängerung des Querdurchmessers die cylindrische Form verloren und rundlich polyedrische Form angenommen haben. Sie unterscheiden sich von den mittleren Lagen nur durch weiteres Lumen. Dieselbe Veränderung ist mit der dritten der obern Pallisadenschichten vor sich gegangen. Ihre Zellen sind von den der darunter liegenden mittleren Lagen nicht zu unterscheiden. Diese Zellen der zwei obersten Schichten zeigen zwar immer noch deutlichen Pallisadentypus, sind jedoch kürzer und weiter geworden. So ist auch hier das Blatt aus einem isolateralen zu einem bifacialen geworden. An den höchsten Stellen ihres Vorkommens weicht der Bau von dem beschriebenen wieder ab. Bei Blättern aus einer Höhe von 2300 m. (Engstlenalp) haben die obern Zellschichten ihre schlauchförmig gestreckte Form aufgegeben. Das ganze Blattmesophyll besteht hier aus einem Gewebe gleichgestalteter, kleiner, isodiametrischer Zellen, und die Epidermiszellen sind in kleine Papillen ausgewachsen.

Silene inflata. Diese Pflanze ist in der Ebene gemein und steigt bis in die höhere Region, sie findet sich z. B. auf dem Gipfel

des Faulhorn und in der Umgebung des Gotthardhospizes nicht selten. In der Ebene ist der Bau der Blätter vollkommen isolateral, das ganze Blattmesophyll besteht aus 4 Pallisadenschichten, von denen zwei der obern, zwei der untern Epidermis anliegen, und dazwischen in der Blattmitte stehenden, kugeligen oder parallel der Blattoberfläche gestreckten Zellen. Sehr oft sind einzelne der Pallisadenzellen durch eine Querscheidewand getrennt, so dass an einzelnen Stellen drei Pallisadenschichten auftreten. An vielen Exemplaren habe ich nachgewiesen, dass mit der Höhe das Blatt an Flächenausdehnung gewinnt, dafür an Dicke abnimmt. Die Pallisaden werden kürzer und weiter, und zwar sind es weder die an die untere Epidermis grenzenden, welche zuerst ihre schlauchförmige Gestalt aufgeben und aus der langcylindrischen in die kugelige Form übergehen. Aber auch die obern Pallisadenschichten erleiden eine Veränderung, indem sie kürzer und weiter werden; schliesslich nehmen auch sie kugelige Gestalt an, unterscheiden sich jedoch von den unter ihnen liegenden Zellen durch weiteres Lumen. Blätter dieser Pflanze, die am Susten in einer Höhe von 1890 m. ganz sonnig gewachsen sind, stimmen sowohl äusserlich, wie im anatomischen Bau ganz überein mit Schattenblättern derselben Pflanze aus dem botanischen Garten in Bern. An beiden Orten haben wir unter der obern Epidermis eine Schicht grosser kugeliger Zellen und darunter ein aus kleinen, rundlichen Zellen bestehendes, lockeres Schwammparenchym; das alpine Blatt unterscheidet sich jedoch leicht durch stärkere Epidermisaussenwand, welche der des Sonnenblattes der Ebene nicht nachsteht. An den höchsten Stellen ihres Vorkommens, z. B. auf dem Gotthard fehlt auch diese Schicht grösserer halbkugeliger Zellen unter der obern Epidermis, und das ganze Blattmesophyll besteht aus sehr kleinen, gleichmässigen Zellen.

Gentiana acaulis. Das Sonnenblatt aus dem botanischen Garten hat zwei Pallisadenschichten, deren Zellen langgestreckt und englumig und ohne Zwischenräume aneinandergefügt sind. Das Schwammparenchym nimmt etwa den dritten Theil der Blattdicke ein, die Zellen desselben sind meistens rundlich polyedrisch, einzelne sind parallel der Epidermis gestreckt. Alpine Blätter dieser Pflanze von den verschiedensten Standorten sind viel weniger dick, und eine genaue Untersuchung zeigt, dass die Pallisaden vollständig fehlen. An Stelle derselben finden sich unter der obern Epidermis zwei Lagen weitlumiger Zellen, die durchaus keinen Anspruch auf den Namen Pallisaden erheben können, da ihr Querdurchmesser dem Längendurch-

messer durchaus nicht nachsteht. Das Schwammparenchym scheint weniger zu differiren, doch sind seine Zellen kleiner und alle mehr oder weniger rundlich polyedrisch; parallel der Oberfläche gestreckte scheinen zu fehlen. Das ganze Blatt hat ein sehr lockeres Gefüge, indem sich die Intercellularräume erweitert und vermehrt haben. Die Epidermisaussenwand des alpinen Blattes ist mehr entwickelt.

Biscutella lævigata. Beim Sonnenblatt aus dem botanischen Garten in Bern nehmen die zwei Pallisadenschichten $^2/_3$ der Blattdicke ein. Die einzelnen Zellen sind langgestreckte und enge Schläuche, deren Verbindung eine sehr feste ist, da Lacunen zwischen ihnen ganz fehlen. Die Zellen des Schwammgewebes sind rundlich polyedrisch oder radial gestreckt. Beim Blatt von Engstlen sind zwar ebenfalls zwei Schichten Pallisaden vorhanden, dieselben nehmen jedoch kaum die Hälfte der Blattdicke des viel dünnern Blattes ein. Namentlich ist die obere Schicht sehr kurz geblieben, dafür sind die einzelnen Zellen bedeutend weiter; zwischen ihnen haben sich kleinere und grössere Zwischenräume aufgethan, welche nicht selten die benachbarten Zellen so von einander trennen, dass dieselben nur an den Querwänden ihre Verbindung mit andern Zellen herstellen. Auch im Schwammgewebe haben sich die Intercellularräume erweitert und vermehrt. Die Epidermiszellen sind grösser als in der Ebene und tangential gestreckt.

Ranunculus acris. Auch diese Pflanze steigt von der Ebene bis in bedeutende Höhe, sie findet sich z. B. in der Nähe des Gotthardhospizes nicht selten. Das Blatt der Ebene hat eine Schicht Pallisaden, die jedoch sehr mächtig ist. Beim Blatt vom Gotthard ist die oberste Zellschicht des Blattmesophylls auch scharf vom darunter liegenden Gewebe differenzirt, aber ihre Zellen sind sehr klein und wenig länger als breit. Zwischen diesen beiden Formen finden sich auch hier viele Uebergänge, die Blätter von Andermatt halten ungefähr die Mitte in Bezug auf Länge der Pallisaden, an Weite übertreffen sie die andern beiden.

Chenopodium bonus Henricus. Alle untersuchten Blätter besitzen zwei Schichten Pallisaden, diese differiren jedoch sehr in Bezug auf Länge, Weite und Verbindung, so nämlich, dass Blätter höherer Standorte kürzere und weitere Pallisaden und ein sehr lockeres Gefüge haben. Bei den Blättern vom Gotthard stehen die meisten Pallisaden nur vermittelst der Querwände mit andern in Verbindung, während ihre Längswände rings an Intercellularräume grenzen.

Gypsophila repens hat an sonnigen Standorten der Ebene zwei Schichten langer und enger Pallisaden. Das darunter liegende Schwammgewebe besteht aus vier Lagen rundlich polyedrischer oder radial gestreckter Zellen. Das ganze Blatt hat ein sehr festes Gefüge. Bei den Blättern aus der alpinen Region fehlen Zellen von der schlauchförmig gestreckten Form der Pallisaden vollständig. An ihrer Stelle finden sich unter der obern Epidermis zwei Schichten halbkugeliger Zellen, die sich durch weites Lumen und durch ihre Anordnung in gerade Reihen leicht von den darunter liegenden Zellen des Schwammparenchyms unterscheiden. Die Zellen des letzteren sind kleiner und von lockerer Verbindung.

Arnica montana. Ein Blatt aus einem sonnigen Garten Berns hat zwei Schichten langer, enger Pallisaden. Das Schwammgewebe besteht aus mehreren Lagen rundlicher, mit Aussackungen versehener oder parallel der Oberfläche gestreckter Zellen. Blätter von der Melchalp (1890 m.) unterscheiden sich schon äusserlich durch grössere Flächenausdehnung, aber geringere Dicke. An Stelle der Pallisaden finden wir eine Schicht, deren Zellen nicht länger, als weit sind. Das darunter liegende Schwammgewebe ist ausserordentlich locker, indem es zahlreiche Intercellularräume von bedeutender Grösse enthält. Auch die Epidermiszellen sind grösser und tangential gestreckt mit gewundenen Seitenwänden. Die Epidermisaussenwand ist stark verdickt.

Linaria alpina ist eine alpine Pflanze, welche sich herabgeschwemmt in der Ebene, z. B. im Flusskies, nicht selten findet. Die Blätter der Ebene haben einen centrischen Bau, das ganze Blattmesophyll besteht aus einer Zellenform, aus langgestreckten cylindrischen Zellen. Beim alpinen Blatt ist der Bau des Blattes insofern ein anderer, als diese cylindrischen Zellen kürzer und weiter geworden sind: das ganze Mesophyll besteht aus isodiametrischen Zellen, und nur in einzelnen Fällen hat die obere subepidermale Zellschicht den Charakter einer Pallisadenschicht beibehalten.

Lotus corniculatus. Der Bau dieses Blattes ist centrisch. Beim Sonnenblatt der Ebene sind die beiden obersten, wie die beiden untersten Schichten des Blattmesophylls zu Pallisaden ausgebildet. Zwischen denselben ist ein aus vier Lagen bestehendes Gewebe, deren Zellen meist isodiametrisch, aber auch radial gestreckt sind. Die Pallisadenzellen der obern Schichten sind sehr lang, englumig und liegen lückenlos neben einander. Die Zellen der unteren Schichten sind kürzer

und weiter. Mit zunehmender Höhe des Standortes verändert sich der Blattbau in der mehrmals beschriebenen Weise, die Weite der Pallisaden nimmt zu auf Kosten der Länge. Die Intercellularräume werden grösser, und ihre Zahl vermehrt sich. Die Epidermiszellen sind etwas papillenartig erhöht und haben stark entwickelte Cuticularschichten.

Taraxacum officinale ist von der Ebene bis in die höhere Region gemein. Das Sonnenblatt der Ebene hat zwei Schichten nicht gerade langer, aber enger Pallisaden und darunter ein aus vier Lagen bestehendes Schwammgewebe. Auch hier tritt mit der Höhe eine Aenderung in der Blattstruktur ein, indem die Pallisaden kürzer und weiter werden. An besonders hoch gelegenen Standorten besteht das ganze Blattmesophyll aus kleinen, rundlichen Zellen.

Sorbus aucuparia hat in der Ebene zwei Schichten langer und enger Pallisaden; die der obern Schicht sind länger, als die untern, wohl achtmal so lang als weit. Beim Blatt von Engstlen ist nur noch eine Schicht Pallisaden vorhanden; ihre Zellen sind dazu kürzer und weiter geworden. Das Schwammgewebe zeigt keine scharf ausgeprägten Unterschiede.

Als einjährige Kulturpflanzen standen mir zur Untersuchung und Vergleichung zu Gebot Kartoffel, Salat und weisse Rübe. Kartoffeln fand ich auf der Nordseite der Alpen an ihrem höchsten Standorte in Andermatt und Hasleberg (1400 m.), weisse Rüben und Salat gehen so weit in die Höhe als menschliche Wohnungen. Belege dafür sind die Gärtchen beim Gotthardhospiz und beim Hôtel Stein am Susten.

Solanum tuberosum, Kartoffel.*) Die Blätter dieser Pflanze machen in einer Beziehung eine Ausnahme von den bisher beschriebenen Pflanzen. Sonnenblätter vom Hasleberg, von Gadmen und Andermatt sind zwar alle etwas grösser, als Sonnenblätter von Bern und Meyringen. Aber diese grössere Flächenausdehnung findet hier nicht statt auf Kosten der Dicke; denn letztere ist bei Blättern von alpinen oder subalpinen Standorten nicht geringer, sondern in den meisten Fällen gleich, in einzelnen sogar mächtiger als bei den Berner und Meyringer Blättern. Bei allen Blättern haben wir eine Pallisadenschicht, die ungefähr die Hälfte der Blattdicke einnimmt, aber diese Pallisaden sind

*) Nach *Fischer*, Gefässpflanzen des Berner Oberlandes ist der höchste Standort für die Kartoffel im Berner Oberlande Mürren (1630 m). Von diesem Standorte standen mir jedoch keine Exemplare zur Untersuchung zu Gebot.

sehr verschieden von einander. Beim Blatt von Bern sind dieselben sehr eng, sechsmal so lang als weit, und ihre Anordnung ist eine sehr innige: Lücken oder Intercellularräume finden sich keine zwischen ihnen. Bei den Blättern der oben genannten Höhenstandorte sind die Pallisaden nicht weniger lang, aber wohl noch einmal so weit. Sie sind ferner häufig nicht alle gleich lang und auch sonst verschieden gebaut, indem einzelne etwas von der gewöhnlichen cylindrischen Form abweichen und in ihrem untern Theile keulenförmig sich erweitern oder sogar kleinere Aussackungen zeigen. Dies ist desshalb möglich, weil das Gefüge ein sehr lockeres ist und grosse Intercellularräume zwischen den Pallisaden auftreten. Die Zwischenräume sind nicht selten so gross, dass Pallisaden an ihren Längswänden nur an solche grenzen und nur vermittelst der Querwände mit andern Zellen Verbindung herstellen. Auch die Anordnung der Schwammparenchymzellen ist eine sehr lockere. Die Epidermiszellen sind etwas grösser und mehr gestreckt, als dies bei den Blättern der Ebene der Fall ist.

Lactuca sativa. Diese Pflanze stand mir, wie schon angedeutet, zur Vergleichung zu Gebot aus den kleinen Gemüsegärten von Hotel Stein am Susten, Engstlen, Andermatt und demjenigen beim Gotthardhospiz. An den genannten Orten gedeiht der Salat noch gut, wenn auch nicht mit der Ueppigkeit, wie in der Ebene. Mit etwa sechs Blättern schliesst er sein Wachstum ab, ohne dass es zur «Kopfbildung» kommt. Zur Vergleichung mit diesen habe ich nur die ersten, freistehenden Blätter junger Exemplare der Tiefregion benutzt, weil die Blätter des Kopfsalates, namentlich die innern, meist aus einem ziemlich gleichmässigen, kleinzelligen Gewebe bestehen. Mit Ausnahme der Blätter von Andermatt sind die alpinen Blätter kleiner, als die der Ebene. Ueber die Dicke lässt sich nichts Bestimmtes sagen. Die untersuchten alpinen Blätter differiren in dieser Beziehung selbst bedeutend und zwar oft Blätter desselben Standortes, indem einzelne von ihnen die Blätter von Bern und Meyringen an Dicke übertreffen, die Mehrzahl ihnen jedoch nachsteht. Das Sonnenblatt der Tiefregion hat eine Schicht Pallisaden, die etwas mehr als den dritten Theil der Blattdicke einnehmen. Sie sind nicht gerade eng, wohl aber ist ihre Verbindung eine sehr innige, indem Intercellularräume zwischen ihnen ganz fehlen. Der untere Theil der Blattdicke wird von einem kleinzelligen, aber wenig lockern Gewebe eingenommen. Das alpine Blatt unterscheidet sich sofort durch die auffallend lockere Anordnung und Verbindung seiner Zellen und durch den Mangel an Pallisaden. Die unter

der obern Epidermis gelegene Zellschicht besteht aus sehr weitlumigen Zellen von der verschiedensten Form. Rundlich polyedrische und prismatische, parallel oder senkrecht zur Oberfläche gestreckte Zellen mit kleineren oder grösseren Aussackungen finden sich in der gleichen Zellschicht. Dazu ist die Verbindung derselben eine möglichst lockere, indem sich zwischen den einzelnen Zellen grosse Zwischenräume ausbilden, nicht minder gross, als die sie begrenzenden Zellen. Auch das Schwammgewebe hat ein sehr lockeres Gefüge, indem zahlreiche und grosse Intercellularräume zwischen seinen Zellen auftreten. Die Blätter vom Gotthard weichen insofern von dem beschriebenen Baue ab, als die oberste, den Pallisaden entsprechende Schicht aus gleichmässigen, rundlichen Zellen besteht.

Brassica Rapa, weisse Rübe. Die Blätter aus dem Gärtchen am Stein sind weniger dick als die von Meyringen. Während jedoch bei den letzteren deutlich 3 Schichten von Pallisaden vorhanden sind, welche zusammen $^2/_3$ der Blattdicke einnehmen, besteht bei jenen die ganze obere Hälfte des Blattes aus grossen, kugeligen oder nur wenig senkrecht zur Oberfläche gestreckten Zellen von sehr lockerer Verbindung.

Nachdem ich bereits im Sommer 1887 an verschiedenen Pflanzen den abweichenden Bau der Blätter aus alpinen Standorten nachgewiesen, war ich bemüht, die Unterschiede im Blattbau auch auf experimentellem Wege zu erhalten. Ich säete darum zu gleicher Zeit im botanischen Garten in Bern und bei dem mehrmals genannten Hotel Stein am Susten (1860 m.) verschiedene Saxifragaarten aus, bei denen die Standortsunterschiede besonders ausgeprägt waren. Die Kulturen wurden Anfangs April angelegt und für die am Susten die nöthige Erde einem Garten in Meyringen entnommen. Leider gingen die jungen Saxifragapflänzchen bald nach ihrer Keimung zu Grunde. Dagegen entwickelten sich in den Töpfen aus in der Erde enthaltenen Samen verschiedene andere Pflanzen, wie *Atriplex patula. Stellaria media, Lamium purpureum* etc. Diese kamen bis zum Blühen und boten mir nun ebenfalls geeignetes Material zur Untersuchung der Frage, was für einen Einfluss der Höhenstandort auf die Anatomie des Blattes ausübe.

Schon eine oberflächliche Vergleichung ergab, dass diese Pflänzchen am Susten nicht weniger üppig waren, als andere Exemplare derselben Arten in dem Garten von Meyringen, aus welchem die Erde kam. Die Blätter zeigten so ziemlich gleiche Flächenentwickelung, dagegen waren die Blätter am Susten durchgehends weniger dick.

Atriplex patula hat in der Ebene zwei Schichten Pallisaden, die zusammen ungefähr $^2/_3$ der Blattdicke einnehmen; die einzelnen Zellen sind englumig und ihre Verbindung eine innige, lückenlose. Das Schwammgewebe besteht aus vier Schichten rundlicher Zellen. Beim Blatt vom Susten*) sind die zwei Pallisadenschichten ebenfalls vorhanden, sie nehmen jedoch kaum die Hälfte des viel dünneren Blattes ein. Aber in viel grösserem Masse, als die Länge der Zellen abgenommen, hat die Weite derselben zugenommen, so dass sie oft sich der Kugelgestalt sehr nähern und an Weite die Pallisaden der Meyringer Blätter weit übertreffen. Mit der Neigung zur Abrundung, die die Zellen an den Tag legen, treten grössere und kleinere Zwischenräume zwischen ihnen auf, die sich oft längs der ganzen Pallisade erstrecken, so dass auch hier einzelne Zellen nur durch Querwände mit andern in Verbindung sind. Das Schwammparenchym besteht auch aus vier Lagen, unterscheidet sich aber durch sein lockeres Gefüge. Die Epidermiszellen verhalten sich gleich, dagegen ist die Cuticula des alpinen Blattes etwas mehr entwickelt.

Stellaria media verhält sich ähnlich. Das Blatt von Meyringen hat eine Schicht langer und enger Pallisaden, deren Verbindung eine sehr innige ist. Beim alpinen Blatt ist diese Schicht ebenfalls vorhanden, ihre Zellen haben sich jedoch bedeutend erweitert und meist auch verkürzt. Im übrigen verhalten sich die Zellen dieser Schicht sehr verschieden; während einige bei grosser Weite doch noch deutlich cylindrische Form haben, sind andere von rundlicher, mehr kugeliger Gestalt und hie und da mit kleineren Aussackungen versehen, wie sie sonst nur den Zellen des Schwammgewebes eigen sind. Letzteres ist nur möglich, weil die Verbindung der Zellen eine sehr lockere ist. Benachbarte Zellen sind nicht selten der ganzen Länge nach durch grössere Intercellularräume getrennt. Auch im Schwammgewebe ist die Anordnung der Zellen eine gelockerte, mehr als dies beim Blatt der Tiefregion der Fall ist.

Lamium purpureum. Das Mesophyll besteht an beiden Standorten aus vier Lagen. Beim Blatt von Meyringen sind die beiden obern zu typischen Pallisaden ausgebildet, unter welchen das aus rundlichen Zellen bestehende Schwammparenchym liegt. Das ganze Blatt hat ein sehr festes Gefüge, namentlich sucht man zwischen den

*) Den Herren *J. Tännler,* Gastwirth zum Hotel Stein am Susten, und *B. Tännler*, Lehrer in Innertkirchen, welche die Culturen unter ihren besondern Schutz genommen, sage ich hiemit für gute Besorgung derselben meinen besten Dank.

Pallisaden vergebens nach Intercellularräumen. Beim alpinen Blatt haben die beiden obern Schichten ihre schlauchförmig gestreckte Form verloren, sie sind kugelig und unterscheiden sich von den darunter liegenden Zellen des Schwammgewebes durch weites Lumen. Es treten ferner im ganzen Blatt grössere und kleinere Zwischenräume auf, welche die Verbindung der Zellen zu einer sehr lockeren gestalten.

Zusammenfassung der gefundenen anatomischen Thatsachen.

Die angeführten und beschriebenen Beispiele, denen sich unschwer viele andere beifügen liessen, mögen genügen, um die Abweichungen im anatomischen Bau der Alpenblätter zu illustriren.

Fassen wir die im Vorangehenden descriptiv dargestellten Fälle zusammen, so kommen wir zu dem Resultat, dass, abgesehen von den Einflüssen des sonnigen oder schattigen Standortes, die sich in den Alpen in gleicher Weise geltend machen, wie in der Tiefregion, die Blätter von alpinen Standorten in ihrer Struktur nicht unwesentlich differiren von denjenigen der Ebene.

Eine oberflächliche Untersuchung zeigt, dass die alpinen Blätter den in der Ebene gewachsenen an Dicke nachstehen. Es wird zwar als eine charakteristische Eigenthümlichkeit der alpinen Vegetation Dickblättrigkeit angegeben, und es ist wohl auch richtig, dass unter den alpinen Pflanzen solche mit dicken, fleischigen Blättern weniger selten sind, als in der Ebene. Die nämliche Pflanze bildet jedoch unter sonst gleichen Verhältnissen in der Ebene dickere Blätter aus, als in der Alpenregion. Dieser Satz gilt nicht etwa nur für die gewöhnlichen breiten Blätter, sondern nicht weniger für die eigentlichen Dickblätter, welche sich der Cylinderform nähern. So stehen alle untersuchten Blätter der Saxifraga aizoïdes aus alpinen Standorten den im Belpmoos bei Bern oder in Genf gewachsenen an Dicke nach. Von allen untersuchten Pflanzen macht in dieser Hinsicht einzig die Kartoffel eine Ausnahme, deren Blätter an höheren Standorten durchgehends ebenso dick oder dicker sind, als die in der Ebene, während andere, wie Anthyllis, Lactuca sativa etc. wohl in einzelnen Fällen sich abweichend verhalten, im Ganzen aber doch die obige Regel bestätigen.

Mit der Abnahme der Dicke Hand in Hand geht sehr oft eine Zunahme der Flächenentwickelung. Die Blätter werden nach oben dünner, dafür aber von grösserem Umfang. Dicke und Blattgrösse

sind bis auf einen gewissen Grad umgekehrt proportional. Dieser Unterschied, grössere Flächenausdehnung der alpinen Blätter, ist jedoch weniger allgemein, als Abnahme der Dicke. Bei einer Reihe von Pflanzen war in dieser Beziehung keine wesentliche Aenderung zu constatiren, wie dies im descriptiven Theile jedesmal angegeben war. Andere hingegen entwickeln in der Höhe ihre Blätter mit einer Ueppigkeit und mit solchem Umfange, wie dies nur im Waldesschatten der Tiefregion der Fall ist. So bildet, um ein Beispiel anzuführen, Saxifraga cuneifolia am Spicherberg (1550 m.) ob Innertkirchen Blätter aus, die an Grösse die im botanischen Garten in Bern gewachsenen weit hinter sich lassen.

Auch bei den Blättern der Buche im Gentthal, dem höchsten Standorte in der Schweiz, ist eine Zunahme der Blattgrösse nachzuweisen, sie entsprechen etwa den halbschattig gewachsenen Blättern in Bern.

Aehnliche Beobachtungen hat schon *Kerner* gemacht. Er schreibt darüber folgendes*): «Auf den sonnigen Halden des Monte Baldo in Venetien, weit über der Holzgrenze, grünt ein Lerchensporn (Corydalis fabacea) mit derselben Ueppigkeit wie im schattigen Waldgrunde des niedern Hügellandes, und an einer Stelle der Solsteinkette in Tirol erheben sich über das Gerölle in einer Seehöhe von 1800 m. Bingelkraut und gelbe Taubnessel, Baldrianarten, Seidelbast und Farne mit demselben Umfange ihrer Blätter, wie im Waldesschatten der Tiefregion».

Zu diesen genannten Unterschieden, welche mehr die äussere Gestalt des Blattes betreffen, kommen noch solche in dem Gewebe des Blattes, namentlich im Bau des typischen Assimilationsparenchyms, der Pallisaden. Die Gesammtzahl der Zellenlagen im Blattmesophyll scheint zwar meist konstant zu sein, abweichend hingegen ist die Ausbildung, die sie erfahren. Es lassen sich zwei Fälle unterscheiden.

1. Die Zahl der als Pallisaden ausgebildeten Zelllagen differirt nicht; sie ist im alpinen Blatt nicht geringer, als bei dem der Ebene. Das ist namentlich dann der Fall, wenn nur wenig solcher sind, eine oder zwei. Dann unterscheiden sich diejenigen des alpinen Blattes durch geringere Mächtigkeit. Die einzelnen Pallisadenzellen sind viel weniger langgestreckt, absolut und relativ kürzer. Während

*) *Kerner A.* von Marilaun. Das Pflanzenleben. I. Band: Gestalt und Leben der Pflanze. Leipzig, Bibliographisches Institut. 1887, pag. 264.

sie beim Blatt der Tiefregion beispielsweise $^2/_3$ oder $^1/_2$ der Blattdicke einnehmen, sind sie bei alpinen Blättern auf einen viel kleineren Bruchtheil der Dicke des ohnehin dünnern Blattes reduzirt. In den allermeisten Fällen geht Hand in Hand mit der Abnahme der Länge eine fernere Veränderung, der Durchmesser der Zelle wird weiter, und diese entfernt sich so noch mehr von der schlauchförmig gestreckten Gestalt. Pallisadenzellen in der Tiefregion, die sehr langgestreckt und englumig, 6 bis 8 mal so lang als weit sind, entsprechen in der Alpenregion solche, die mehr als noch einmal so weit, aber höchstens halb so lang sind.

Als besonderer Fall, der theilweise von dem genannten abweicht, wäre hier zu nennen das Verhalten der Kartoffel und einiger anderer Pflanzen, welche ein intermediäres Verhalten zeigen, indem die Pallisaden ihrer Blätter an alpinen Standorten kaum weniger lang, aber mehr als noch einmal so weit sind, als in der Tiefregion.

2. Die Zahl der als Pallisaden ausgebildeten Zellschichten wird mit der Höhe eine geringere. Hat das Blatt in der Ebene mehrere Schichten, so sind nicht selten beim alpinen Blatt eine oder mehr als eine Schicht weniger, wozu dann noch kommt, dass meistens mit der Zahl auch die Mächtigkeit der restirenden Schichten geringer geworden ist. Sind beim Blatt der Tiefregion nur wenig Lagen, eine oder höchstens zwei, zu Pallisaden ausgebildet, so fehlen die letztern beim alpinen Blatt nicht selten ganz. Der Unterschied kann also so weit gehen, dass Blätter einer Pflanze in der Ebene mit, in der Höhe ohne Pallisaden vorkommen, wofür Soldanella alpina und pusilla ein Beispiel bieten.

Isolaterale Blätter, die also Pallisaden auf der Ober- und Unterseite besitzen, zeigen in der Höhe nicht selten bifacialen Bau, indem die Pallisaden der Unterseite durch Abnahme des Längendurchmessers ihre typische gestreckte Form eingebüsst haben.

Auch in dem Falle, in welchem Blätter alpiner Standorte sich unterscheiden durch kleinere Zahl der Pallisadenschichten, die noch dazu weniger mächtig sind, kommt der fernere Unterschied hinzu, dass die einzelne Zelle mit der Abnahme der Längenausdehnung zugleich weiter wird, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle. So sind bei Arabis alpina, Globularia cordifolia und vielen andern die beiden obersten, unter der obern Epidermis gelegenen Zellschichten nicht nur kürzer, sondern auch bedeutend weiter, als die entsprechenden der Ebene.

In dem Masse, als die Ausdehnung senkrecht zur Blattfläche abnimmt, nimmt diejenige parallel derselben zu. Dies kann so weit gehen, bis ihre Werthe sich gleichkommen und die Zelle aus der langgestreckten, schlauchförmigen in die kugelige oder rundlich polyedrische übergegangen ist.

Zu den genannten Unterschieden im Bau der Assimilationszellen kommt ein fernerer, der mehr ihre Verbindung betrifft. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Blätter alpiner Standorte sich durch lockere Struktur auszeichnen. Zahl und Grösse der Intercellularräume nehmen mit der Höhe zu. Dies ist nicht nur der Fall bei den Blättern, deren Pallisadenzellen an alpinen Standorten durch weite, kugelige Zellen ersetzt werden, welche selbstverständlich in weniger innige Verbindung treten können, als enge, schlauchförmig gestreckte Zellen, die sich parallel aneinander legen, sondern nicht weniger bei denjenigen, welche auch in der Alpenregion typische Pallisaden beibehalten. Die Verbindung derselben ist meist eine viel weniger feste und innige, indem zwischen ihnen häufig Intercellularräume auftreten. Diese können sich bis zu bedeutender Grösse erweitern; sie erstrecken sich nicht selten längs der ganzen Pallisade und sind oft auf dem Querschnitt nicht weniger breit, als die anliegenden Zellen. Bilder kommen häufig vor, in denen Pallisaden nur an ihren Querwänden Verbindung mit andern Zellen herstellen, während sie an den Längswänden rings von Intercellularräumen umgeben sind. Dieser Unterschied, weniger feste Verbindung der Pallisadenzellen, verursacht durch mehr und grössere Intercellularäume, scheint allgemeiner zu sein, als die oben genannten im Bau der einzelnen Zellen.

Das Schwammgewebe scheint weniger zu differiren mit dem Standorte. Die Zahl der Lagen bleibt sich in den meisten Fällen gleich. Häufig sind seine Zellen an höhern Standorten etwas kleiner, doch ist diese Thatsache nicht so allgemein, dass man sie als charakteristisches Merkmal des alpinen Blattes hinstellen könnte. Es fehlt auch nicht an Beispielen, bei denen das Umgekehrte der Fall ist.

Wohl aber gilt voll und ganz auch für das Schwammgewebe, was über die Verbindung der Pallisadenzellen gesagt wurde. Sein Gefüge ist an höhern Standorten ein weniger festes, indem sich auch hier die Zahl und Grösse der Intercellularräume in den Blättern der alpinen Region vermehrt hat.

Aus dem Mitgetheilten ergibt sich, dass das Laubblatt unter dem Einfluss des alpinen Standortes verschiedene Veränderungen erleidet,

die es von dem der Ebene unterscheiden. Die Unterschiede sind theils äussere und offenbaren sich in der geringeren Dicke, welche oft von einer grössern Flächenentwickelung des Blattes begleitet ist, theils betreffen sie den inneren Bau und die Struktur des Blattes.

An alpinen Blättern ist das typische Assimilationssystem, das Pallisadengewebe, weniger stark entwickelt, das ganze Blattmesophyll hat ein sehr lockeres Gefüge, indem die lufterfüllten Intercellularräume mit der Höhe an Zahl und Grösse zunehmen.

In der Einleitung wurde darauf aufmerksam gemacht, dass Blätter von schattigen Standorten nicht unwesentlich differiren von den in direktem Sonnenlichte gewachsenen. Nach *Stahl* unterscheiden sich die Schattenblätter schon äusserlich durch grössere Flächenentwickelung und geringere Dicke, sind aber ganz besonders charakterisirt durch die Unterschiede im anatomischen Bau, indem das Pallisadengewebe viel weniger stark ausgebildet ist, während die Intercellularräume an Grösse zunehmen.

Vergleichen wir mit diesen die Schattenblätter kennzeichnenden Eigenthümlichkeiten die Abweichungen im Bau des Blattes an alpinen Standorten, so fällt sofort die grosse Uebereinstimmung zwischen alpinen Blättern und Schattenblättern auf.

Wir kommen zu dem überraschenden Resultat, *dass die in den Alpen an freien, sonnigen Standorten gewachsenen Blätter in Bezug auf ihre Form und Struktur des Mesophylls mit den Schattenblättern der Ebene übereinstimmen, indem sie die für die Schattenformen charakteristischen Veränderungen erleiden.*

Diese Regel erleidet jedoch Modifikationen. Aus der Vergleichung sehr vieler Fälle aus den verschiedensten Standorten ergibt sich, dass wir es hier nicht mit einem unumstösslichen Gesetze, sondern mit einer Regel zu thun haben, die einzelne Ausnahmen zulässt.

Ich will nur auf zwei Ausnahmen besonders aufmerksam machen, auf den abweichenden Blattbau der Pflanzen an besonders hoch gelegenen Standorten und auf das regelwidrige Verhalten der Pflanzen auf der Moräne des Stein- und Steinlimmigletschers am Susten. Wir werden sehen, dass die erste Ausnahme nur eine scheinbare ist, während die andere von Wichtigkeit ist für die Beantwortung der Frage, warum die Alpenblätter Schattenblätter sind.

Im ersten Falle besteht nämlich die scheinbare Abweichung von der Regel darin, dass die Blätter der Pflanzen an besonders hoch gelegenen Standorten, meist in Höhen über 2000 m, wo die Vegetation

nicht mehr ein geschlossenes Vorkommen zeigt, sondern nur vereinzelte Exemplare ein kümmerliches Dasein fristen, sehr klein werden und neben sehr geringer Dicke auch eine bedeutende Abnahme der Flächenausdehnung zeigen. Die Zellen der unter der obern Epidermis gelegenen Schichten unterscheiden sich weder durch Grösse noch Form von den darunter liegenden, sondern das ganze Blattmesophyll besteht aus gleichen, kleinen, isodiametrischen Zellen. Diese Ausnahme ist, wie schon gesagt, nur eine scheinbare, denn wir wissen, dass die Schattenblätter nur bis zur Erreichung eines bestimmten Maximums an Grösse zunehmen, von welchem ab die Grösse wieder abnimmt, wobei das Gewebe des Blattes ein kleinzelliges wird. Diese Blätter, die an besonders hoch gelegenen Standorten gewachsen, würden, wenn man die Vergleichung zwischen Alpenblättern und Schattenblättern weiter ausführen will, den etiolirten oder doch Spuren des Etiolements zeigenden Blättern entsprechen.

Die auf der Moräne am Rande des Stein- und Steinlimmigletschers am Susten gewachsenen Blätter zeigen ein intermediäres Verhalten zwischen den typischen Alpenblättern und den Sonnenblättern der Tiefregion.

Das Blatt von Saxifraga aizoides, welche Pflanze daselbst sehr häufig ist, übertrifft an Dicke alle anderwärts in gleicher Höhe gewachsenen Sonnenblätter und stellt sich in dieser Beziehung den Sonnenblättern der Ebene gleich. Der Bau des Blattes hält so ziemlich die Mitte zwischen dem Blatt von Meyringen und dem typischen alpinen Blatte. Das Assimilationssystem besteht aus drei Schichten Pallisaden, die an Länge denjenigen in den Blättern der Tiefregion fast gleichkommen, an Weite sie jedoch bedeutend übertreffen und sich in dieser Beziehung den andern alpinen Blättern gleichstellen. Auch in Bezug auf die Verbindung der Pallisaden hält das Blatt die Mitte zwischen den genannten Extremen, indem die Pallisaden nicht so geschlossen und lückenlos neben einander liegen, wie beim Blatt von Meyringen, aber doch weniger und kleinere Intercellularräume aufweisen, als das Blatt an den meisten andern alpinen Standorten. Dagegen ist die Cuticula ganz auffallend entwickelt und dadurch unterscheidet sich das Blatt der Moräne vor allen andern sehr. Ein ähnliches, intermediäres Verhalten zeigen die am gleichen Standorte gewachsenen andern Arten, Saxifraga aizoon, Linaria alpina, Arabis alpina, Erinus alpinus, Gypsophila repens und andere.

Die Blätter der genannten Pflanzen stehen in Bezug auf Dicke denen der Ebene gleich und übertreffen die in gleicher Höhe nicht weniger sonnig gewachsenen Blätter bedeutend. Die Pallisaden halten ungefähr die Mitte zwischen den typischen alpinen Blättern und denen der Ebene, indem sie in Bezug auf Länge derselben den letztgenannten nicht nachstehen, dagegen weiter sind als diese und sich in dieser Beziehung mehr den alpinen Blättern nähern. Von allen andern Blättern derselben Art unterscheiden sich die auf der Moräne gewachsenen durch eine aussergewöhnlich dicke Cuticula.

Im Bisherigen haben wir nur die Blattform und das Mesophyll berücksichtigt. Fassen wir noch die Epidermis in's Auge, so zeigt sich da ein etwas abweichendes Verhalten. Wenn auch oft Alpenblätter und Schattenblätter in Bezug auf Umfang und inneren Bau conform erscheinen, oft zum Verwechseln ähnlich sind, so sind die alpinen Blätter meist durch ein Merkmal deutlich charakterisirt und von den Schattenblättern unterschieden, durch die stärker entwickelte Epidermisaussenwand.

Es ist bekannt, dass die Zellwände, namentlich aber die Cuticula, bei Schattenpflanzen viel weniger entwickelt sind, als bei Sonnenpflanzen. In dieser Beziehung ist die Parallele zwischen alpinen Blättern und Schattenblättern eine unvollständige; denn die Cuticula der ersten stellt sich zum mindesten derjenigen der Sonnenblätter der Tiefregion gleich, in vielen Fällen übertrifft sie diese sogar an Dicke. Es mag ferner das interessante Verhalten einiger Pflanzen erwähnt werden, welche an alpinen Standorten auf der Oberseite des Laubblattes deutlich Papillen ausbilden, während bei den Blättern der Tiefregion davon nichts wahrzunehmen ist.

Bemerkt muss hier noch werden, dass es sich bei allen den beschriebenen Abweichungen der Alpenblätter nicht etwa um Eigenschaften handelt, die im Laufe längerer Zeit erworben und vererbt wurden. Dass die Blätter der einjährigen Pflanzen, wie Salat, etc. deren Samen in der Tiefregion gezogen wurde, keine Ausnahme machen von der allgemeinen Regel, beweist, dass es sich hier, wie bei den Schattenblättern um einen *direkten* Einfluss handelt, der sich sofort geltend macht. Es wird sich nun fragen, durch was für Faktoren das abweichende Verhalten der alpinen Blätter bewirkt wird. Eine Antwort auf diese Frage zu geben, soll im zweiten Theile unserer Arbeit versucht werden.

II. Theil.

Warum sind die Alpenblätter Schattenblätter?

Der Ausdruck « alpiner Standort » umfasst einen Complex von Faktoren, da ja das Klima der Alpen sich durch eine Reihe von Eigenthümlichkeiten von dem der umliegenden Niederungen unterscheidet. Es wird darum sehr schwer oder geradezu unmöglich sein, eine direkte Erklärung zu geben für die nachgewiesene Thatsache, dass die Alpenblätter Schattenblätter sind. Da jedoch anzunehmen ist, dass die übereinstimmende Abweichung im Bau der alpinen und Schattenblätter durch denselben, höchstens etwas modifizirten Faktor bewirkt wird, so versuchen wir dies auf indirektem Wege, indem wir zuerst nachzuweisen suchen, durch welche Faktoren das Schattenblatt verursacht wird, und diese Erklärung dann auf die alpinen Blätter übertragen. Wir stehen darum in erster Linie vor der Frage:

Wodurch wird das Schattenblatt verursacht? Mit dieser Frage haben sich schon verschiedene Forscher befasst, zunächst aber *Stahl* und *Haberlandt*. Beide waren bemüht, zwischen der Ursache der Pallisadenbildung und deren physiologischer Bedeutung eine Causalverbindung nachzuweisen. Ihre Meinungen stehen sich jedoch diametral gegenüber, und weitere Schriften haben sich der Erklärungsweise des einen oder des andern der genannten Forscher angeschlossen.

Bekanntlich macht *Stahl**) Form und Stellung der assimilirenden Zellen von den Beleuchtungsverhältnissen abhängig, *Haberlandt***) dagegen erblickt in der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege diejenigen Principien, von welchen der anatomische Bau des assimilatorischen Gewebesystems und Form und Stellung seiner Zellen abhängig sind.

Nach *Stahl* bedecken in den Pallisadenzellen die Chlorophyllkörner die zur Blattfläche senkrechten Wandpartien, befinden sich also den senkrecht auf die Blattfläche fallenden Sonnenstrahlen gegenüber in Profilstellung. In den Schwammparenchymzellen, welche in der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung aufweisen, können die Chlorophyllkörner senkrecht einfallendem Licht gegenüber die Flächenstellung einnehmen, welche geringeren Lichtintensitäten entspricht. Das Licht

---

*) *Stahl* (l. c.).

**) *Haberlandt.* Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Band 13.

ist demzufolge nach *Stahl* derjenige Faktor, welcher die Profilstellung der Körner bewirkt. Dagegen ist nach *Haberlandt* die Stellung der Körner nicht durch das Licht bestimmt, sondern die parallel mit der Blattoberfläche gehenden Zellwände des Pallisadenparenchyms sind deshalb von Chlorophyllkörnern entblösst, weil durch sie sich der Strom der auswandernden Assimilate bewegt und ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet.

*Vesque**) kommt durch viele vergleichende Versuche zu der Ansicht, dass zwischen der Ursache der Pallisadenbildung und deren physiologischer Bedeutung keine Causalverbindung bestehe, und dass das Licht auf die Entwickelung der Pallisadenzellen nicht vermittelst der Kohlenstoffassimilation, sondern vermittelst der Transpiration wirke. Nach ihm kann eine feuchte Atmosphäre auch im Lichte die Pallisadenbildung beeinträchtigen, respective verhindern.

Zum gleichen Resultat kommt *Eberdt***). Er hat nämlich einige Pflanzen, darunter namentlich Tropæolum majus gezogen in trockenem Boden und in trockener Atmosphäre, dann in feuchtem Boden und in feuchter Atmosphäre. Im ersten Falle bildeten die Blätter eine mächtige Schicht sehr enger Pallisaden. Die einzelnen Zellen dieser Schicht waren ohne jeden Zwischenraum dicht aneinandergefügt.

Die Blätter, die in feuchtem Boden und in feuchter Atmosphäre gewachsen waren, zeigten eine sehr lockere Verbindung der Pallisadenzellen, indem grössere Intercellularräume zwischen ihnen auftraten. Ebenso hatten sich die Intercellularräume des Schwammparenchyms erweitert und vermehrt.

Zwischen die beiden genannten Versuche hat *Eberdt* einen dritten eingeschaltet, indem er mehrere Exemplare seiner Versuchspflanze in ganz trockener Atmosphäre, aber in feuchtem Boden zog. Diese Blätter hielten in ihrem Bau ungefähr die Mitte zwischen den beiden vorhergenannten. Sie zeigten ebenfalls eine Reihe Pallisadenzellen, wie die ganz trocken gezogenen Blätter. Doch waren hier schon die Zellen weniger dicht aneinander gefügt und viele grössere und kleinere Intercellularräume vorhanden. Sehr feuchter Boden ist also ebenfalls von Einfluss auf den Bau des Blattes. Er ist für sich allein, auch bei ganz trockener Atmosphäre, im Stande, den Bau des Blattes zu verändern.

---

*) *Vesque J.* Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux. Bot. Centralblatt, Jahrgang V, Nr. 22.

**) *Eberdt O.* Ueber das Pallisadenparenchym. Bericht der deutschen botanischen Gesellschaft. Jahrgang 1888. Heft 8.

Auch von mir wurde eine Reihe von Experimenten eingeleitet, in denen versucht wurde, den einen oder andern Faktor zu eliminiren und nachzuweisen, durch was für Faktoren das Schattenblatt bewirkt werde.

Die Versuche wurden gemacht mit Saxifraga cuneifolia, welche besonders grosse Standortsunterschiede zeigte, und zwar wurden zu jeder Reihe Exemplare von zwei verschiedenen Standorten gewählt. Die einen kamen vom Monte Cordano ob Nervi, die andern vom Kirchet ob Meyringen. Den verschiedenen Standorten entsprach ein ziemlich verschiedener Bau im Blattparenchym.

Die Blätter von Nervi waren wohl anderthalbmal so dick als die von Meyringen und viel kleiner. Sie hatten drei Schichten langer, enger Pallisaden, zwischen welchen auch die kleinsten Intercellularräume ganz fehlten. Das Blatt von Meyringen zeigte nur eine Pallisadenschicht, die einzelnen Zellen derselben waren dazu kürzer und weiter als im erstgenannten Blatt. Das Schwammgewebe verhielt sich in beiden Fällen ziemlich gleich.

Die Versuche wurden am 18. April 1888 eingeleitet, zu einer Zeit, als die jungen Blätter in den Knospen schon angelegt waren. Die ganz jungen, vom Vegetationspunkt weggenommenen Blätter bestanden zwar noch aus einem meristematischen Gewebe, stimmten jedoch in der Zahl der Schichten mit dem ausgewachsenen Blatte überein. Obschon also von einer Differenzirung in Pallisaden und Schwammgewebe noch nichts zu bemerken war, so wurden doch, um nicht riskiren zu müssen, dass infolge einer allfälligen Nachwirkung die neugebildeten Blätter mit den frühern übereinstimmen und die Experimente also resultatlos seien, die jungen Triebe überall abgeschnitten und die Zweige, welche unter normalen Verhältnissen erst im Jahr 1889 hervorgebrochen wären, ein Jahr früher zur Entwickelung gebracht.

Eine Anzahl Exemplare wurden an einer sehr sonnigen Stelle des botanischen Gartens in Bern in direktem Lichte gezogen, während neben ihnen eine Anzahl anderer von einem dünnen Tuche beschattet waren. Den verschiedenen Wachsthumsbedingungen entsprach ein ganz verschiedener Habitus der Pflanzen. Die vom Tuche bedeckten Pflanzen wuchsen üppig heran und bildeten sehr grosse, dünne Blätter aus.

Der Wuchs der in direktem Sonnenlichte gezogenen Pflänzchen blieb gedrungen, die Blätter waren ganz klein, aber sehr dick und standen in kurzen Rosetten beisammen. Die Pflanzen erinnerten in ihrem Habitus ganz an die Saxifragaarten vom Typus Euaizonia. Nicht

weniger gross als der habituelle war der Unterschied im anatomischen Bau, indem bei den einen das Pallisadengewebe viel mächtiger entwickelt war als bei den andern.

Zur Untersuchung der Frage, was für einen Einfluss grössere oder geringere Transpiration auf die Gestaltung gewisser Gewebepartien habe, wurden Exemplare von Saxifraga cuneifolia an freier Luft gezogen an einer Stelle, wo sie nur Vormittags eine Zeit lang direktes Sonnenlicht erhielten, und neben ihnen andere ganz unter den nämlichen Beleuchtungsverhältnissen, aber unter einer Glasglocke, in feuchter Kammer, in feuchter Atmosphäre und ganz feuchtem Boden.

Schon eine oberflächliche Prüfung zeigte, dass die in feuchter Kammer gewachsenen Blätter weniger dick waren, als die an freier Luft gezogenen, und eine genauere Untersuchung ergab bei diesen zwei Schichten Pallisadenzellen. Die der obern Schicht waren etwa dreimal so lang als weit und schlossen fest an einander, ohne merkliche Intercellularräume zwischen sich zu lassen. Die Zellen der zweiten Schicht waren weniger lang, aber immer noch deutlich senkrecht zur Blattoberfläche gestreckt. Das darunter liegende Schwammgewebe hatte ebenfalls ein ziemlich festes Gefüge, indem zwischen seinen Zellen grössere Intercellularräume ganz fehlten.

Der Bau des in feuchter Atmosphäre und in feuchter Luft gewachsenen Blattes wich in mehr als einer Beziehung von dem beschriebenen ab. Die Blätter bildeten zwar ebenfalls Pallisaden aus, aber nur eine Schicht, die dazu weniger mächtig war, als die obere Schicht des in trockener Atmosphäre gewachsenen Blattes. Zwischen den einzelnen Pallisadenzellen machten sich kleinere und grössere mit Luft erfüllte Intercellularräume geltend, wodurch das Gefüge ein sehr lockeres wurde. Auch im Schwammgewebe traten einige Unterschiede hervor, indem sich auch da die Intercellularräume erweitert und vermehrt hatten.

Dieses Experiment bestätigt nur, was Vesque und Eberdt bereits nachgewiesen haben, dass die Transpiration einen grossen Einfluss auf die Gestaltung des Blattgewebes ausübt.

Wir kommen also zu dem Resultat, dass *die Verlängerung der Pallisadenzellen und die Vermehrung ihrer Lagen durch starke Transpiration herbeigeführt wird. Umgekehrt werden bei verminderter Transpiration die Pallisadenzellen kürzer und weiter und die Zahl der Pallisadenschichten eine geringere.*

Mit der verminderten Transpiration wegen grosser Luftfeuchtigkeit Hand in Hand geht meist ein anderer Faktor, der in ähnlicher Weise, wie diese auf den Bau des Blattes einwirkt, *grosse Feuchtigkeit des Bodens*. Diese ist nach dem angegebenen Experiment von Eberdt für sich allein, auch bei ganz trockener Luft im Stande, auf den Bau des Blattes zu influenziren und namentlich Zunahme der Grösse und Zahl der Intercellularräume herbeizuführen. Die Unterschiede im Blattbau müssen offenbar grösser und deutlicher werden, wenn die beiden Faktoren, herabgesetzte Transpiration infolge grosser Luftfeuchtigkeit und grosse Bodenfeuchtigkeit vereinigt auf das Blatt einwirken, wie dies wohl sehr oft der Fall ist.

Aus den angeführten Versuchen ergibt sich, *dass der abweichende Bau des Schattenblattes bewirkt wird durch herabgesetzte Transpiration und grössere Luftfeuchtigkeit.*

Auch hier geht aus den angestellten Versuchen deutlich hervor, dass es sich nicht etwa um Eigenschaften handelt, die im Laufe längerer Zeit erworben und vererbt wurden; die beschriebenen Abweichungen im Bau der Blätter sind unbedingt zurückzuführen auf eine direkte Einwirkung der äussern Faktoren auf jedes einzelne Blatt*).

Uebertragen wir nun das erhaltene Resultat auf die Alpenblätter, so sagen wir:

Der Bau der Alpenblätter wird bedingt:

1. *Durch herabgesetzte Transpiration.*
2. *Durch grössere Bodenfeuchtigkeit.*

---

*) Eine kleine Modification erleidet dieser Ausspruch durch die Nachwirkung. Zu verschiedenen Experimenten, die mit Saxifraga cuneifolia gemacht wurden, wurden jeweilen Pflänzchen von Nervi und Meyringen benutzt, die, wie oben angegeben wurde, an ihren ursprünglichen Standorten einen verschiedenen Bau zeigten. Trotzdem die jungen Knospen abgeschnitten und die Zweige zum Treiben gebracht wurden, welche unter normalen Verhältnissen erst ein Jahr später hervorgebrochen wären, so waren doch bei allen Versuchsreihen die unter ganz denselben Bedingungen gewachsenen Blätter ganz deutlich von einander zu unterscheiden, je nachdem die Pflänzchen von Nervi oder Meyringen stammten; in direktem Sonnenlichte bildeten die Blätter der erstern eine Schicht Pallisaden mehr aus als die letztern und hatten auch im Schatten eine Schicht ziemlich langer Pallisaden, während solche in dem daneben unter ganz denselben Bedingungen gewachsenen Blatte der aus Meyringen bezogenen Pflänzchen ganz fehlten. Es lässt sich dies nicht anders erklären, als indem man annimmt, dass die Anlage zur Ausbildung der Pallisaden infolge von Nachwirkung oder Vererbung in vielen Fällen schon vorhanden ist.

Sehen wir nun zu, ob wirklich die klimatischen Verhältnisse so liegen, dass dies angenommen werden darf.

a. Sind in den Alpen die klimatischen Verhältnisse so beschaffen, dass die Transpiration herabgesetzt wird?

Die Behauptung, dass die Alpenblätter weniger transpiriren, scheint auf den ersten Blick paradox und im Widerspruch zu sein mit den bekannten Thatsachen. Man weiss ja, dass in der Höhe alles viel leichter trocknet, und dass infolge des verminderten Luftdruckes unter sonst gleichen Verhältnissen die Verdunstung viel stärker ist, als in der Niederung, und sie wird noch begünstigt durch die lange Insolation der Bergspitzen und Rücken*).

Wenn ich trotz dieser unbestrittenen Thatsache den abweichenden Bau gewisser Gewebepartien des alpinen Blattes dem Einfluss verminderter Transpiration zuschreiben möchte, so geschieht es, indem ich der Evaporationskraft des Hochgebirges einige schwer wiegende Momente entgegenhalte, die wohl im Stande sind, dieselbe für das Laubblatt mehr oder weniger aufzuheben**).

Für unsere Frage kommen offenbar nur die *Sommermonate*, in welchen das Wachsthum der Pflanzen stattfindet, April bis August, in Betracht. Nun haben wir leider von hochgelegenen Gebirgsstationen nur wenige verlässliche und richtig berechnete Feuchtigkeitsbeobachtungen, da es nicht möglich ist, auf hochgelegenen Stationen die Psychrometer resp. Hygrometer in regelmässiger, ordentlicher Funktion zu erhalten. Doch wissen wir***), dass in einer bestimmten Zone die Luft fast constant mit Wasserdampf gesättigt ist. Im Winter liegt dieses dampfgesättigte Luftstratum in geringer Höhe, oft tage- und wochenlang auf dem Boden selbst aufruhend, während es im Sommer in viel grössere Höhe steigt. Der jährliche Gang der relativen Feuchtigkeit ist also auf den Höhen der umgekehrte von dem in der

---

*) Mit der Höhe nimmt bekanntlich auch die Intensität der Insolation zu, was jedem Besucher grosser Höhenpunkte bekannt ist. Da mit der Erhebung über das Meeresniveau die Luftschichten, welche die Sonnenstrahlen absorbiren, weniger mächtig werden, so muss auch die Absorption geringer werden d. h. die Intensität der Sonnenstrahlung zunehmen. Grosse Intensität der Sonnenstrahlung und damit im Zusammenhang eine relativ hohe Bodenwärme ist eine Haupteigenthümlichkeit des alpinen Klimas.

) Den Herren Professoren Dr. ***Brückner* und Dr. ***Forster*** in Bern, sowie ***F. A. Forel*** in Morges, die mich hiebei mit Rath und Literatur unterstützten, sage ich hiemit meinen ehrerbietigsten Dank.

***) *Hann J.*, Handbuch der Klimatologie. Stuttgart 1883.

Niederung: im Winter grössere Trockenheit, im Frühling und Sommer die grösste Feuchtigkeit, während die Niederungen im Allgemeinen die grösste Sättigung der Luft mit Wasserdampf im Winter haben, die kleinste im Sommer.

*Christ**) schreibt den Alpen-Pflanzen das Bedürfniss nach fortwährender und höchst gesteigerter Feuchtigkeit zu.

«Die austrocknende Wirkung der verdünnten Alpenluft wird durch einen starken Sättigungsgrad der Luft mit Feuchtigkeit in soweit ausgeglichen, dass die Alpenregion im Vergleich zur Ebene der Vegetation eine weit stärkere Luft- und Bodenfeuchtigkeit bietet. Es ist bekannt, dass über den tiefen Regionen, welche im Sommer nebelfrei sind, an unserem Gebirge als normale Erscheinung ein Wolkengürtel schwebt, der mit dem schmelzenden Schnee allmälig ansteigt und im Hochsommer auf die Alpenregion beschränkt bleibt, wo er haftet, auch an schönen Tagen die Gipfel umwallt und mit kräftigen Sonnenblicken abwechselt.

So bedeutend ist der Unterschied der Ebene mit der Alpenregion in dieser Beziehung, dass Mühry für Bern 66 Nebeltage, wovon 16 auf den Sommer fallen, für den Gotthard über 278 Nebeltage anführt, wovon nicht weniger als 79 den Sommermonaten angehören, so dass in 2100 m Höhe nur 13 Sommertage ohne Nebel verlaufen. Dieses charakteristische Element im Klima unserer Alpen, welches jedem Besucher des Gebirges oft nur als Störung, oft aber als magische Erhöhung seiner landschaftlichen Genüsse entgegentritt, bildet nun ein unentbehrliches Lebenselement der Pflanzen».

Ueber den gleichen Punkt schreibt *A. v. Kerner* von Marilaun folgendes**): «Dort wo diese Pflanzen auf den lichtumflossenen Höhen in der Alpenregion gedeihen, ist die Luft gerade so feucht, wie im Grunde des Waldes um 1000 m tiefer im Thale. Wochenlang wallen dort Nebel um die Gehänge, und die Luft ist daselbst gewiss nicht trockener als im Walde des Thales».

Im nämlichen citirten Werke von *Kerner* heisst es an anderer Stelle (pag. 279): «Während der Zeit der kalten, alles durchnässenden und benetzenden Nebel hängen an jedem Blatte Wassertröpfchen, welche so lange nicht abdampfen, als die Luft so überreich mit Wasserdampf erfüllt ist. Hellt das Wetter sich auf, so verflüchtigt sich allerdings das an der Pflanze hängende Wasser. Aber schon in der darauffolgenden

*) *Christ H.* (l. c.).

**) *Kerner A.* von Marilaun (l. c.), pag. 264.

hellen Nacht beschlagen sich alle Pflanzen infolge starker Ausstrahlung wieder mit sehr reichlichem Thaue, der sich nicht selten bis in die Mittagsstunden des nächsten Tages erhält. So setzen im Sommer Regen und Nebel bei trübem und Thau bei hellem Wetter grosse Mengen von Wasser auf den Boden ab und durchfeuchten ihn».

Zur Bestätigung des Gesagten folgt eine genaue Angabe der Zahl der Nebeltage in den Sommermonaten der Jahre 1886 und 1887 an den Beobachtungsstationen Genf, Bern, Gotthard und Rigikulm. Die Zahlen sind den Annalen der schweizerischen meteorologischen Centralanstalt in Zürich entnommen.

Zahl der Tage mit Nebel.

		Genf	Bern	Gotthard	Rigi - Kulm		Genf	Bern	Gotthard	Rigi - Kulm
1886	April	0	3	22	14	1885	1	11	20	20
	Mai	0	1	19	12		0	1	15	15
	Juni	0	1	26	23		0	1	4	10
	Juli	0	2	19	11		0	2	3	14
	August	0	7	23	12		0	2	6	10
1887	April	0	2		10					
	Mai	0	4		21					
	Juni	0	2		8					
	Juli	0	5		16					
	August	0	2		17					

Sachlich zu eben demselben Resultate kommt man, wenn man sehr hoch gelegene Beobachtungsstationen mit solchen der Ebene vergleicht in Bezug auf die Summen der Sonnenscheindauer in den Sommermonaten.

Nach *Billwiller**) ist allerdings die Gesammtsonnenscheindauer

*) *Billwiller R.* Vergleichende Resultate der durch Schätzung erhaltenen Daten über den mittleren Bewölkungsgrad des Himmels und der Aufzeichnungen des Sonnenscheinautographen. Separatabdruck aus der Vierteljahrsschrift der Zürcher naturforschenden Gesellschaft. Jahrgang 1888.

des Jahres auf dem Säntis um circa 300 Stunden grösser, als diejenige in Zürich und Basel, aber dieses Mehrbetreffniss fällt nur auf die Monate September bis April, während umgekehrt in den Monaten Mai bis August auf dem Säntis weniger Sonnenschein registrirt wurde. «In der warmen Jahreszeit geben die obern Regionen der Gebirge leicht Anlass zu lokalen Condensationen des Wasserdampfs, während umgekehrt im Winter die Nebelbildung hauptsächlich in den untersten Luftschichten eintritt. Im Januar und Dezember weist Zürich nicht den dritten Theil der Sonnenscheindauer des Säntis auf».

Monatssumme der Sonnenscheindauer in Stunden.
Nach Billwiller l. c.

	April	Mai	Juni	Juli	August
Zürich	105,6	282,4	214,3	251,5	204,4
Basel	72,8	262,4	206,4	162,5	198,1
Säntis	138,8	222,6	183,1	90,5	159,9

Dass die *Intensität* der Sonnenstrahlung an heitern Tagen im Gebirge eine sehr grosse ist, wurde oben bereits hervorgehoben. Das Wachsthum der Alpenpflanzen findet also unter Beleuchtungsverhältnissen statt, die ziemlich verschieden sind von denjenigen der Ebene. Wir haben in der Höhe eine sehr intensive, aber nur kürzere Zeit andauernde Insolation, während umgekehrt in den Niederungen die Sonnenschein*dauer* in den Sommermonaten viel grösser, dafür aber die Sonnenstrahlung viel weniger intensiv ist.

Um die Frage zu untersuchen, was für einen Einfluss eine sehr intensive, aber nur kurze Zeit andauernde Insolation auf den Bau des Blattes ausübe, wurden mehrere Exemplare unserer Versuchspflanze, Saxifraga cuneifolia, im Mai, Juni und Juli 1888 jeweilen nur über die Mittagszeit $2^1/_2$ Stunden, von 11 Uhr Vormittags bis $1^1/_2$ Uhr Nachmittags, also zu der Zeit, da die Insolation am intensivsten ist, an einer sehr sonnigen Stelle des botanischen Gartens in Bern dem direkten

Sonnenlichte ausgesetzt. In der übrigen Zeit waren sie von einem innen schwarz ausgeschlagenen Holzkasten bedeckt.

Die Pflänzchen gediehen alle ganz gut und wurden schön grün. Die Blätter blieben jedoch klein und sehr dünn, und zur Pallisadenbildung kam es gar nicht. Die Zellen der unter der obern Epidermis gelegenen Schicht waren von rundlich polyedrischer oder kugeliger Gestalt, von einer Streckung senkrecht zur Blattoberfläche war gar nichts wahrzunehmen. Dagegen waren sie viel grösser und weitlumiger als die darunter liegenden Zellen. Ganz schattig gezogene Blätter der nämlichen Pflanze näherten sich in ihrem Bau viel mehr dem Sonnentypus, indem sie doch eine Schicht deutlicher, wenn auch nicht sehr langer Pallisaden ausbilden. Es geht daraus deutlich hervor, dass wenn es zur Bildung von Pallisaden kommen soll, auch eine bestimmte Insolations*dauer* nothwendig ist, die nicht durch sehr grosse Intensität der Insolation ersetzt werden kann.

Ein Faktor, der in sehr wesentlicher Weise die Wasserverdunstung beeinflusst, ist das Sättigungsdefizit der Luft, indem Zunahme des Sättigungsdefizites die Transpiration erhöht. Unsere Beobachtungen verlangen demnach für die Höhenstandorte ein geringeres Sättigungsdefizit als für die Ebene, und es war daher von Interesse, das Defizit für verschiedene Höhen zu vergleichen. Es berechnet sich dasselbe aus der relativen Feuchtigkeit (r) und der absoluten (a) nach der Formel

$$\Delta = \frac{a(100 - r)}{r}.$$

Wir lassen nun einige Zahlen für Δ folgen, welche wir zum Theil aus den uns von der schweizerischen meteorologischen Centralstation gütigst mitgetheilten, wie zum Theil aus dem Bericht der Anstalt entnommenen Monatsmitteln für a und r berechnet. Diese Zahlen sind jedoch nur approximativ, da die Formel eigentlich nur für die einzelnen Beobachtungen gilt*).

Sättigungsdefizite in mm. Dunstdruck.

	1887				1888			
	April	Mai	Juni	Juli	April	Mai	Juni	Juli
Genf . .	2,79	2,60	5,60	5,71	1,90	4,70	4,80	4,29
Bern . .	2,65	2,14	5,35	4,75	1,40	3,97	3,28	3,16
Guttannen	1,67	1,33	2,49	2,23	1,05	2,95	2,18	1,66
Rigi-Kulm	0,96	0,77	3,33	2,21	0,696	1,67	1,63	0,94

*) *Weihrauch.* Ueber das Sättigungsdefizit. Met. Zeitschrift II, 1885, p. 260.

Auch hier ergibt sich also in Uebereinstimmung mit den übrigen Thatsachen für die beim Wachtsthum der Pflanzen in Frage kommenden Monate und die beiden Jahre, auf die sich unsere Untersuchungen erstrecken, ein geringeres Sättigungsdefizit für die höhern Lagen.

Nun ist aber für die Transpiration an verschiedenen Höhenstandorten nicht nur das Sättigungsdefizit massgeblich, sondern es muss auch der Luftdruck berücksichtigt werden, dessen Abnahme nach oben in umgekehrtem Sinne beeinflusst, und ferner die Temperatur. *Weilenmann* hat nun versucht*), die Evaporationskraft aus den übrigen meteorologischen Elementen zu berechnen und stellt für die Verdunstungshöhe h eine Formel auf, welcher *Hugo Meyer***) folgende Gestalt gibt:

$$h = \mu \left(\Sigma \frac{\Delta}{\alpha + 0{,}0067\ b} + \gamma\ \Sigma \frac{\Delta\ w}{\alpha + 0{,}0067\ b} \right).$$

Es bezeichnet in derselben Δ das Sättigungsdefizit, α die Aenderung der Sättigungsspannkraft bei der herschenden Lufttemperatur für 1^0 Temperaturänderung, b den Barometerstand, μ und γ sind constant.

Da nun Weilenmanns Tabelle (l. c., pag. 270) zeigt, dass der zweite, die Windgeschwindigkeit enthaltende Theil der Formel ohne bedeutenden Einfluss ist, so vernachlässigen wir ihn, d. h. setzen $\gamma = 0$ und es ergibt die Berechnung von $\frac{\Delta}{\alpha + 0{,}0067\ b}$ Zahlen, die eine Vergleichung der Verdunstungsmenge verschiedener Höhenlagen zulassen. Es sind dies die folgenden (wie oben unter Zugrundelegung der Monatsmittel).

	1887				1888			
	April	Mai	Juni	Juli	April	Mai	Juni	Juli
Genf . .	0,51	0,47	0,95	0,94	0,35	0,83	0,83	0,74
Bern . .	0,50	0,39	0,93	0,82	0,27	0,72	0,58	0,56
Guttannen	0,33	0,26	0,47	0,41	0,21	0,57	0,41	0,32
Rigi-Kulm	0,21	0,17	0,70	0,45	0,16	0,37	0,35	0,20

Es ist dies ein Resultat, welches wie die übrigen Thatsachen für geringere Transpiration in grössern Höhenlagen spricht. Die Differenz zwischen den verschiedenen Standorten ist dabei so bedeutend, dass jedenfalls die Berücksichtigung der Windgeschwindigkeit zwar die Quantitäten derselben, aber gewiss nicht ihren Sinn beeinflussen kann.

*) Zeitschrift der österreichischen Gesellschaft für Meteorologie, Bd. VII, 1877, pag. 268.

**) Meteorologische Zeitschrift 1885, pag. 154.

Auch das Verhalten der Saxifraga cuneifolia von Nervi, deren Blätter, obschon dieselben unter einem überhängenden Felsen ganz schattig gewachsen, doch in ihrem Bau viel ausgesprocheneren Sonnentypus zeigen, als die ganz sonnig gewachsenen Blätter von Genf und Bern, erklärt sich auf diese Weise leicht, da für Nervi und Umgebung ein sehr hohes Sättigungsdefizit und eine grosse Verdunstungshöhe vorliegt.

Nur dann, wenn man geringere Transpiration als Ursache annimmt für den anders gestalteten Bau der Blätter, lässt sich die Ausnahme erklären, auf welche im ersten, descriptiven Theile aufmerksam gemacht wurde, dass nämlich die Blätter von der Moräne am Stein- und Steinlimmigletscher am Susten erheblich von dem Typus der Alpenblätter abweichen in der Weise, dass hier die Pallisaden viel länger sind und viel inniger und geschlossener neben einander liegen, und dass namentlich die Zahl und Grösse der Intercellularräume abgenommen hat, mit andern Worten, dass die Blätter des Gletscherrandes mehr Sonnentypus zeigen als die andern.

Ch. Dufour und *F. A. Forel**) haben nachgewiesen, dass die Oberfläche des Gletschers die Wasserdämpfe der Luft condensirt, und dass deswegen die Luft auf der Oberfläche und in der unmittelbaren Nähe des Gletschers viel trockener ist, als an Orten, die um geringe Distanz vom Gletscher entfernt sind. So ist nach ihren Versuchen die Luft auf der Oberfläche und am Rande des Rhonegletschers viel trockener, als bei dem um 900 m entfernten Hôtel.

«Nous exprimons donc bien la réalité en attribuant au glacier une puissante action de dessèchement de l'air. Les glaciers et les neiges éternelles agissent par rapport à l'humidité de l'air des régions avoisinantes comme pourraient le faire d'immenses éponges imbibées d'acide sulfurique ou des montagnes de chaux vive».

b. Ist in den Alpen die Bodenfeuchtigkeit grösser?

Nicht nur feuchte Atmosphäre, sondern auch sehr feuchter Boden ist für sich allein, bei ganz trockener Atmosphäre, im Stande, den Bau des Blattes zu verändern.

---

*) *Ch. Dufour* et *F. A. Forel.* Recherches sur la condensation de la vapeur aqueuse de l'air au contact de la glace et sur l'évaporation.

Tiré du Bulletin No. 64 de la Société vaudoise des sciences naturelles, vol. X.

Für den vorliegenden Fall ist diese Thatsache von grosser Wichtigkeit. Denn eine sehr grosse Feuchtigkeit wird man dem Boden in den Alpen, wenigstens für die Zeit, in der die meisten Blätter zur Entwickelung kommen, nicht abstreiten können.

In bedeutenderen Höhen ist die ganze vegetative Entwickelung in einem kürzern Zeitraum zusammengedrängt. In den unteren Regionen*) beginnt das Grünen der Wiese nicht unmittelbar nach der Schneeschmelze. Die Erde erscheint einige Zeit gelb, fast wie im Herbst und harrt so der wärmern Tage. Anders in der Höhe. Unmittelbar nach dem Schwinden des Schnees, ja oft unter demselben fangen die Blätter zu treiben an, zu einer Zeit, da der Boden noch ganz trieft vom Schneewasser und sich kneten und formen lässt. Auch später hält der Boden, in welchem alle diese Pflanzen wurzeln und dem sie ihre Nahrung entnehmen, nicht nur von dem Schneewasser der dicken Schneedecke und den aus den Schneelagern niederrieselnden Wasserquellen, sondern auch von reichlichen atmosphärischen Niederschlägen des Sommers, die bekanntlich mit der Höhe sehr zunehmen, wie nebenstehende Tabelle zeigt, grosse Mengen zurück.

Monats-Summen der Niederschlagsmenge
nach den Annalen der schweizerischen meteorologischen Centralanstalt.

		Genf	Bern	Guttannen	Gotthard	Rigi-Kulm
1886	April . .	67,0	14,0	89,8	398,5	103,5
	Mai . .	78.2	119,0	145,6	154,2	215,6
	Juni . .	52,2	47,1	59,6	140,2	87,7
	Juli . .	20,2	39,5	61,1	163,2	197,7
	August .	64,0	94,4	99,0	256,3	197,0
1887	April . .	55	56	119	170	172
	Mai . .	80	72	125	259	87
	Juni . .	39	108	161	90	366
	Juli . .	95	90	178	138	263
	August .	63	130	137	96	306

*) Siehe *Schwendener*, die periodischen Erscheinungen der Natur, insbesondere der Pflanzenwelt. Zürich 1856.

Mit diesen Angaben stimmt überein die Thatsache, welche *Christ* in seinem mehrmals citirten Werke angibt und welche allen denen, die sich mit der Kultur von Alpenpflanzen in der Ebene abgeben, bekannt ist, die Thatsache nämlich, dass die Alpenpflanzen das Bedürfniss nach fortwährender und höchst gesteigerter Feuchtigkeit der Luft und des Bodens haben. Sie müssen, um nicht auszutrocknen, sehr oft und reichlich begossen werden und gehen oft unerbittlich zu Grunde, wenn man dies nur ein einziges Mal zu thun unterlässt, wenn ihre Wurzelfasern auch nur einmal trocknen.

Mit den geschilderten Thatsachen steht auch im Einklang die Erscheinung, dass Pflanzen, welche in der Niederung nur an sehr nassen Orten gedeihen, in der Höhe ziemlich allgemein verbreitet sind, wie Parnassia palustris, und dass andere, welche in der Tiefe nie sich aus dem Schatten des Waldes hinauswagen, in der alpinen Region an freien, sonnigen Stellen mit dem gleichen Umfang ihrer Blätter und ganz gleichem Bau des Assimilationsgewebes vorkommen. Ja, man könnte dies als einen Beweis dafür ansehen, dass die Blätter im Schatten in der Tiefregion nicht wegen des Lichtmangels, sondern wegen der geringeren Transpiration und grössern Bodenfeuchtigkeit einen andern Bau erhalten.

Die genannten Faktoren, Feuchtigkeit der Luft wegen der vielen Nebel und sehr grosse Feuchtigkeit des Bodens, namentlich zu der Zeit, da die Pflanzen ihre Blätter treiben, sind schwer wiegende Momente, welche wohl im Stande sind, wenn vielleicht auch nicht einzeln für sich, doch im Verein mit einander den für die alpinen Blätter charakteristischen, abweichenden Bau herbeizuführen.

Als andere Faktoren, an die bei der Erklärung der Alpenblätter noch gedacht werden könnte, nennne ich die dicke Cuticula der Alpenblätter, die stärkere Wärmeausstrahlung bei Nacht und die Schneebedeckung.

Zu einer gewissen Zeit ist vielleicht die meist stark entwickelte Cuticula nicht ohne Einfluss auf die Herabsetzung der Transpiration. Infolge der Zunahme ihrer Dicke und ihrerer chemischen Umwandlung verliert die Zellwand mehr und mehr die Fähigkeit, Flüssigkeiten durchzulassen, und schliesslich kann sie für Wasser und Wasserdampf nahezu undurchlässig werden. Allzu hoch darf jedoch die Cuticula schon deshalb nicht in Rechnung gebracht werden, weil ich an einigen Pflanzen beobachtet, dass die Cuticula erst lange nachher, nachdem das

Blatt sowohl in Bezug auf Grösse und Gestalt, als inneren Bau, namentlich Ausbildung des Assimilationsgewebes, seine definitive Ausbildung erlangt hat, anfängt, sich umzubilden und zu verdicken. Das Gleiche ist wohl bei allen den Blättern der Fall, welche wellige Seitenwände und starke Cuticularschichten besitzen.

Die Verdünnung der Luft mit der Höhe bedingt neben der intensiveren Insolation bei Tag auch eine stärkere Wärmeausstrahlung bei Nacht. Da jedoch bei einem in Bern angestellten Versuche mehrere Exemplare der sehr empfindlichen Saxifraga cuneifolia, die während ihrer ganzen Wachsthumszeit jede Nacht bedeckt waren, damit die nächtliche Wärmestrahlung verhindert werde, keine Abweichung im Bau zeigten von andern, bei welchen die Ausstrahlung ungehindert stattfinden konnte, so erlaube ich mir diesen Faktor für unsere Frage ausser Acht zu lassen.

Dagegen ist es wohl möglich, dass das Fehlen von Pallisaden, namentlich bei kleineren Pflanzen, zum Theil wenigstens daher rührt, dass die Blätter unter dem Schnee sich entwickeln.

Was nun die Blätter besonders hoher Standorte betrifft, so müssen wir annehmen, dass sie ihre kleinzellige Struktur einem Extrem von Herabsetzung der Transpiration verdanken, vielleicht unter Mitwirkung noch anderer Faktoren.

Aus den etiolirten Blättern, die wir oben mit ihnen verglichen, lässt sich ein Schluss auf die Alpenblätter nicht ziehen, weil dazu vorher festgestellt sein müsste, dass die kleinzellige Struktur auch durch herabgesetzte Transpiration bewirkt wird. Ein Versuch von *Vesque* könnte zwar auch zu Gunsten letzterer Annahme angesehen werden.

Im Bisherigen wurde der Bau des Blattmesophylls berücksichtigt. Nun aber unterscheidet sich das alpine Blatt vom Schattenblatt durch dickere Cuticula und Papillen, und es fragt sich, wie diese Abweichungen zu erklären seien.

Dass die alpinen Blätter eine wohl entwickelte Cuticula besitzen, scheint auf den ersten Blick nicht recht vereinbar mit der angenommenen Luftfeuchtigkeit. Denn an feuchten und schattigen Standorten der Tiefregion erscheint in den Blättern die Aussenwand der Epidermiszellen nur wenig dicker als die Innenwand, und es bildet die Cuticula nur eine dünne Schicht. Das Verhalten der Cuticula bedarf allerdings noch näherer Untersuchung; da sich, wie oben angegeben, in vielen Fällen die Cuticula erst ausbildet, wenn das Blatt im Uebrigen seine

definitive Ausbildung erlangt hat, so glaube ich, dass das Verhalten der Cuticula eher auf Assimilationsverhältnisse zurückzuführen sei.

Für die fernere Thatsache, dass eine Anzahl von Pflanzen in der Höhe Papillen besitzen, während sie derselben in der Tiefe vollständig entbehren, bin ich gegenwärtig nicht im Falle, eine Erklärung zu geben, um so weniger, da verschiedene angestellte Experimente unconstante Resultate ergaben.

Nach *Kerner**) kommt es nicht selten bei an feuchten Orten, an Bächen, Flüssen und Sümpfen wachsenden Pflanzen vor, dass ein Theil der Epidermiszellen papillen- oder zapfenförmig vorgewölbt sind, zwischen welchen ebenso viele Vertiefungen liegen, in denen die Spaltöffnungen sich befinden. Das übereinstimmende Verhalten einiger Alpenpflanzen mit Pflanzen feuchter Standorte der Tiefe dürfte wohl auch für die oben angeführten Ursachen des abweichenden Baues der alpinen Blätter sprechen.

Fassen wir das Ergebniss obiger Untersuchungen noch einmal kurz zusammen, so wurde vorerst nachgewiesen, dass *die in den Alpen an freien, sonnigen Standorten gewachsenen Blätter in Bezug auf Form und Struktur mit den Schattenblättern der Tiefregion übereinstimmen.*

Dieses abweichende Verhalten der Alpenblätter haben wir, gestützt auf die bekannten Thatsachen, zu erklären gesucht

1. *mit herabgesetzter Transpiration infolge grosser Luftfeuchtigkeit und*
2. *mit sehr grosser Bodenfeuchtigkeit.*

Wir glauben zwar gegenwärtig nicht, dass eine andere Erklärung für das Verhalten der alpinen Blätter möglich sei; gleichwohl ist die Arbeit nicht als abschliessend anzusehen. Es ist nämlich, in Bezug auf die oben angegebenen Werthe für die Sättigungsdefizite und die Verdunstungshöhe hervorzuheben, dass die Blattentwickelung in der Höhe und in der Tiefregion nicht ganz zur nämlichen Zeit erfolgt, sondern sich um eine gewisse Zeit gegeneinander verschiebt in dem Sinne, dass die Entwicklung unten früher erfolgt. Es können daher nicht ohne weiteres die in den Tabellen über Sättigungsdefizite und Verdunstungshöhe einander entsprechenden Zahlen mit einander verglichen werden, sondern diejenigen, welche oben und unten auch für die Blattentwickelungszeit gelten. Zu dem Ende müssten aber genauere Untersuchungen über die Blattentwickelungszeit vorliegen, welche uns

*) *Kerner A.* von Marilaun. (l. c.).

zur Stunde nicht zur Verfügung stehen, sondern durch genaue und weitläufige Untersuchungen erst noch gewonnen werden müssen. Dies ist eine Aufgabe für spätere Untersuchungen, durch die vielleicht unser hier gegebener Erklärungsversuch eine Modification erleiden wird. Ebenso bedarf auch das Verhalten der Cuticula noch einer eingehenden Untersuchung.

Erklärung der Figuren.

Die Bilder sind mit der Camera lucida gezeichnet; das Verhältniss der Pallisaden unter sich und zur Blattdicke ist also ganz genau. Im Übrigen sind sie etwas schematisch gehalten.

Figur 1. Querschnitt durch das Blatt von Saxifraga cuneifolia aus Bern.
» 2. » » » » » » » von Genf.
» 3. » » » » » » » » Nervi.
» 4. » » » » » » » »Spicherberg (1550m).
» 5. » » » » » Soldanella alpina von Bern.
» 6. » » » » » » » » Engstlen (2000 m).
» 7. » » » » » Globularia cordifolia von Meyringen.
» 8. » » » » » » » » Sätteli (1900 m).
» 9. » » » » » Acer Pseudoplatanus von Bern.
» 10. » » » » » » » » Engstlen(1860m).

LEIST Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter.

Fig. 1.

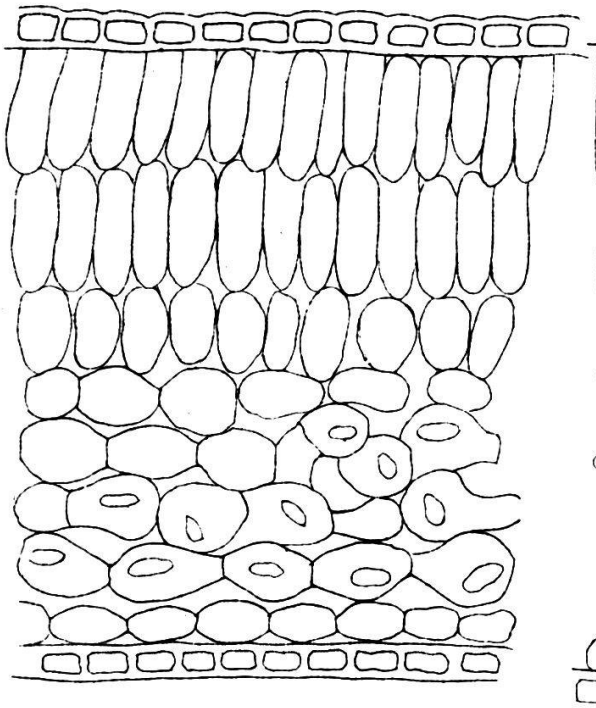


Fig. 2.

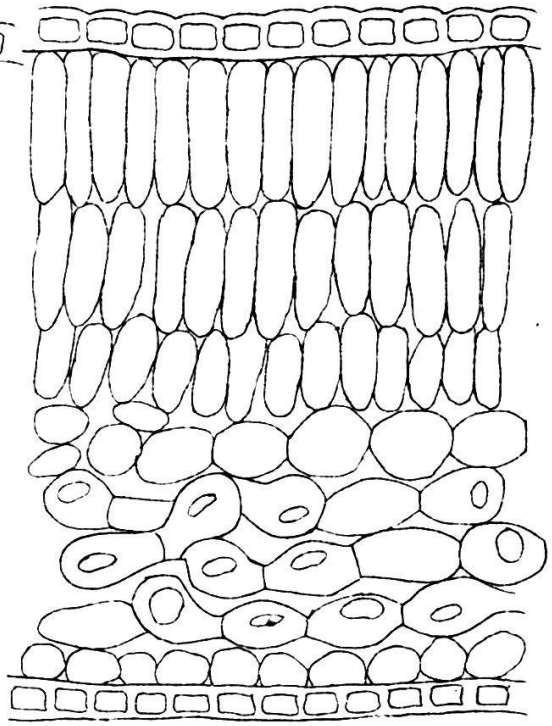


Fig. 3.

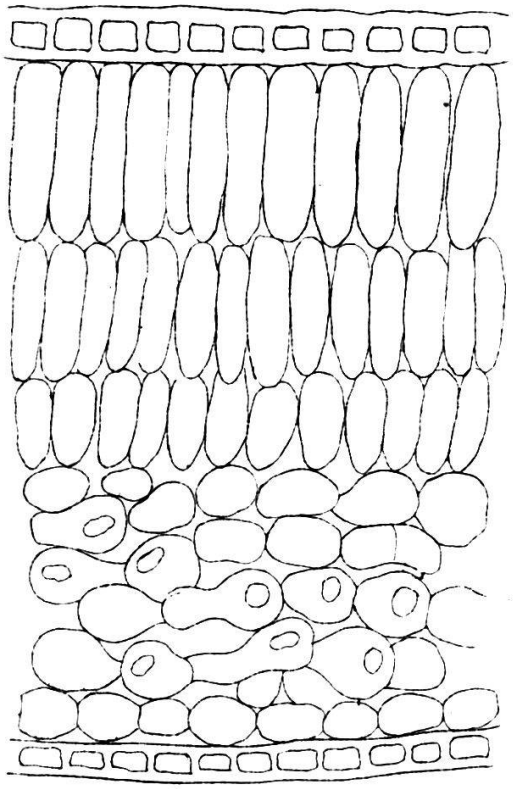
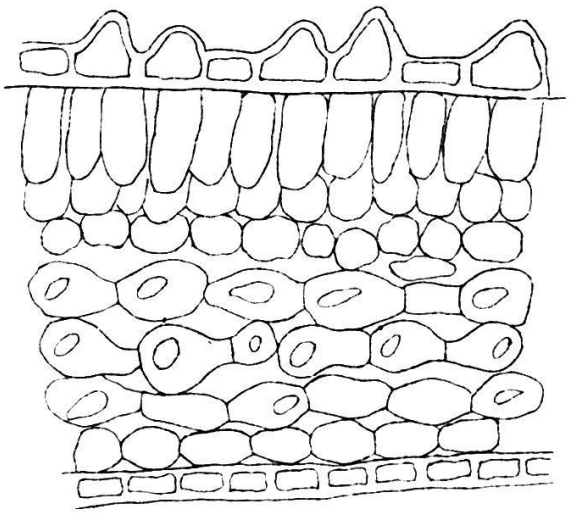


Fig. 4.



LEIST Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter.

Fig. 5.

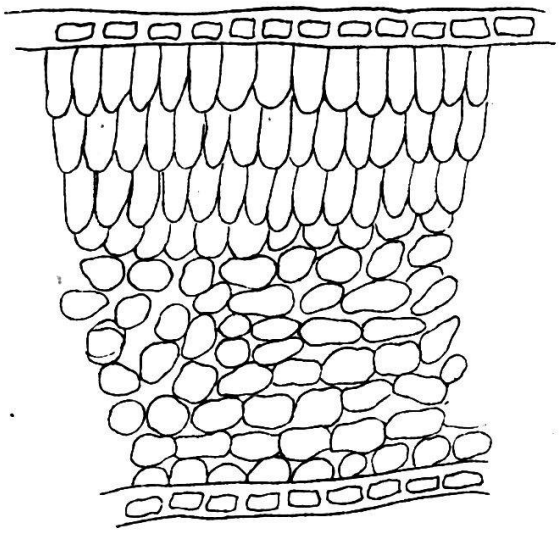


Fig. 6.

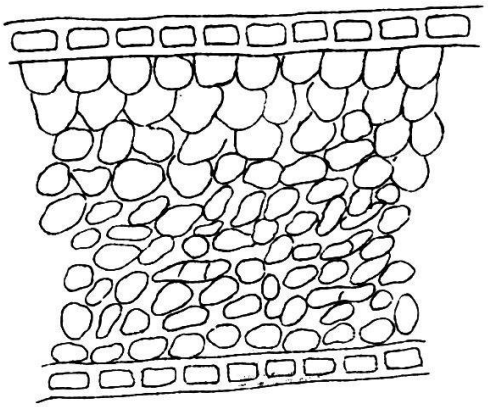


Fig. 7.

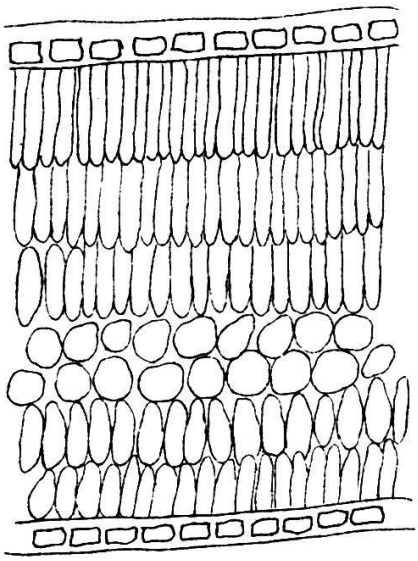


Fig. 8.

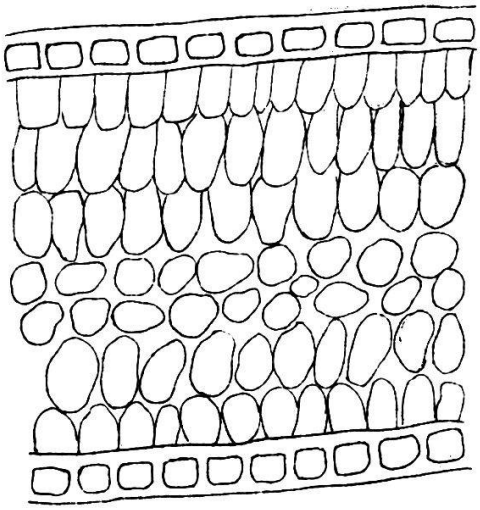


Fig. 9.

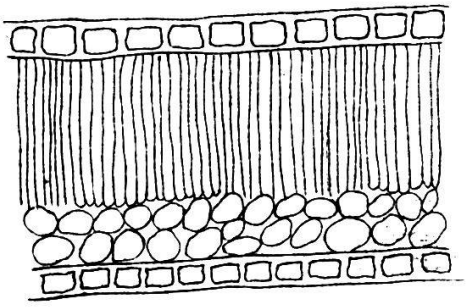
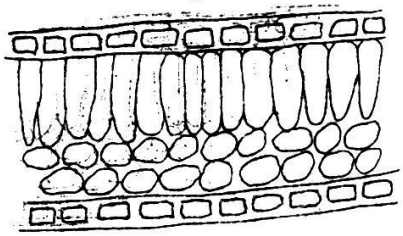



Fig. 10.