Mitteilung aus dem botanischen Institut der Universität
zu Stockholm.

Zur Kenntniss des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen.

Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische
Studie.

Von

Henrik Hesselman,
Stockholm.

Mit Tafel IV—VIII und 29 Abbildungen im Text.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1904.

(Sonderabdruck aus den Beiheften zum botanischen
Centralblatt, Jahrgang 1904).

*Herrn Prof.
Mac Dougal
hochachtungsvoll*

Mitteilung aus dem botanischen Institut der Universität *von Jena*
zu Stockholm.

*LIBRARY
HERRN
MAC DOUGAL
HOCHECHTUNGSVOLL
GUSTAV*

Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen.

Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische
Studie.

Von

Henrik Hesselman,
Stockholm.

Mit Tafel IV—VIII und 29 Abbildungen im Text.

Jena.

Verlag von Gustav Fischer.
1904.

QK289
.H45

Inhalt.

	Seite
Vorwort	311
Kap. I. Die Physiognomie der Laubwiesen, deren wichtigste Pflanzenarten, Verbreitung und Verwandtschaft mit anderen Pflanzenformationen	312
Kap. II. Die Laubwiesen im östlichen Uppland, ihre Formationen und Entwicklungsgeschichte	318
Kap. III. Fragestellung und Methodisches	345
Kap. IV. Wärme und Hydrometeoren der Stationsinsel; Variation der Temperatur und der Feuchtigkeit der Luft an verschiedenen Standorten	349
Kap. V. Einige Bemerkungen über die Humusbildung	365
Kap. VI. Lichtbedürfnis der Bäume, Regelung der Sproßbildung und Reinigung der Krone, Lichtgenuß der Pflanzen in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen	367
Kap. VII. Die Assimilationsintensität auf den sonnenoffenen Wiesen und in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen	379
Kap. VIII. Über die Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsgewebes, insbesondere des Palisadenparenchyms der Blätter	402
Kap. IX. Versuche über die Transpiration der Pflanzen auf sonnenoffenen Wiesen und in Beständen, insbesondere in dichtgeschlossenen Haselhainen	410
Kap. X. Rückblick auf die erhaltenen Ergebnisse, die pflanzengeographischen Faktoren der Laubwiesen	447
Literaturverzeichnis	456
Tafelerklärung	460

Mittheilung aus dem botanischen Institut der Universität
zu Stockholm.

Zur Kenntniss des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen.

Eine physiologisch-biologische und pflanzengeographische Studie.

Von

Henrik Hesselman-Stockholm.

Mit Tafel IV–VIII und 29 Abbildungen im Text.

Vorwort.

Die vorliegende Abhandlung stützt sich auf Studien, die vornehmlich in den Sommern 1895, sowie 1899, 1900 und 1901 gemacht worden sind. Noch einige Beobachtungen sind in den Sommern 1902 und 1903 hinzugekommen, besonders wurden da photographische Aufnahmen gemacht, von welchen hier einige publiziert werden.

Die meisten und wichtigsten Studien sind auf der Insel Skabblholmen gemacht; dieselbe gehört zu Lido im Kirchspiel Vätö im östlichsten Teil von Uppland. Diese Insel ist durch viele größere und kleinere Inseln gegen die Winde vom Meere her geschützt und liegt in der Zone, die Häyrén (I) als die zweite Längszone in den östlichen finnischen Scheeren bezeichnet.

Im Sommer 1895 wurden hauptsächlich physiognomische Studien gemacht, in den Sommern 1899, 1900 und 1901 sind die meisten physiologischen und biologischen Untersuchungen ausgeführt worden.

Bei diesen Studien habe ich von vielen Seiten Unterstützung durch Stipendien und Anschläge erhalten, nämlich von der Universität zu Uppsala durch Kuigges Stipendium, zwei Jahre habe ich von der königl. schwed. Akademie der Wissenschaften Geldmittel erhalten, und vor allem hat die Botanische Gesellschaft zu Stockholm mich reichlichst unterstützt. Diesen Korporationen spreche ich hiermit meinen tiefgefühltesten Dank aus.

Auch Privatpersonen haben meine Untersuchungen durch Geldmittel gefördert, nämlich Dr. med. E. Levin, die Herren Direktoren H. Levin und E. Rubenson, ebenso Dr. O. Rosenberg.

Von dem botanischen Institute der Universität in Stockholm habe ich durch das gütigste Entgegenkommen meines Lehrers und Freundes Professor G. Lagerheim die nötigen Instrumente und Utensilien erhalten. Mein

Freund Dr. Gunnar Andersson hat diesen Untersuchungen in jeder Hinsicht das größte Interesse gewidmet.

Auf der Insel Skabbsölen habe ich vielfach Beihilfe von Kameraden erhalten, nämlich dem Privatdozenten Dr. B. Hesselman, cand. med. Selim Birger und cand. phil. Carl Skottsberg. Viele von den Pflanzenfunden auf der Insel Skabbsölen verdanke ich diesen Herren, welchen ich hiermit herzlichen Dank für liebenswürdige Beihilfe und gute Kameradschaft ausspreche.

Endlich ist es mir noch eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor F. R. Kjellman, meinen besten Dank auszusprechen für das stetige Interesse, mit welchem er immer meine Studien gefördert hat.

Bei der Nomenklatur der Phanerogamen bin ich immer L. M. Neuman, Sveriges Flora. Lund 1901, gefolgt.

Kap. I. Die Physiognomie der Laubwiesen, deren wichtigste Pflanzenarten, Verbreitung und Verwandtschaft mit anderen Pflanzenformationen.

Unter einem gemeinsamen Namen Laubwiesen (schw. löfängar) hat man in der schwedischen pflanzengeographischen Literatur eine Serie Pflanzenformationen zusammengefaßt, die in ihrer Zusammensetzung nicht wenig wechseln, in physiognomischer Hinsicht jedoch vieles gemeinsam haben. Sie zeichnen sich durch eine große Zahl von edlen Laubbäumen und eine reiche Kräuter- und Gräserflora aus, während die Zwerg- und Halbsträucher entweder ganz fehlen oder nur eine untergeordnete Rolle spielen. In ihren schönsten Formen hat die Laubwiese einen parkähnlichen Habitus, indem die Bäume und Sträucher größere Gruppen bilden, während eine wiesenähnliche Vegetation den Boden zwischen den kleinen Waldinseln einnimmt.

Die meisten Bäume Schwedens können als mehr oder minder wichtige Bestandteile der Laubwiesenvegetation auftreten; im mittleren Schweden finden wir die Eiche (*Quercus robur*), die Esche, die Linde (*Tilia ulmifolia*), die Birke (*Betula verrucosa* und *odorata*), die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), den Mehlsbeerbaum (*Sorbus suecica*, in den östlichen Küstengegenden dann und wann *S. fennica* und *S. aria*), die Ulme (*Ulmus montana*) und den Ahorn (*Acer platanoides*). In gewissen Gebieten in Südschweden, besonders um den großen Binnensee Vättern herum, ist *Alnus incana* ein wichtiger Baum in diesen Pflanzenvereinen, eine Pflanze, die weiter nördlich allgemeiner wird. Die Buche findet man oft in Laubwiesen, die nördlichsten Vorposten dieses Baumes dürften gerade in Laubwiesen vorkommen. Im süd-

lichsten Teile des Landes kommen *Quercus sessiliflora* und *Carpinus betulus* als wichtige Bestandteile vor und auf Gotland ist *Ulmus campestris* gewöhnlich. Auf Öland trifft man sowohl diesen Baum als auch *Ulmus effusa* an, der letztere ist eine Seltenheit in der schwedischen Flora. Selten fehlen die Kiefer und die Espe.

Unter den Bäumen gedeiht gewöhnlich ein reiches Unterholz aus verschiedenen Arten, am wichtigsten ist *Corylus avellana*, die selten fehlt und oft große dichte Bestände bildet. *Crataegus monogyna* und *oxyacantha*, *Lonicera xylosteum* und in einem beschränkten Gebiet in Dalekarlien und Västmanland *Lonicera coerulea*, verschiedene *Rosa*-Arten, *Ribes alpinum* und *nigrum*, *Daphne mezereum*, *Berberis vulgaris*, *Viburnum opulus*, *Cornus sanguinea*, *Eronium europaea* und noch andere verleihen den Laubwiesen große Mannigfaltigkeit und eine bunte Schönheit. Die Sträucher und Bäume sind zuweilen von Lianen und lianenähnlichen Pflanzen bedeckt oder durch dieselben miteinander verwebt; im südlichen Schweden kommen als derartige Schlinggewächse vor: *Lonicera periclymenum*, *Hedera helix* und verschiedene *Rubus*-Arten aus der Gruppe *fruticosus*, in Uppland findet man einige schwache Vertreter dieser Pflanzen, unter ihnen *Vicia silvatica*, die mit ihren weißen, tief lila gestreiften Blüten zu den schönsten Zierden der Laubwiesenvegetation gehört und mit ihren zierlichen Blättern oft ganze Sträucher überkleidet.

In dem humusreichen Boden im Schatten der Bäume und Sträucher gedeiht gewöhnlich eine schöne, artenreiche Kräutерflora, viele von den Pflanzen, welche für die Buchenwälder besonders charakteristisch sind und von einigen Verfassern wie Hub. Winkler (I) und Höck (I) als Buchenpflanzen bezeichnet werden, finden hier geeignete Standorte, und zwar außerhalb der Nordgrenze dieses Baumes. Unter ihnen seien hier genannt *Anemone hepatica*, *Dentaria bulbifera*, *Allium ursinum* und aus der Gruppe der Charakterpflanzen des Buchenmulles gehören *Asperula odorata*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*, *Anemone nemorosa*, *Adoxa moschatellina* u. a. zu den hier am meisten hervortretenden Pflanzen der Laubwiesen auf gutem Boden. Mit diesen ihrer Verbreitung in Schweden nach der Eiche am nächsten stehenden Pflanzen wetteifern viele subglaciale Elemente in Bedeutung, unter denen *Actaea spicata*, *Paris quadrifolia*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Geranium silvaticum*, *Melandrium rubrum* genannt zu werden verdienen.

Die offenen Wiesen zwischen den Baumgruppen zeichnen sich durch Stauden mit vielköpfigen Wurzeln und rasenbildende Gräser aus, während die Arten mit weit kriechenden Rhizomen zurücktreten und an Bedeutung verlieren. Die Vegetationsdecke ist gewöhnlich so stark zusammengeschlossen, daß die Moosarten verdrängt werden. In erster Linie ist die Eichenflora vertreten; ihre Repräsentanten bilden zusammen mit vielen anderen Pflan-

zen eine besonders artenreiche, abwechselnde und bunte Bodenvegetation.

Im Mai und Juni, ja auch Anfang Juli, bietet die Laubwiese einen überaus großen Reichtum an Farben und eine Fülle von Formen dar, wie man sie nur in wenigen, durch ihren Blütenreichtum bekannten Pflanzenvereinen wiederfinden dürfte, so z. B. in den Steppen und im Macquis der Mittelmeerländer. Aber in Schweden sind die hellen Nuancen in gelb, weiß, lila, rot und violett nicht mit dem graugrünen, dunklen, starren Laubwerk obiger Länder oder dem gelben Boden der Steppen vereinigt, sondern mit dem frischen saftigen Grün des nordischen Frühlings gesättigt, so daß eine blühende schwedische Laubwiese ohne Zweifel zu den schönsten Vegetationsbildern gehört. Der Hochsommer jedoch weist schon eine Abmattung auf, und im Spätsommer und Herbst sind es nur wenige Pflanzen, die an den Blütenreichtum des Frühlings erinnern, wie z. B. *Solidago virgaurea*, *Gentiana uliginosa* und einige *Euphrasia*-Arten.

Mit den Eichenwäldern stehen die Laubwiesen in einer nahen Beziehung und zeigen mit denselben eine große Übereinstimmung in bezug auf Unterholz sowie auf Kraut- und Grasvegetation. Reine, wahre Eichenwälder sind nunmehr in Schweden selten, die meisten sind durch Eingreifen des Menschen stark verändert worden. Die Bäume stehen jetzt einzelner und die Untervegetation wird durch weidende Tiere in ihrer Entwicklung gehemmt.

An feuchten Stellen, besonders an Bach-, Fluß- und Seeufern, schließt sich die Laubwiesenvegetation zusammen, sie bildet dann eine Art Ufergebüsch, wobei oft verschiedene Laubbäume auftreten. In dieser Form zeigt die Laubwiese eine große physiognomische und biologische Ähnlichkeit mit einer anderen Reihe von Pflanzenformationen, wo Laubbäume und eine reiche Gräser- und Kräuterflora den Hauptteil der Vegetation bilden, nämlich den Haintälchen. In dem großen, weiten Waldgebiet, das am Fuße der Hochgebirge beginnt und den größten Teil Nordschwedens einnimmt, werden die weiten und öden Nadelwälder um die Bäche und kleinen Flüsse herum von einer sehr bunten und artenreichen Vegetation unterbrochen, die mit ihrem frischen Grün und ihrer Mannigfaltigkeit der Vegetationsdecke den Eindruck der einförmigen Waldlandschaft etwas aufhebt. Dank der größeren Luftfeuchtigkeit und dem beständig frischen Wasser im Boden gedeiht hier eine ganz charakteristische Vegetation. Die Birke (*Betula odorata*), die Grauerle (*Alnus incana*), verschiedene *Salix*-Arten, *Prunus padus* u. a. bilden einen Niederwald, in dessen lichtem Schatten sich eine sehr reiche Kräuter- und Gräserflora entwickelt. Viele von den Pflanzen, die in Laubwiesen Mittelschwedens weit verbreitet und sogar allgemein sind, kommen hier als wahre Charakterpflanzen vor, unter ihnen mögen folgende hervorgehoben werden: *Geranium silvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Paris quadrifolia*, *Actaea spicata*, *Daphne mezereum*, *Solidago virgaurea*, *Concallaria majalis*, *Melica*

nutans, *Triticum caninum*, *Milium effusum* u. n. a. In ihren schönsten üppigsten Formen sind diese Haintälerchen von Grevillius (I) eingehend studiert und beschrieben worden. Die Haintälerchenformationen sind weit nach Norden und so gut wie durch das ganze Waldgebiet verbreitet. In den höheren Regionen stehen sie in nächster Beziehung zu den kräuterreichen Birken-Wäldern (björkliderna), die in den unteren Hochgebirgsregionen an günstigen Plätzen vorkommen. Zuweilen nehmen diese Haintälerchen einen parkähnlichen Habitus an, wie auf Storholmen im Vindelfluß im Kirchspiel Lycksele, woselbst sie die größte Übereinstimmung mit den Laubwiesen Mittelschwedens zeigen.

An dünnen sonnigen Plätzen gewinnen dagegen mehr oder minder xerophile Sträucher und Bäume die Oberhand. *Juniperus communis*, *Prunus spinosa*, *Rosa*-Arten, auch viele *Rubi* treten mehr hervor, so daß die Formation mit den Gebüschformationen, die mit einem gemeinsamen Namen Kratt bezeichnet werden, große Ähnlichkeit zeigt. Krattformationen haben in Südschweden und Dänemark eine große Verbreitung gefunden.

Die Laubwiesen bilden so ein Glied in einer Reihe Pflanzenformationen, die vom südlichen Schweden an bis weit nach Norden verbreitet sind, die je nach den äußeren Bedingungen, wie Feuchtigkeit und Nahrungsvorrat des Bodens, Temperatur und Regenmenge, sehr wechselndes Aussehen haben, aber darin übereinstimmen, daß in der Waldschicht, gewöhnlich ein Niederwald, aus verschiedenen, vielen Laubbäumen und Sträuchern gebildet, nicht ein oder zwei Arten, völlig dominieren, sondern mehrere miteinander gemischt vorkommen. Im Schatten der Bäume und Sträucher gedeiht oft eine reiche Kräuter- und Gräserflora, und wo der Baumbestand größere Lücken aufweist, bekommt die Vegetation einen wiesenähnlichen Charakter.

Die Laubwiesen von dem hier geschilderten Typus mit dem großen Reichtum an edlen Laubbäumen gehören eigentlich der Region der Eichentflora Schwedens an und haben ihre nördlichsten Vorposten in Dalekarlien (z. B. bei Osmundsberget), in Helsingland, Medelpad und Ängermanland. In diesen Landschaften sind sie am meisten als Reliktformationen aufzufassen, die von den sie umgebenden Waldformationen in ihrer Existenz mehr oder minder bedroht werden. Sie stehen hier als eine Erinnerung an die Zeit, wo die ganze Eichenwaldflora Schwedens weiter nach Norden verbreitet war. Über eine der am meisten charakteristischen Arten, nämlich über den Haselstrauch, hat in neuester Zeit Gunnar Andersson (I) ausführliche Studien angestellt, deren Hauptresultat ist, daß der Haselstrauch in Norrland von einem Gebiet von 84000 qkm seit der Litorinazeit infolge einer Senkung der Sommertemperatur verdrängt worden ist. Hand in Hand mit der Hasel ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine große Menge anderer südlicher Arten verdrängt worden, die beim höchsten Stande des Litorinameeres weite Laubwiesen gebildet hatten da, wo nun einförmige Nadelwälder

den Boden einnehmen oder Äcker und Felder der Menschen sich ausbreiten.

Ein großer Teil der jetzigen Laubwiesen dürfte auch als Rest des früheren Reichtums Schwedens an dieser Pflanzen-

Fig. 1. Vegetationsbild von einer Laubwiese bei Stocklycke auf Ömbärg.
Baumarten: Buche (*Fagus sylvatica*) und Birke (*Betula verrucosa*). Unter-
holz aus Hasel. Im Vordergrund eine feuchte Wiese mit
Rhamnus frangula. Auct. foto 27. 9. 1903.

formation anzusehen sein. Sernander (I, pag. 86), der die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Gotlands untersucht hat, ist der Meinung, daß die meisten Laubwiesen dieser Insel schon in der Litorinazeit konstituiert worden sind und eine ähnliche Ansicht (II, pag. 103—104) hegt er betreffs mehrerer Laubwiesen Upplands. Wenn während der letzteren Ancyhuszeit und im Anfang der Litorinazeit die Eichenflora siegreich gegen Norden vordrang, so verbreiteten sich die neuen Bürger der schwedischen Flora besonders in den Kiefernwäldern: im Kampfe mit den neuen Wettbewerbern wurde die Kiefer verdrängt und die alten Nadelwälder allmählich durch Eichenwälder und Laubwiesen ersetzt. Aber noch in unserer Zeit gewinnt die Laubwiese neues Terrain. Die Birken- und Espenhaine können nach Sernander (II, pag. 102—103) unter gewissen Umständen in Laubwiesen verwandelt werden; auch die *pineta herbida* gehen nach Sernander (I, pag. 80) und R. Mattsson (I, pag. 7) in Laubwiesen über. Hult beschreibt in seiner bekannten Arbeit über die Vegetation Blekinges (I, pag. 210—218), wie Laubwiesen sich auch allmählich aus alten verlassenen Äckern entwickeln können.

Bei unserer jetzigen Kenntnis der schwedischen Vegetation ist es nicht möglich, genauere Angaben über die Verbreitung der Laubwiesen zu machen und eine Karte über deren Vorkommen zu zeichnen. Nach den gewiß ganz spärlichen Angaben in der Literatur zu urteilen, sind sie am meisten in den Küstengegenden des Festlandes, auf den Inseln Öland und Gotland und um die größeren Seen herum verbreitet.

In Dänemark habe ich in Gesellschaft von Herrn Apotheker C. Jensen sehr schöne und ausgeprägte Laubwiesen unweit Vandel, ein paar Meilen westlich von Vejle besucht. Die wichtigsten Bäume daselbst waren *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Quercus sessiliflora* und *Betula odorata* mit einem Unterholz aus *Crataegus oxyacantha*, *Rhamnus frangula* und *Viburnum opulus*. Die Bäume und Sträucher waren in sehr schöne Gruppen geordnet und das freie Feld zwischen diesen von einer reichen Wiesenvegetation eingenommen; die ganze Formation war augenscheinlich von der Kultur sehr wenig beeinflusst.

Auf den Ostseeinseln Dagö und Ösel kommen nach mündlichen Mitteilungen von Carl Skottsberg und T. Vestergrén die Laubwiesen in sehr schönen Varianten vor. Sie nehmen hier hauptsächlich den südöstlichen Teil der Insel Ösel ein: dieselben Baumarten, welche die schwedischen Laubwiesen bilden, finden wir auch hier wieder, besonders spielen die Eiche und die Esche eine bedeutende Rolle, ebenso die Grauerle. Die Kraut- und Grasvegetation ist sehr schön, es finden sich viele stattliche *Orchideen*, wie *Cypripedium calceolus* und *Cephalanthera grandiflora* vor.

Im südlichsten Teil von Finnland trifft man diese Pflanzenvereine wieder, und auf Åland finden sie eine große Verbreitung,

hier zeigen sie die größte Übereinstimmung mit der Vegetation im östlichen Uppland.

Unter den mitteleuropäischen Waldformationen gibt es mehrere, die mit den Laubwiesen sicherlich eine große physiognomische und ökologische Ähnlichkeit zeigen. In der mehr feuchtigkeitsliebenden Form, wie sie die Laubwiesen oft an Stellen mit beständig frischem Wasser im Boden haben, zeigen sie eine gewisse Übereinstimmung mit den Auenwäldern des norddeutschen Flachlandes. Diese bestehen nach den Beschreibungen Drude's (I, pag. 307–308) aus vielen Bäumen, die die Laubwiesen charakterisieren, wie aus Rüstern, Eschen, Stieleichen, *Carpinus betulus*, ja auch der Ahorn und die Linde kommen hier vor. Gewöhnlich ist Unterholz reichlich vorhanden; dasselbe ist oft üppig und dicht aus *Corylus avellana*, *Prunus padus* u. a. zusammengesetzt. *Anemone* und *Primula* findet man im Frühjahr und sonst sind viele Zwiebelgewächse (*Leucojum*, *Gagea*, *Allium ursinum*) häufig. Viele Pflanzen bilden ein Bindeglied in den „Gemischten Laubholzformationen der Niederung und der Hügelregion“ (Drude, I, pag. 309), wodurch ein Bild entsteht, welches sehr an unsere Laubwiesen erinnert. In den Laubbeständen tritt auch hier die Buche als wichtiger Baum auf, daneben findet man die in den Auen vorkommenden Baumarten. Durch reiches Unterholz und Vorkommen vieler humoser Gräser, wie *Melica*, *Milium* etc., wird die Ähnlichkeit noch augenscheinlicher. Die Laubwiesen sind also sicherlich nicht als unwichtige Formationen der nordeuropäischen Vegetation überhaupt anzusehen. Sie sind wohl die durch den Eingriff der Kultur mehr oder weniger veränderten Reste von den früheren Formationen der edlen Laubbäume, den Formationen der Esche, Rüster, des Ahorns, der Linde, Hainbuche etc.

Kap. II. Die Laubwiesen im östlichen Uppland, ihre Formationen und Entwicklungsgeschichte.

Die beigegegebene Kartenskizze (Fig. 2.) veranschaulicht die Verbreitung der Laubwälder in Uppland und ist eine stark verkleinerte Wiedergabe der großen Waldkarte über den südlichen Teil von Schweden, welche die königlich-schwedische Domänenverwaltung für die Weltausstellung in Paris 1900 anfertigen ließ. Es sind auf dieser Skizze auch Birken- oder Espenhaine mit den Laubwiesen vermischt gezeichnet, doch dürften dieselben nur eine untergeordnete Rolle spielen und die meisten mit schwarz bezeichneten Gebiete von Laubwiesen eingenommen werden. Es geht aus der Skizze auf das deutlichste hervor, daß diese Pflanzenformationen hauptsächlich in dem östlichen Teil vorkommen; ungefähr 90 % finden sich östlich von einer geraden Linie, die von der Nähe der Mündung des Olandsflusses (Olandsån) bis etwas westlich von Waxholm verläuft, westlich von dieser Linie kommen diese Pflanzenformationen vereinzelter vor.

Es dürfte mehrere Ursachen zu dieser ausgeprägten Verteilung geben, in erster Linie aber dürften es zwei sein, nämlich das Klima und der Boden. Das Seeklima mit dem milden Herbst und Winter und der etwas größeren Luftfeuchtigkeit dürfte für viele Bäume der Laubwiesen ungemein günstig sein; in Dänemark erreichen nach den Angaben von Hauch und Oppermann (I, p. 81) die Wälder aus Esche, Ahorn etc. bestehend nur in Küstengegenden eine schönere Entwicklung. Besonders dürften die ziemlich hohen Herbsttemperaturen für das volle Ausreifen und Verholzen der Sprosse in gewissen Fällen von Bedeutung sein. Die Nachtfröste sind nämlich nach den Angaben von H. E. Hamberg (I) weit seltener in Stockholms län, umfassend den östlichen Teil von Uppland und Södermanland, als in Uppsala län, d. h. dem mittleren Teil von Uppland. Nach Andersson (I) sind für die Verbreitung des Haselstrauches in den norrländischen Küstengegenden gerade die Herbsttemperaturen von großem Einfluß.

Von nicht geringerer Bedeutung ist ohne Zweifel der Kalkgehalt des Bodens; die Moränenablagerungen im östlichen Uppland sind, da die Eisströme von Gästrikland und dem südlichsten Teile des Bottnischen Meerbusens Kalkgesteinsblöcke mit sich geführt haben, mehr oder weniger reich an Kalk.

Wie die in Fig. 3 wiedergegebene Skizze lehrt, herrscht eine gewiß nicht vollkommene, jedoch unverkennbare Übereinstimmung zwischen der Verbreitung der Laubwiesen und der des kalkführenden Moränenkieses; auf diesem für die Kultur weniger geeigneten Moränenmaterial haben die Laubwiesen eine gegen den Angriff der Menschen und den der konkurrierenden Formationen geeignete Entwicklungsstätte gefunden. Sonst sind die Laubwiesen von den großen Gebieten, die sie früher eingenommen haben, durch die Kultur verdrängt worden; im östlichen Uppland ist die Verteilung von Nadel- und Laubwäldern samt von Kulturgebieten oft ganz charakteristisch; die Höhen werden von Kiefern- und Fichtenwäldern, die Täler von Äckern eingenommen, aber diese sind oft an ihren Rändern von Resten einer früheren Laubwiesenformation eingerahmt.

Die Laubwiesen im östlichen Uppland zeigen eine sehr wechselnde Zusammensetzung. In den Scheeren und den nordöstlichen Teilen ist die Esche der wahre Charakterbaum, der in weiten Gebieten völlig allgemein ist, nicht minder wichtig ist der Haselstrauch. Die Ulme und die Linde bilden oft schöne Bestände, am meisten im südlichen Uppland, diese beiden haben aber mehr eine beschränktere Ausbreitung. Die Eiche (*Quercus robur*) ist in vielen Laubwiesen der dominierende Baum, während der Ahorn nur in vereinzelten Individuen vorkommt, gleich wie die selteneren *Sorbus ferruginea* und *suecica*.

In der Kürze mag hier die Zusammensetzung einer Laubwiese in der Nähe von Skeppsdal im Kirchspiel Österåker geschildert werden. Dieselbe verdient umso mehr Beachtung, als sie nicht unwesentlich von denjenigen der näher studierten Ge-

gend auf den äußeren Scheeren abweicht und auch deshalb, weil hier für diese Untersuchung nicht unwichtige Beobachtungen gemacht worden sind.

Die Eiche (*Quercus robur*), die Linde und die Ulme (*Ulmus montana*) sind die vornehmsten Bäume, die hier und

Fig. 2. Verbreitung der Laubwälder in Uppland. Die mit schwarz bezeichneten Gebiete sind von Laubwäldern, hauptsächlich von Laubwiesen eingenommen. Die eingerahmten Partien sind vom Verf. näher untersucht worden. Die langgestreckte Insel, ein wenig östlich von S ist Skabbholmen. Masstab 1 : 1 500 000.

da kleinere Bestände bilden; gemischt mit diesen wachsen *Picea creelsa*, *Populus tremula* und *Betula verrucosa*; an einigen Punkten hat die Laubwiese vollständig den Charakter eines Espenhains. Ein reiches Unterholz schließt sich unter den Bäumen dicht zusammen, vornehmlich aus *Ribes alpinum*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus padus* und *Corylus avellana* bestehend. In den lichtereren Partien wächst eine hohe, sehr üppige Kraut- und

Gras-Vegetation; in erster Linie bemerkt man *Campanula latifolia*, die bis 2 m hoch im Juli ihre großen, lichtblauen Blüten entwickelt, bisweilen bei sehr kräftigen Individuen gegen 40 in ein und demselben Blütenstand. *Milium effusum*, *Geranium silvaticum*, *Anthriscus silvestris*, *Dentaria bulbifera*, *Aegopodium podagraria*, alle in kräftigen Individuen, wetteifern mit der erwähnten stattlichen Pflanze in üppiger Entwicklung. Wo die Linde oder die Haselsträucher sich dichter zusammenschließen, wird der Schatten für diese Pflanzen zu stark. *Campanula*, *Anthriscus*

Fig. 3. Kartenskizze zeigend die Verbreitung von kalkhaltigem Moränkies (▲) und von Moränmergel (▲) in Uppland.

(Nach Sveriges Geologiska undersökning. Ser. Ba. Nr. 5.)

Masstab 1:2 000 000.

cus und *Aegopodium* kommen da nur in vereinzelten, sterilen Individuen vor, dagegen gewinnt eine wahre Frühlingspflanze, *Ranunculus ficaria*, hier ihre schönste Entwicklung, den schwarzen Boden im Mai und Juni mit dem frischesten Grün und den hellprallenden Blüten überziehend, den übrigen Teil des Sommers aber in dem reichen Humuslager ruhend. Übrigens ist die Zahl der Arten in den mehr beschatteten Teilen ziemlich bedeutend, am meisten kommen da mehr oder minder ausgeprägte Frühlingspflanzen vor, *Anemone nemorosa* und *hepatica*, *Orobis vernus*, *Pulmonaria officinalis*, *Adoxa moschatellina* und weiter *Actaea*

spicata, *Paris quadrifolia*, *Oxalis acetosella* und *Viola riviniana*. Schöne, große Gruppen aus Farnen, wie *Polystichum filix mas* Roth und *spinulosum* DC. und *Asplenium filix femina* Bernh., verleihen dem Eindruck der Vegetation etwas üppiges, während die mehr sonnenliebenden Pflanzen, wie *Geum rivale*, *Solidago virgaurea*, *Spiraea ulmaria*, *Veronica chamaedrys* u. a., hier bloß in kleinen sterilen Individuen vorkommen. Hier und da in der Laubwiese öffnet sich der Baum- und Strauchbestand, und das Licht bekommt freien Zutritt zu der Untervegetation. Hierdurch gewinnt die Vegetation einen mehr wiesenähnlichen Habitus, *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium pratense*, *Geum rivale*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Ranunculus acer*, viele Gräser, wie *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Arenastrum pratense* und *pubescens* treten dann als Charakterpflanzen auf.

Übrigens verweise ich auf die Tafeln V und VII, wovon die erste einen Haselhain mit Espen wiedergibt, die zweite einen dicht geschlossenen Haselhain mit einer Untervegetation aus meist sterilen Kräutern und Gräsern.

In den Kirchspielen Rådmansö und Vätö, die den östlichen Teil Upplands einnehmen, sind von mir mehrere Jahre hindurch eingehende Studien über die Laubwiesen gemacht worden. Letztere haben hier eine große Ausbreitung und gehören zusammen mit den Fichtenwäldern zu den charakteristischsten Pflanzenformationen dieser Gegend. Diese Kirchspiele bestehen hauptsächlich aus niedrigen, kleineren und größeren Inseln, deren höchste Punkte kaum 30 m über dem Meeresniveau liegen. Die mehr emporragenden Felsen sind durch die Wellen von darüberliegendem Ufergeröll und Kies freigespült worden, während die kleinen Täler mit Lehm, Sand und Kies ausgefüllt worden sind. Die Fichtenwälder nehmen die höher liegenden Partien und die Inseln mit größeren Kiesablagerungen ein, während auf dem feineren Kies und den Lehmablagerungen die Laubwiesen oder die Äcker ihren Platz haben. Infolge der Nähe des Meeres erreichen die Bäume gewöhnlich nicht dieselbe Höhe wie im Binnenlande, nur selten erreichen die Fichten die Dimensionen des Zimmerholzes.

Die wichtigsten biologischen und physiologischen Studien wurden in dieser Gegend auf der kleinen Insel Skabbholmen gemacht. Wenn auch nun das maritime Gepräge des Klimas und der Vegetation auf die Resultate meiner Untersuchungen einwirken mußte, so bot doch diese Gegend große Vorteile für meine Forschungen. Auf den kleinen unbewohnten Inseln sind die Pflanzenformationen von den Menschen oft noch wenig beeinflusst worden, jedenfalls weniger als an den meisten Punkten des Binnenlandes, die Kräuter- und Gräservegetation ist sehr artenreich und oft in der schönsten Weise entwickelt: besonders dürften die Laubwiesen auf Skabbholmen zu den artenreichsten und schönsten Upplands inbezug auf die Kräuter- und Gräserflora gehören. Wenn es nun für den ungestörten Fortgang der Studien darauf ankam, ein kleineres Gebiet abzuseiden, so

konnte ich wohl keine bessere Grenze bekommen, als das Wasser; hier waren keine unwillkommenen Besuche von weidenden Tieren zu befürchten, und gegen mutwillige Menschen war die kleine Station besser geschützt als auf dem dichtbewohnten Binnenlande. Tatsächlich haben auch die Untersuchungen während der drei Sommer auf Skabblholmen, das, wie erwähnt, zur Stationsinsel auserschen war, einen ganz ungestörten Verlauf nehmen können.

In dieser Gegend gewinnt die Vegetation neues Terrain hauptsächlich durch zwei Phänomene, nämlich durch die säkulare Hebung und durch die Verlandung an den Küsten; das Verlassen der Acker oder anderes Eingreifen der Menschen, das sonst eine große Rolle bei den Veränderungen der Vegetation spielt, scheint hier von geringerer Bedeutung zu sein.

Was nun die säkulare Hebung der Küste betrifft, so ist es nicht leicht, deren jetzige Bedeutung zu schätzen. Nach den herrschenden Ansichten der Geologen¹⁾ soll der bedeutendste Teil von Uppland, der niedriger als 30 m über dem Meer liegt, sich erst in den letzten 4000 Jahren aus dem Litorinameere erhoben haben, aber schon während des letzten Eisenalters oder beim Beginn der historischen Zeit hat Uppland wahrscheinlich seine jetzige Küstenkonfiguration erreicht. In dem sechszehnten und siebzehnten Jahrhundert soll jedoch die Strandverschiebung wieder ziemlich mächtig gewesen sein und für das letzte Jahrhundert hat man für Stockholm eine Erhebung von 0,5 m berechnet. Ob nun die Strandverschiebung in der letzten Zeit auf Skabblholmen und den umliegenden Inseln mit gleicher Stärke vorgeschritten ist, ist indessen eine Frage, die man nicht mit voller Sicherheit beantworten kann; eine große Rolle bei den Veränderungen spielt sie in der Jetztzeit auf jeden Fall nicht und ein deutliches Hinausdrängen der Wälder auf den sich hebenden Strand, wie es Högbom (II) auf den kleinen Inseln des bottnischen Meerbusens wahrgenommen hat, wird man hier schwerlich wiederfinden.

Die Verlandung findet nur an kleinen windgeschützten Busen und in engen Sunden statt und an solchen Punkten ist es oft möglich, die Entwicklung der Vegetation auf neuem Terrain zu verfolgen. Über solche Veränderungen an den Küsten wissen oft alte Leute, Lotsen und Fischer zu erzählen; wo man früher mit dem Boote vordringen konnte, ist es jetzt vollkommen trocken, und Wiesen überziehen nun den Boden, der früher unter Wasser lag.

In seichten Busen, wo die Wellen Lehm aufschwemmen, entwickelt sich die Vegetation gewöhnlich in folgender Weise: *Scirpus palustris* und *Triglochin maritimum* bilden kleine Bestände an der Wellengrenze, um Stämme derselben sammeln sich allmählich Sand, Lehm und organische Reste von wechselnder

¹⁾ Högbom. (I. pag. 48—52).

Beschaffenheit, wodurch also diese Gewächse zur Hebung des Strandes beitragen, noch wirksamer ist *Agrostis stolonifera*, die mit ihren weitkriechenden Stolonen bald einen dichten Teppich bildet. *Alopecurus ventricosus*, *Euphrasia tenuis* und *bottnica*, *Erythraea vulgaris* und *E. pulchella*, *Plantago maritima* und noch andere finden geeignete Standorte. Allmählich wird der Boden ausgesüßt; mehr hydrophile Pflanzen treten in der Vegetation auf, wie *Scirpus pauciflorus*, *Parnassia palustris*, *Triglochin palustre*, *Hierochloa odorata*, *Galium uliginosum*, *Myosotis palustris* u. a. Zuletzt findet die Erle (*Alnus glutinosa*) hier ein passendes Keimbett, dichtstehende, junge Bäume wachsen auf, in deren Schatten die sonnenliebenden Pflanzen verschwinden, um von anderen ersetzt zu werden. Man findet, daß hohe, breitblättrige Kräuter in diesen Erlengebüschen charakteristisch sind, wie *Angelica silvestris*, *Anthriscus silvestris*, *Valeriana officinalis* und besonders *Spiraea ulmaria*: da, wo die Wellen bei Hochwasser verfaulende Tangenbänke aufgeworfen haben, verbreitet *Potentilla anserina* ihre kriechenden Stolonen. Durch die modernen Blätter der Erle und der großen Kräuter wird mit der Zeit ein Humuslager gebildet. Viele von den Erlen sterben ab und in der gebildeten Lücke wachsen andere Bäume auf, besonders die Esche. In dieser Weise wird mit der Zeit ein Eschenhain gebildet. Diese Entwicklungsgeschichte nimmt ohne Zweifel eine bedeutende Zeit in Anspruch und ist ein sehr langsam verlaufendes Phänomen; auf vielen kleineren, gut geschützten Inseln habe ich ungleiche Entwicklungsstadien beobachten können; in Details können gewiß Variationen vorkommen, die wichtigsten Momente dürften jedoch hier geschildert worden sein.

In den Hauptzügen vollzieht sich die Entwicklung auf einem aus Kies bestehendem Boden gleich der vorhergehenden. Zuerst bildet sich hier eine offene Vegetation aus verschiedenen halophilen Pflanzen, der erste Pionier ist *Deschampsia bottnica*, welche immer an der Wellengrenze wächst, schon bei schwachem Winde werden ihre festen, stark zusammengebogenen, aufrechten Blätter von Wasser umspült. Weiter bemerkt man hier:

Agrostis stolonifera v. *maritima*.
Aster tripolium
Erythraea vulgaris.
Euphrasia tenuis.

Glaux maritima.
Juncus Gerardi.
Plantago maritima.
Scirpus palustris.

Auf dem inneren Teile des Strandes bildet zunächst *Festuca rubra* oft zusammen mit *Festuca arundinacea* einen mehr zusammenhängenden Grasteppich, aus welchem bloß die gröberen Gesteine hervortreten. Die Flora, welche den Strand einnimmt, ist nicht arm. Infolge des niedrigen Salzgehalts des Meerwassers (0,5 Proz.) gedeihen auch mehrere Pflanzen aus feuchten Standorten des Binnenlandes im Vereine mit den wahren Strandgewächsen, wie z. B. *Lythrum salicaria*, *Parnassia palustris*, *Rhinanthus major*, *Taraxacum officinale* v. *palustre* und *Gentiana uliginosa*. In diesem Entwicklungsstadium der Vegetation tritt

nun oft *Hippophaë rhamnoides* auf und bildet bald ein graues, stacheliges Dickicht, in dessen Schutz mehrere hohe Kräuter gedeihen, und welches früher oder später von einem Erlengebüsch ersetzt wird. Letzteres hegt nun in der Hauptsache dieselbe Flora, wie sie vorher geschildert worden ist, doch dürfte *Rubus saxatilis* und *cacsius*, *Cornus suecica* hier eine bedeutendere Rolle spielen.

Diesen Entwicklungsverlauf, der an vielen, für die Verlandung besonders geeigneten Punkten studiert worden ist, nimmt auch allem Anschein nach die Vegetation, wenn bei der säkulären Hebung neues Terrain gewonnen wird; in jetzigen Zeiten geht diese Entwicklung besonders langsam vor sich, so war es aber auch früher, wo die Hebung bedeutend größer war als jetzt, der Vorgang dürfte da derselbe gewesen sein.

In etwas feuchten, schwach abschüssigen Lagen entwickelt sich aus dem Ufergebüsch gewöhnlich ein Eschenhain. Dieser Pflanzenverein findet sich auf Skabbholmen an mehreren Punkten besonders schön entwickelt und verdient hier eine besondere Beschreibung. Der herrschende Baum ist die Esche, die zusammen mit der Erle einen dichten Niederwald bildet. Außer diesen beiden kommen daselbst noch viele andere Bäume vor: auf Skabbholmen sind folgende beobachtet worden:

<i>Acer platanoides</i> (einzeln).	<i>Pyrus malus</i> (einzeln)
<i>Alnus glutinosa</i> × <i>incana</i> (einzeln)	„ „ β <i>mitis</i> (einzeln)
<i>Betula verrucosa</i> (einzeln)	<i>Sorbus aucuparia</i> (häufig)
<i>Picea excelsa</i> (einzeln)	„ <i>fenica</i> (einzeln).

Unter dem Laubdach des Niederwaldes wächst eine besonders reiche Strauchvegetation, von welcher einzelne Individuen beinahe die Höhe des Niederwaldes erreichen; folgende wurden auf Skabbholmen notiert:

gemein:	
<i>Lonicera xylosteum.</i>	<i>Ribes alpinum.</i>
<i>Prunus padus.</i>	
zerstreut:	
<i>Berberis vulgaris.</i>	<i>Viburnum opulus.</i>
einzeln:	
<i>Juniperus communis.</i>	<i>Rosa coriifolia.</i> v. <i>silvescens.</i>
<i>Rhamnus cathartica.</i>	„ „ v. <i>racillans.</i>
<i>Ribes nigrum.</i>	„ <i>glauca.</i> v. <i>decurtata.</i>
<i>Rosa canina.</i> v. <i>glaucescens.</i>	„ „ v. <i>rirens.</i>
„ „ v. <i>latetiana.</i>	<i>Taxus baccata.</i>

Zusammen mit diesen Sträuchern wachsen durch den Schatten verkümmerte Individuen von *Fraxinus* und *Sorbus aucuparia*: die Blätter an den noch lebenden Zweigen der absterbenden Bäume sind ungewöhnlich groß und breit, der Dickenzuwachs der alten, schmalen Stämme unbedeutend, viele Individuen sind schon tot und die übrigen scheinen früher oder später abzusterben.

In den dichten, eng zusammengeschlossenen Eschenhainen gedeiht eine üppige Schattenflora. Auf Skabbholmen machen hauptsächlich zwei Arten die niedere Bodenvegetation aus, nämlich *Allium ursinum* und in erster Linie *Mercurialis perennis*. Die letztgenannte Pflanze bildet gewöhnlich eine dicht zusammenhängende, grüne Blattdecke über den niedrigsten Kräutern, von dem Boden und den Bodengewächsen ist gar nichts zu sehen, hie und da stehen einige üppige Gruppen von *Allium ursinum*, die im Vorsommer mit ihren großen, sternförmigen Blüten die ganze Pflanzenformation erhellen können, jedoch, wenn der Sommer ein wenig vorgeschritten ist, gänzlich verschwinden. Biegt man die Stengel und Blätter von *Mercurialis* zurück, so sieht man den Boden von verfaulenden Blättern, dürren Zweigen und dergleichen bedeckt; hie und da findet man die bleichen, welkenden Blätter von *Anemone nemorosa*, *Corydalis lara*, *Gagea lutea*, oder anderer Pflanzen, die im zeitigen Frühling, als das Bingelkraut noch nicht völlig entwickelt war, ihre Sprosse entwickelt und ihre hauptsächlichste Assimilationsarbeit ausgeführt haben. Moose fehlen oder sind äußerst spärlich, dann und wann findet man auf den Steinen ein Polster aus *Mnium cuspidatum* H. oder *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. Es gibt jedoch auch einige Pflanzen, welche den ganzen Sommer hindurch frisch und grün unter der Decke von den Bingelkrautblättern leben, nämlich *Anemone hepatica* und *Oralis acetosella*; hier und da, wo *Mercurialis* weniger dicht steht, findet man *Glechoma hederacea*, *Veronica chamaedrys* in bleichen, schlanken Schattenformen, ebenso sehr spärlich sterile Individuen von *Fragaria vesca*. Zerstreut oder spärlich wachsen zwischen *Mercurialis* andere Schattenpflanzen, wie *Actaea spicata* und *Ranunculus cassubicus*, dieselben entfalten besonders große und breite Blätter; in wuchernden Formen mit wagerecht ausgebreiteten Blättern finden sich *Convallaria majalis* und *Paris quadrifolia*. Über diese Pflanzen erhebt *Polygonatum multiflorum* seine zierlichen, mit weißen, glockenförmigen Blüten geschmückten, bogenförmigen Stengel; *Melandrium rubrum* bildet mit seinem schönen Rot den brillantesten Kontrast zu dem herrschenden Tiefgrün, eine Rolle, die *Stachys silvatica* im Hochsommer übernimmt. *Milium effusum* mit seinen zierlichen, bei dem leichtesten Wind wehenden Rispen erhebt sich zusammen mit einigen anderen Pflanzen, wie *Spiraea ulmaria*, *Dactylis glomerata*, *Geum urbanum* und *Geranium silvaticum* bis zu der obersten Feldschicht [siehe näheres Tafel IV]¹⁾.

Die epiphytische Vegetation ist gewöhnlich nur schwach entwickelt, in Eschenhainen auf der östlichen Seite von Skabbholmen wurde folgende Flechtenvegetation aufgezeichnet:

reichlich:

Acrocordia gemmata (Ach.) Mass.
Parmelia olivacea (L.) Ach.

Parmelia saxatilis (L.) Fr.

¹⁾ Diese Eschenhaine zeigen, nach den Aufzeichnungen von Beck (I pag. 51) zu urteilen, eine große Ähnlichkeit mit Eschenwäldern in Niederösterreich.

zerstreut:

Physcia ciliaris (L.)

einzelne:

Evernia prunastri (L.) Ach.

Lecanora subfusca (L.)

Physcia caesia (Hoffm.)

Physcia pulverulenta (Schreb.)

Ramalina calicaris (L.) * *farinacea* (L.)

Xanthoria parietina (L.)

Außer diesem kommen viele *Lecidea*-Arten und andere, nicht näher bestimmte Krustenflechten vor. *Orthotrichum affine* Schrad. bildete kleine, sehr spärliche Polster, und den Grund der größeren Eschenstämme hatte oft *Radula complanata* N. v. Es. mit einem lichtgrünen Teppich überkleidet.

Ein vollständiges Verzeichnis der Blütenpflanzen in einer solchen Formation findet man übrigens im Kapitel über die Luftfeuchtigkeit an verschiedenen Stellen. Bloß an einzelnen Punkten ist der Baumbestand so dicht und gut geschlossen wie bei der hier geschilderten Pflanzenformation. Gewöhnlich ist der Eschenwald ziemlich lückig, wahrscheinlich infolge Eingreifens der Menschen, oder es stehen auch die Bäume in kleinen Gruppen; im Schatten gedeiht dann auch eine schöne Humusflora und zwischen den Gruppen findet man eine bunte Wiesenvegetation. *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis* treten in den lückigen, lichten Eschenbeständen zurück, obgleich sie nicht vollständig verschwinden und andere weniger ausgeprägte Schattenpflanzen treten an ihre Stelle, von diesen sind zu nennen: *Geranium silvaticum*, *Melampyrum nemorosum*, *Stachys silvatica*, *Ranunculus cassubicus*, *Orobis vernus*, *Rubus saxatilis* u. n. a.

Die Eschenhaine kommen hauptsächlich auf ebenen Kieslagern oder an schwach abschüssigen Ufern zur Entwicklung; der Boden braucht dabei nicht besonders feucht zu sein; auf trockenen oder frischen Standorten kommen sie jedoch nie zu einer schönen Ausbildung. An solchen Lokalitäten fehlt zwar nicht die Esche, die Bäume sind dann aber niedriger und stehen spärlicher. Ein hohes Unterholz aus Haselsträuchern ersetzt hier den Eschenhain. Diese Bestände haben je nach den ungleichen Standortverhältnissen eine verschiedene Entwicklung, auf magerem Boden stehen die Haselsträucher mehr vereinzelt, die Sträucher sind niedrig und das Laubwerk ist licht; wo der Boden aber humusreicher ist, besonders am Fuße steiler Bergabhänge, gedeiht *Corylus avellana* besonders schön und die Sträucher schließen sich da dicht zusammen.

Außer der Esche kommen auf solchem Standorte dieselben Baumarten vor wie in dem vorher geschilderten Pflanzenverein: *Alnus glutinosa* × *incana* und *Taxus baccata* habe ich zwar nicht beobachtet, die Birke aber ist allgemeiner, die Espe ist ganz gewöhnlich und oft findet man die Eiche (*Quercus robur*).

Eine Beschreibung einer solchen Formation auf Kapellsjär, ungefähr eine Meile südlich von Skabbholmen, will ich nun in folgendem machen:

Corylus avellana ist die am meisten hervortretende Pflanze; die Sträucher sind 3—5 m hoch und stehen in kleinen Gruppen zusammen. In dem dichten Gebüsch der Haselsträucher kommen folgende Pflanzen mehr oder minder spärlich vor:

Fig. 4. Vegetationsbild aus Skabbholmen. Lückiger Eschenhain, im Vordergrund eine *Geranium silvaticum*-Wiese. Die weißen Blüten gehören *Ger. silvaticum*.

20. Juni 1903. Auct. foto.

Zerstrent:

<i>Juniperus communis.</i>	<i>Ribes alpinum.</i>
einzelu:	
<i>Crataegus monogyna.</i>	<i>Prunus spinosa.</i>
<i>Lonicera xylosteum.</i>	<i>Pyrus malus.</i>
<i>Prunus padus.</i>	<i>Viburnum opulus.</i>

Über das Gebüsch aus diesen Sträuchern erhebt sich ein lichter Niederwald aus zerstreuten Bäumen bestehend, nämlich:

<i>Fraxinus excelsior.</i>	<i>Populus tremula.</i>
<i>Picea excelsa.</i>	<i>Sorbus aucuparia.</i>

Zwischen und unter den Haselstrauchgruppen kommt eine besonders reichliche Kraut- und Grasflora vor, die ein verschiedenartiges Aussehen hat, je nach den Lichtverhältnissen. Unter den Haselsträuchern gedeiht eine ausgedehnte Schatten- und Humusflora, der Boden entbehrt eines Moosteppichs, bloß über den Steinen bilden *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. und *Mnium cuspidatum* H. einen grünen Überzug. Die Krautflora besteht theils aus ausgeprägten Schattenpflanzen, theils aus Schattenformen von Pflanzen, die sonst gewöhnlich in sonnenoffenen Lokalitäten gedeihen.

Folgende Pflanzen wurden als unter den Haselsträuchern wachsend aufgezeichnet:

reichlich:

<i>Anemone hepatica.</i>	<i>Melampyrum silvaticum.</i>
<i>Anemone nemorosa.</i>	

ziemlich reichlich, hier und da reichlich:

<i>Allium ursinum.</i>	<i>Stachys silvatica.</i>
<i>Centaurea jacea.</i>	<i>Vicia silvatica.</i>

spärlich:

<i>Arrhenatherum elatius.</i>	<i>Paris quadrifolia.</i>
<i>Campanula trachelium.</i>	<i>Poa nemoralis.</i>
<i>Dactylis glomerata.</i>	<i>Poa pratensis.</i>
<i>Dentaria bulbifera.</i>	<i>Polystichum filix mas.</i> Roth.
* <i>Fragaria vesca.</i>	<i>Primula officinalis.</i>
<i>Geranium silvaticum.</i>	<i>Ranunculus auricomus.</i>
* <i>Geranium sanguineum.</i>	<i>Majanthemum bifolium.</i>
<i>Melica nutans.</i>	<i>Melandrium rubrum.</i>
	<i>Solidago virgaurea.</i>

einzelu:

<i>Aegopodium podagraria.</i>	* <i>Lathyrus pratensis.</i>
<i>Anthriscus silvestris.</i>	<i>Listera orata.</i>
<i>Campanula persicifolia.</i>	<i>Luzula pilosa.</i>
* <i>Galium boreale.</i>	<i>Melampyrum nemorosum.</i>
<i>Geum urbanum.</i>	<i>Milium effusum.</i>
* <i>Geum rivale.</i>	<i>Orobus vernus.</i>
* <i>Hypericum quadrangulum.</i>	<i>Rubus saxatilis.</i>
* <i>Laserpitium latifolium.</i>	* <i>Veronica chamaedrys.</i>

Viele von diesen Pflanzen kommen nur steril vor, die mit einem * bezeichneten sind in der Regel steril: unter den übrigen sind oft die sterilen Individuen an Zahl überwiegend.

Zwischen den Baumgruppen, wo das Licht freien Zutritt hat, ist die Vegetation wesentlich hiervon verschieden, wenn

auch mehrere Arten, die unter den Haselsträuchern gut gedeihen, hier noch vorkommen. Eine Bodenschicht aus Moosen ist schön entwickelt, unter diesen sind die wichtigsten *Hylocomium splendens* Br. et Sch., *squarrosus* Br. et Sch. und *triquetrum* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L. und *plumosum* Sw., *Climacium dendroides* WM. Die Gras- und Krautflora ist besonders reich an Arten. Folgende wurden beobachtet:

ziemlich reich bis sehr reichlich:

Achillea millefolium.
Alchemilla vulgaris.
Anemone nemorosa.
Centaurea jacea.
Chrysanthemum leucanthemum!
Heracleum sibiricum.
Helianthemum chamaecistus.
Linum catharticum!

Orchis mascula.
Orchis sambucina!
Conrallaria majalis.
Galium ceruifolium!
Geranium sanguineum.
Plantago lanceolata.
Potentilla erecta!
Primula officinalis.

zerstreut:

Agrostis vulgaris!
Aegopodium podagraria.
Anthoxanthum odoratum!
Arenastrum pratense!
" pubescens!
Calamagrostis epigejos!
Carex capillaris!
" muricata!
Festuca ovina.
Fragaria vesca.
Galium boreale.
Geranium silvaticum.
Hypericum quadrangulum.

Hypochaeris maculata!
Laserpitium latifolium.
Luzula pilosa.
" campestris.
Melampyrum nemorosum.
Polygonum viviparum!
Potentilla verna!
Ranunculus acris.
" polyanthemus.
Spiraea filipendula!
Sesleria coerulescens!
Trichera arvensis!
Trifolium pratense!

spärlich:

Anemone hepatica.
Betula media!
Carex glauca!
" pallens!
Geranium rivale.
Hieracium pilosella!
Listera orata.
Melampyrum nemorosum.

Polygala vulgare!
Prunella vulgaris.
Rhinanthus minor!
Rumex acetosa!
Veronica chamaedrys.
" officinalis.
Viola canina.

einzelu:

Botrychium lunaria Sw.!
Campanula persicifolia.
" trachelium.
Deschampsia caespitosa!
Hieracium dubium!
" vulgatum.

Lathyrus pratensis.
Platanthera bifolia!
Ranunculus auricomus.
Silene nutans.
Trisetum flavescens.

Viele oder sogar die meisten Pflanzen, die die Vegetation unter den Haselsträuchern bilden, trifft man an den sonnenoffenen Teilen wieder, einige, besonders verschiedene Gräser, die für die Wiesenvegetation ganz und gar charakteristisch sind, treten hier hinzu. Arten, die keine Schattenformen bilden und bloß in den lichtoffenen Teilen vorkommen, sind mit einem ! ausgezeichnet.

Die Pflanzen an den verschiedenen Standorten zeigen immer eine Veränderung in der Exposition der Blattscheiben gegen das

Licht. Die flachen, ebenen, horizontal ausgebreiteten Assimilationsorgane im Schatten der Haselsträucher verändern an den mehr sonnenoffenen Partien ihr Aussehen sehr; sie werden wellenförmig gebogen, buckelig und zuweilen tütenförmig zusammengezogen, so bei *Conrallaria majalis*. Die horizontal ausgebreiteten Blätter von *Geranium sanguineum* werden durch Biegung des obersten Teiles des Blattstieles in die Vertikallinie gestellt, die Blätter von *Mercurialis perennis* werden etwas zusammengebogen und gerade aufgerichtet. Es sind diese Pflanzen nach der Wiesner'schen Terminologie mit (Wiesner VIII) photometrischen Blättern versehen, in der Sonne panphotometrisch, im Schatten euphotometrisch. Es gibt in diesen Laubwiesen viele Pflanzen, die man sonst wohl selten an sonnenoffenen Plätzen antrifft, die hier jedoch sehr leicht an offeneren Stellen vorkommen und mehr oder minder gut gedeihen. Unter diesen verdienen folgende hervorgehoben zu werden:

Dentaria bulbifera,
Mercurialis perennis,
Milium effusum.

Paris quadrifolia,
Polygonatum multiflorum.

Gewöhnlich erreichen sie an solchen Plätzen ihre völlige Entwicklung, weisen Blüten und reife Früchte auf, in den warmen, heißen Sommern 1899 und 1901 aber vertrockneten sie anfangs Juli früher als die im Schatten lebenden, ohne Frucht ausgebildet zu haben. Ähnlich verhalten sich auch einige andere, die im mittleren Schweden gewöhnlich an schattigen oder etwas feuchten Plätzen gedeihen, welche aber weiter im Norden gern an sonnenoffenen und trocknen Standorten auftreten. Unter diesen sind folgende zu nennen:

Concullaria majalis,
Empetrum nigrum,
Majanthemum bifolium.

Myrtillus uliginosa,
Tricentalis europaea.

Auf diese Verhältnisse will ich in einem folgenden Kapitel näher eingehen.

Auf gutem Boden erreicht die Schattenflora unter den Bäumen eine schöne Entwicklung durch das massenhafte Auftreten von *Allium ursinum*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Milium effusum*, *Orobis vernus* u. a.; auf mageren Bodenarten besteht sie zum größten Teil aus Schattenformen von sonst in der Sonne gut gedeihenden Pflanzen (siehe übrigens Tafel V—VII).

Die offenen Partien zwischen den Baum- und Strauchgruppen erreichen zuweilen eine ziemlich große Ausdehnung und man kann hierbei oft von kleinen Wiesen sprechen. Die daselbst vorkommenden Arten sind jedoch der Hauptsache nach dieselben, wie in der soeben geschilderten Formation: ein vollständiges Artenverzeichnis einer solchen Wiese ist übrigens in Kap. IV im Zusammenhang mit den Studien über die Luftfeuchtigkeit mitgeteilt worden (siehe übrigens Tafel VIII).

Diese Art von Laubwiesen, mit reichlichem *Corylus avellana* im Unterholz und einem Niederwald aus ziemlich zerstreut

stehenden, verschiedenartigen Bäumen bestehend, kommen gewöhnlich an frischen, kiesigen Bergabhängen vor; im obersten Teile des Abhanges, wo die Kieslager dünner sind und wo der Boden trockener ist, wird die Laubwiese von anderen Pflanzenvereinen ersetzt. *Myrtillus nigra*, *Calluna vulgaris* gedeihen im oberen Teil des Abhanges, sie werden häufiger, je weiter hinauf man kommt und zuletzt gewinnt *Calluna vulgaris* die Oberhand. Anstatt der reichen, bunten Krautflora findet man dort eine fußhohe, einförmige Schicht aus Zwergsträuchern, hauptsächlich *Calluna vulgaris*, aber auch *Empetrum nigrum*, die zusammen mit *Juniperus communis* eine dichte Decke über dem Boden bilden, sodaß nur wenige Kräuter zur Entwicklung gelangen können. Hier und da stehen einige verkümmerte Individuen von Laubbäumen mit dürrn, von grauen Flechten eingehüllten Zweigen, besonders ist hier der Haselstrauch häufig; über die Heidekrautdecke erheben sich bloß einige schwach belaubte Zweige, die meisten sind schon tot und vertrocknet. Biegt man das dicht stehende Heidekraut zurück, so findet man einige der Pflanzen der Laubwiese wieder, die hier in schlanken Formen empor sprossen. Der Boden wird teils mit einer Streu aus mordernden Zweigen, Blättern und dergleichen bedeckt, teils mit einem Moosteppich, welcher meist aus *Hypnum parietinum* L., *Hylocomium splendens* Br. et Sch. und *triquetrum* Br. et Sch. gebildet wird.

Die Krautflora ist arm, jedoch ziemlich artenreich. An einer derartigen Lokalität wurden z. B. folgende Pflanzen aufgezeichnet:

spärlich:

Convallaria majalis.

| *Myrtillus nigra*.

einzel:

Anthoxanthum odoratum.

Arenastrum pubescens.

Festuca ovina.

Geranium sanguineum.

Helianthemum chamaecistus.

Laserpitium latifolium.

Melampyrum nemorosum.

pratense.

Melica nutans.

Poa pratensis.

| *Polygala vulgaris*.

| *Polygonatum officinale*.

| *Polystichum filix mas* Roth.

| *Potentilla erecta*.

| *Silene nutans*.

| *Trientalis europaea*.

| *Trifolium flexuosum*.

| *Vaccinium vitis idaea*.

| *Veronica chamaedrys*.

Dieselben Verhältnisse findet man an solchen Lokalitäten oft wieder und so weit sich meine Untersuchungen erstrecken, verbreitet sich hier die Heideformation auf Kosten der Laubwiese, hierbei scheint auch das Weiden des Viehes eine große Rolle zu spielen. Eine andere Auffassung hegt O. Bergroth (I pag. 38) betreffs gleichartiger Formationen in den Scheeren zwischen Åland und Åbo; er nimmt an, daß sich die Laubwiese allmählich über den von der Heideformation bewachsenen Boden ausbreitet, was mir etwas unwahrscheinlich erscheint. Die von ihm (pag. 35—36) näher besprochenen Eichen dürften wohl kaum als Pioniere der Laubwiesen angesehen werden können, eher sind

sie als Relikten zu betrachten, wenn sie nicht etwa gar nur durch einen Zufall da gewachsen sind.

Da, wo der Boden sehr steinig und trocken wird, erhält die Vegetation ein völlig abweichendes Aussehen, obgleich die meisten Arten der Laubwiese auch hier auftreten. Statt der Art *Corylus avellana* spielt hier *Juniperus communis* die Hauptrolle. An den kleinen, sonnigen, windgeschützten Abhängen der Gebirge der Scheeren erreicht der Wacholder oft eine bedeutende Höhe, zwei bis drei Meter, zuweilen noch mehr. Zusammen mit *Juniperus* wachsen auch hier mehrere von den Sträuchern, die einen bedeutenden Anteil der Laubwiesenvegetation ausmachen, und die meisten Kräuter von dort findet man hier auch wieder. Als ein gutes Beispiel einer solchen Formation will ich folgende Aufzeichnung von einem Bergabhang im südöstlichen Teil von Skabblholmen mitteilen.

Das Dickicht besteht aus folgenden Arten:

reichlich:

Juniperus communis.

spärlich:

Lonicera xylosteum.

Ribes alpinum.

Rosa glauca v. *lateralis* Mattss.

Sorbus aucuparia.

einzelne:

Cotoneaster integerrimus.

Daphne mezereum.

Prunus padus.

Rhamnus cathartica.

Über das Gebüsch erheben sich einige Bäume, nämlich *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Betula alba* und niedrigere Exemplare von *Fraxinus excelsior*.

Die Gras- und Krautvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich:

Convallaria majalis.

Geranium sanguineum.

Rubus saxatilis.

ziemlich reichlich:

Melampyrum nemorosum.

Myrtillus nigra.

Trifolium pratense.

zerstreut:

Achillea millefolium.

Agrostis vulgaris.

Anthoxanthum odoratum.

Briza media.

Calluna vulgaris.

Deschampsia flexuosa.

Galium boreale.

„ *verum*.

Linum catharticum.

Spiraea filipendula.

Veronica chamaedrys.

spärlich:

Avenastrum pratense.

Clinopodium vulgare.

Dactylis glomerata.

Dentaria bulbifera.

Fragaria vesca.

Hypericum quadrangulum.

Laserpitium latifolium.

Linaria vulgaris.

Luzula pilosa.

Origanum vulgare.

Pimpinella saxifraga.

Plantago lanceolata.

Poa pratensis.

Polygonatum officinale.

Primula officinalis.

Sedum maximum.

Solidago virgaurea.

Veronica officinalis.

Vicia silvatica.

einzelu:

Agrimonia eupatoria.
Arrhenatherum elatius.
Calamagrostis epigejos.
Campanula rotundifolia.
Carex muricata.
Cerastium vulgare.
Euphrasia stricta.
Festuca ovina.
Geranium silvaticum.
Hieracium pilosella.
Hypericum perforatum.

Hypochaeris maculata.
Lathyrus pratensis.
Melica nutans.
Milium effusum.
Polygonatum officinale.
Polystichum filix mas Roth.
Potentilla verna.
Silene nutans.
Vaccinium vitis idaea.
Vicia cracca.
Viscaria viscosa.

Der Boden wird von einem ziemlich dichten Moosteppeich bedeckt, bestehend hauptsächlich aus den Arten:

Anacamniun palustre Schw.
Brachythecium albicans Br. et Sch.
Bryum roseum Schreb.
Hylocomium triquetrum Br. et Sch.
Hypnum parietinum L.
Mnium cuspidatum H.

Dicranum scoparium H.
Hylocomium splendens Br. et Sch.
" squarrosum Br. et Sch.
Thuidium recognitum (Hedw.).
Cladoniae.
Peltigera canina (L.).

Auf den Zweigen des Wacholders war die Epiphytenvegetation ziemlich reich entwickelt, obgleich nicht reich an Arten: die wichtigsten waren:

Cetraria juniperina (L.).
" saepincola (Ehrh.).
Evernia prunastri (L.).

Parmelia ambigua Ach.
" physodes. (L.).
" olivacea. (L.).

In guten Lagen schließen sich die Wacholder dicht zusammen und bilden ein fast undurchdringliches Dickicht, durch das Beschatten sterben viele Zweige und Zweigsysteme ganz ab, und werden dann mit Flechten eingehüllt, hauptsächlich:

Alectoria jubata (L.) $\times$ *prolixa* (Ach.).
Cetraria juniperina (L.).
Evernia prunastri (L.).
Parmelia olivacea (L.).

Parmelia physodes (L.).
Ramalina calicaris (L.). * *farinacea* (L.).
Usnea barbata (L.).

Die untersten Teile der sehr groben Stämme waren mit einer ziemlich reichen Moos- und Flechtenvegetation bedeckt.

Cladoniae.
Hylocomium splendens Br. et Sch.
" triquetrum Br. et Sch.
Hypnum cristata castrensis L.
" parietinum L.

Hypnum uncinatum H.
Isoetecium myurum Brid.
Ptilidium ciliare N. v. Es.
Radula complanata N. v. Es.

Der Boden wird hauptsächlich von vermodernden Nadeln und Zweigen des Wacholders bedeckt. Moose sind hier sehr spärlich. Zu nennen ist nur *Bryum roseum* Schreb. Im Schatten obengenannter, dichtstehender Sträucher wuchs eine ausgeprägte Humusflora, aus:

Mercurialis perennis (reichlich).
Milium effusum (").
Melica nutans (spärlich).
Luzula pilosa (").
Convallaria majalis (einzeln).

Deschampsia flexuosa (einzeln).
Arca ria trinervia (").
Polygonatum officinale (").
Rubus idaeus (").
Viola riviniana (").

Nach den Beschreibungen Hult's zu urteilen (I pag. 218—221), sind diese Wacholderformationen physiognomisch mit

den Dornstrauchdickichten Südschwedens sehr nahe verwandt. Letztere bestehen aus mehreren dornigen Sträuchern, wie *Crataegus*-Arten, *Prunus spinosa*, *Rubi fruticosi*, *Rosae*, in ihrem Schutz wächst eine reiche Schattenflora, ganz wie in den hier

Fig. 5. Wacholdergebüsch auf Skabbholmen. Über dem Gebüsch erheben sich einige Eschen. Im Vordergrunde eine Wiese mit blühendem *Geranium sanguineum*. Aug. 1902. Auct. foto.

beschriebenen Wacholderformationen. Wie diese stehen sie mit gewissen Formen der Laubwiese in sehr naher Beziehung.

In feuchten Lagen, wo das Wasser von umgebenden Gebirgen oder von höher liegenden Kieslagern herumsickert, und in kleinen flachen Einsenkungen im Boden bekommt die wiesenartige Vegetation zwischen den Baumgruppen ein abweichendes Aussehen. Die zahlreichen Kräuter treten hier zurück, anstatt ihrer nehmen einige Gräser an Zahl bedeutend zu, unter ihnen sind *Sesleria coerulea*, *Molinia coerulea*, *Agrostis canina*, *Carex panicea* die wichtigsten.

Als Beispiel einer derartigen schönen und artenreichen Formation wird folgende Aufzeichnung von Tjockö mitgeteilt. Die Laubwiese liegt in einem kleinen Tal, das gegen den Strand hin schwach abschüssig ist. Auf der Wiese stehen kleine Baumgruppen, aus *Alnus glutinosa*, *Betula odorata*, *Picea excelsa*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Viburnum opulus* und *Juniperus communis* bestehend.

Die Kraut- und Grasvegetation weist folgende Arten auf:

sehr reichlich:

Carex capillaris,

„ *panicea*.

Sesleria coerulea.

ziemlich reichlich bis reichlich:

Agrostis canina.

Carex flacca.

Conrallaria majalis.

Molinia coerulea.

spärlich:

Achillea millefolium.

Carex pulicaris.

Centaurea jacea.

Festuca ovina.

Galium boreale.

„ *uliginosum*.

Geum rivale.

Linum catharticum.

Myrtillus uliginosa.

Polygala amarella.

„ *culgare*.

Polygonum viviparum.

Potentilla erecta.

Primula farinosa.

Rubus saxatilis.

Spiraea ulmaria.

Selaginella spinulosa A. Br.

Vicia cracca.

einzelnen:

Carex dioica.

„ *pallenscens*.

Ranunculus acris.

Ranunculus auricomus.

Ranunculus acetosa.

Der Boden war teils mit den vermodernden Blättern von *Sesleria* und den *Carex*-Arten, teils mit einer Moosdecke gut bedeckt, aus:

Acrocladium cuspidatum L.

Amblystegium aduncum (L).

„ *vernicosum* (Lindb.)

Climacium dendroides WM.

Hylocomium triquetrum Br. et Sch.

In den flachen Depressionen entwickeln sich oft die *Sesleria*-wiesen aus sehr hydrophilen Formationen; wo sich das Wasser bei regnerischem Wetter noch ansammelt, findet sich Rasen aus *Carex*-Arten bestehend; auch als Beispiel einer solchen Formation wird folgende angeführt:

sehr reichlich:

Carex stricta.

| *Carex vesicaria*.

reichlich:

Mentha arvensis.

spärlich:

Calltha palustris,

Galium palustre,

Lythrum salicaria.

Naumburgia thyrsiflora.

Polygonum amphibium.

Potentilla anserina.

einzel:

Lycopus europaeus.

Der Boden ist nackt, bloß hie und da mit einem kleinen Lebermoos bedeckt. Diese Formation geht allmählich in eine andere über, in welcher wir eine geschlossene Moosdecke haben, und welche hauptsächlich *Amblystegium giganteum* (Sch.) De N. und *stramineum* (Dicks.) De N. birgt. Einige der Pionierpflanzen finden sich auch hier noch, wie *Polygonum amphibium*, *Mentha arvensis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Galium uliginosum*, einige neue treten hinzu wie *Agrostis canina*, *Calamagrostis neglecta*, zu diesen gesellt sich bald *Carex panicea*, welche Art sich im Vereine mit *C. Goodenoughii* stark ausbreitet und bald den wichtigsten Teil der Vegetation ausmacht. In die *Carex panicea*-Formation dringt allmählich *Molinia coerulea* ein und schließlich auch *Sesleria coerulea*, sodaß zuletzt eine *Sesleria*-Wiese die Depression einnimmt. Je nach den ungleichen Bedingungen, z. B. Tiefe des Wassers, kann sich die Entwicklung etwas ungleich gestalten, besonders variiert hiernach die Zusammensetzung der ersten Formation; dieses dürften jedoch die Hauptzüge im Entwicklungsgang der Vegetation sein. In sehr tiefen Depressionen entsteht gewöhnlich ein Sumpf mit Laubbäumen, *Alnus glutinosa*, *Betula odorata*, *Fraxinus excelsior* und einer Untervegetation aus *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris* u. a.

Die *Sesleria*-Wiese, in dieser Weise entstanden, wächst immer auf einem torfartigen Boden, der oft auf Sand und Lehm ruht. *Alnus glutinosa*, zuweilen auch andere Sträucher, schießen in diesen Wiesen oft in kleinen Gruppen empor, infolge des Schattens und des reichlichen Laubfalls verschwinden die Gräser und Kräuter und allmählich entsteht ein Erlengebüsch, und mit der Zeit können dort wahrscheinlich noch mehrere Laubbäume, wie Esche, Eberesche u. a. m. aufkeimen. Einen ähnlichen Entwicklungsgang der Vegetation an feuchten Standorten hat Sernander (I pag. 20) aus Gotland mitgeteilt; auch hier geht die *Sesleria*-Wiese zuletzt in einen Laubwald oder in einen Wald aus Birke und Kiefer über.

Die gegebene Schilderung gibt ein gutes Bild von der sehr großen Mannigfaltigkeit der Laubwiesenvegetation. Streng genommen dürfte man vielleicht bloß die Wiesen mit den kleineren oder größeren Beständen aus Esche, Ahorn, Mehlbeerbaum und Espe mit Unterholz aus Hasel- und anderen Sträuchern als Laubwiesen bezeichnen, aber da es alle möglichen Übergänge von diesem Typus zu den Eschenhainen auf der einen Seite und den Wacholdergebüsch auf der anderen gibt, und da die meisten

Arten gemeinsam sind, so scheint es mir für diese Untersuchung am zweckmäßigsten zu sein, alle diese Varianten unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen. Es mag die Aufgabe einer physiognomischen Schilderung der schwedischen Laubwiesen sein, hier besondere Pflanzenvereine mit größerer geographischer Ausbreitung abzugrenzen.

Bei der nun folgenden Einteilung habe ich in erster Linie die ökologischen Verhältnisse in Betracht gezogen und die typischen verschiedenen Standorte der Laubwiesen zu unterscheiden versucht; verschiedene kleinere Pflanzenvereine, die durch ihre Entwicklung historisch nahe miteinander verknüpft sind, sind aus praktischen Gründen für diese Untersuchung getrennt worden.

1. Der Eschenhain. Charakterpflanzen: Die Esche, *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*. In dieser Form nähert sich die Laubwiese der Vegetation der Haintälchen (siehe Fig 4 und Tafel IV).

2. Der Haselhain. Die Esche und andere Laubbäume finden sich hier auch wieder und sind hier ziemlich verbreitet. Der Haselstrauch ist eigentlich die dominierende Pflanze. Unter den Haselsträuchern findet man nur auf gutem Boden eine üppige Schattenflora, oft nur eine zerstreute Bodenvegetation aus Schattenformen von sonst auch an sonnenoffenen Standorten gut gedeihenden Pflanzen (s. Taf. V—VII.)

3. Das Wacholdergebüsch. Kommt an sonnenoffenen, steinigten, trockenen Abhängen vor. Schattenpflanzen sind dieselben wie in der eigentlichen Laubwiese, oft sehr ausgeprägte Humuspflanzen wie *Mercurialis perennis*, *Milium effusum* u. a. (Fig. 5).

4. *Geranium silvaticum*-Wiesen. Nehmen gewöhnlich die offenen Partien zwischen den Baumgruppen an frischen Standorten ein. Charakterpflanzen: *Geranium silvaticum*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Primula officinalis*, *Orchis mascula*, *O. sambucina*.

5. *Sesleria*-Wiesen. Dieselben ersetzen *Geranium silvaticum*-Wiesen in etwas feuchten Lagen auf torfartigem Boden. Charakterpflanzen *Sesleria coerulea*, *Molinia coerulea*, *Carex panicea*, *C. dioica*, *C. pulicaris*, *Primula farinosa*, *Selaginella spinulosa* A. Br.

6. *Geranium sanguineum*-Wiesen. Nehmen die offenen Felder zwischen den Wacholdersträuchern ein und können auch ausgedehntere Wiesen bilden. Charakterpflanzen *Geranium sanguineum*, oft auch *Trifolium montanum*, *Deschampsia flexuosa*. Wo die Haselhaine an trockenen Abhängen entwickelt sind, wird oft *Geranium sanguineum* an offenen Plätzen die Charakterpflanze.

Hinsichtlich der Untervegetation den vorhergehenden Wiesen nahestehend sind die Fichtenwälder und die kleinen Fichtenbestände, die hier und da auf der Laubwiese emporwachsen.

Esen- und Birkenhaine mit einer schwachen oder zuweilen gar keiner Strauchvegetation kommen hier und da, besonders in der Nähe von den Dörfern vor. sie beherbergen keine besonders charakteristischen Pflanzen, und ich habe darum in meinen Studien diese Pflanzenvereine nur wenig berücksichtigt.

Sernander (I. p. 102—103, II. p. 102—106, III. p. 10) betrachtet die Laubwiese als eine Schlußformation, das heißt, sie wird von keiner anderen, jetzt lebenden Pflanzenformation Schwedens verdrängt, wenn sie sich selbst überlassen wird. Indessen finden wir, daß das Weiden des Viehs gefahrbringenden Einfluß auf den Weiterbestand der Laubwiese ausübt. Die Kräuter und Gräser nehmen dadurch an Zahl ab, die zarten Keimpflanzen der Laubbäume werden verzehrt, und die Moose verbreiten sich mehr und mehr. In dem feuchten Moosteppich findet die Fichte ein geeignetes Keimbett und verdrängt allmählich durch ihren Schatten die lichtbedürftigen Laubbäume. Ein Eindringen der Fichte ohne Mitwirken des Viehes kommt auch vor; in alten Beständen von Haselsträuchern keimt nämlich die Fichte gern und kann dadurch die anderen Bäume verdrängen, aber dies scheint nach Sernander nicht von größerer Bedeutung zu sein. Anderer Meinung ist Nilsson betreffs der Laubwiesen auf Ömbärg (I. p. 198). Nach ihm kann die Fichte ohne jedwede Mitwirkung des Menschen allmählich die alte Vegetation in den Laubwiesen verdrängen: zuerst entstehen Nadelwälder mit einer reichen Untervegetation von vielen Kräutern und Gräsern, ohne oder mit nur sehr spärlicher *Myrtillus nigra*, und diese abiegna herbida gehen schließlich in die gewöhnlichen abiegna hylcomiosa über.

Die von Sernander und Nilsson geschilderten Verhältnisse findet man in den Laubwiesen der Scheeren an vielen Punkten wieder; wo die Gras- und Krautvegetation durch starkes Weiden dünner geworden ist und die Moose sich ausgebreitet haben, tritt die Fichte als ein fremdes Element in die Formation ein, und allem Anschein nach geht die Entwicklung in der Richtung, daß ein Nadelwald zuletzt die Laubwiesenvegetation verdrängt. Die Beschaffenheit des Bodens ist dabei auch von Bedeutung, denn auf magerem scheint das Vordringen der Fichte schneller als auf gutem, nahrungsreichem vor sich zu gehen. Wie Sernander angibt, kann die Fichte auch in den alten Haselstrauchbeständen ein geeignetes Keimbett finden, wobei jedoch die Entwicklung bedeutend langsamer vorsichgeht.

In der Physiognomie vieler Laubwiesen tritt der stetige Wechsel von offenen Wiesen und kleinen Beständen aus Laubbäumen und Sträuchern sehr hervor, was auch diesem Pflanzenverein den Namen gegeben hat. In dieser Hinsicht hat die Laubwiese eine große Ähnlichkeit mit der Parklandschaft in Ostsibirien, im Amurland, auf Sachalin und auf Kamtschatka; viele photographische Aufnahmen und Vegetationsansichten von diesen Gegenden könnten ganz gut Laubwiesen vorstellen. Die

Parklandschaft gehört bekanntlich einem ganz anderen Klimatypus an, als dem unsrigen in Schweden, sie findet sich nämlich da, wo trockene Winter und regenreiche Sommer sind. Das eigenartige Gepräge der Laubwiesen dürfte in vielen Fällen völlig urwüchsig sein, wenn auch der Mensch, da diese Pflanzenformationen sehr gute Weideplätze abgeben, durch Räumen den Baumwuchs oft zurückgehalten haben dürfte. Viele Pflanzen nämlich, welche wahrscheinlich zusammen mit der Eiche in Schweden eingewandert sind und ausgesprochen lichtliebend sind, sogar schon schwachen Schatten vermeiden, haben allem Anschein nach in den Laubwiesen ihre natürlichen, urwüchsigen Standorte; unter ihnen mögen folgende genannt werden: *Cynosurus cristatus*, *Dianthus deltoides*, *Hypericum quadrangulum*, *Spiraea filipendula*. Das Vorkommen dieser und anderer Pflanzen an offenen, von wiesenähnlicher Vegetation eingenommenen Partien scheint mir eine Stütze dafür zu sein, die Physiognomie der Laubwiesen in vielen Fällen als natürlich anzusehen.

Die Frage über das ursprüngliche Aussehen der Laubwiesen, ebenso auch viele andere Fragen betreffs der europäischen, von der Kultur stark beeinflussten Vegetation dürfte dadurch am besten zur Lösung kommen, daß man einige geeignete Pflanzenformationen sich auf längere Zeit selbst überließe, um dabei ihre Entwicklung genau zu studieren.

Zuletzt wird hier eine kurze Beschreibung über die Verteilung der Pflanzenformationen auf der Stationsinsel Skabblholmen angebracht sein. Die Insel ist ziemlich lang, mit der größten Streckung S-N., der Abstand vom Süd- bis zum Nordende beläuft sich auf 1100 m, und die größte Breite auf 275 m; der ganze Flächeninhalt beträgt ungefähr 21 Hektar. Der höchste Punkt der Insel liegt im Südosten und zwar nach einer Messung mittels Elfving's Spiegel 7 m über dem Meeresniveau. Am Ufer tritt an einigen Punkten der feste Berggrund hervor, sonst ist alles von Kiesablagerungen bedeckt, die wiederum in einigen Senkungen von Lehm und feinem Sand überlagert sind. Der Kies besteht größtenteils aus Sandsteinstücken, die mit dem Eis von Gästrikland hierhergekommen sind und zuweilen nicht unbeträchtlich viel Feldspat enthalten, in einigen von A. Hamberg gütigst mikroskopisch untersuchten Proben fanden sich 10 bis 20 Prozent Kalifeldspat; gegen 50 bis 60 Prozent vom Kies dürfte aus Sandsteinstücken bestehen. Wichtig ist das Vorkommen von Kalkgesteinen, die jedoch mehr zerstreut im Kies liegen, sodaß ihr Kalkgehalt mehr unbeträchtlich ist; trotz vieler Versuche ist nur ein einzigesmal ein schwaches Aufbrausen beim Probieren mit Salzsäure wahrgenommen worden, gleichwohl ist die Insel überaus reich an *Orchideen*, besonders an *Orchis mascula* und *sambucina*¹⁾

¹⁾ Nach Hilgard (I. p. 186—187) zeigt Sandboden schon bei 0,15 Prz. Kalkwuchs, leichter Lehm Boden etwa bei 0,24 Prz. und überhaupt jeder

Im übrigen besteht der Kies aus anderen, für die Vegetation mehr oder weniger wichtigen Gesteinen, nämlich Granit, Gneis, Pegmatit, Diorit und Kvartsit.

Es kommt auf der Insel eine beträchtliche Reihe von Pflanzenvereinen vor, über die Ausbreitung derselben gibt die beigegegebene Skizze eine Vorstellung.

1. Strandwiesen auf Lehm- und Dyboden.

2. Ufervegetation auf Kies.

3. Ufervegetation auf Sand. Charakterpflanzen: *Cirsium arvense*, *Elymus arenarius*.

4. Ufervegetation auf Tangbetten. Charakterpflanzen: *Triticum repens*, *Angelica silvestris* v. *major*, *Anthriscus silvestris*, *Potentilla anserina*.

5. Erlengebüsch (p. 324—325).

6. Eschenhaine (p. 325—327).

7. Haselhaine (pag. 329—331).

8. *Geranium silvaticum*-Wiesen (p. 330).

9. *Sesleria*-Wiesen (pag. 336, 338).

10. Trockene Wiesen.

11. Espenhain. Vorkommen von vielen Pflanzen der Laubwiesenvegetation.

12. Fichtenbestände. Viele Kräuter der Laubwiesen. *Pyrola uniflora*.

13. Wacholdergebüsch (pag. 333—334).

Fig. 6. Croquis über die Verbreitung der Pflanzenformationen auf der Insel Skabbholmen. Die römischen Ziffern geben die Punkte an, wo Luftfeuchtigkeitsbeobachtungen in der Pflanzendecke gemacht worden sind, die arabischen geben die Pflanzenformationen an. Die weiße Partie in der Mitte der Insel ist von lückigen Eschenhainen eingenommen.

Boden, dessen Kalkgehalt über 0.75 Prz. geht, zeigt Kalkwuchs, und wenn der Gehalt auf 2.0 Prz. steigt, scheint das Maximum der speziellen Wirkung erreicht zu sein. Ein Gehalt von 2 Prz. bewirkt Aufbrausen beim Zusatz von Säuren.

14. Felsenformationen. Hauptsächlich *Calluna vulgaris* mit Untervegetation aus höheren Flechten. Hier und da kleine Felsenmoore mit *Betula odorata*, Kiefer, Fichte, *Carex canescens*, *Eriophorum vaginatum*. Am Wasserrande viele Halophyten wie *Matricaria inodora* * *maritima*, *Glyceria distans* β *pulvinata*. In der Nähe des Espenhains *Geranium lucidum*, *Viola tricolor* und *Geranium molle*.

15. Sumpfformationen (pag. 336—337).

Das folgende Verzeichnis enthält die Phanerogamen und Gefäßkryptogamen auf der Insel Skabbolden. Die beigefügten Ziffern geben an, in welchen Formationen die Pflanzen nach meinen Aufzeichnungen vorkommen. Die *Rosa*-Arten sind vom Pfarrer L. P. R. Mattsson gütigst bestimmt worden, und die *Euphrasia*-Hybriden von Amannensis H. Dahlstedt untersucht worden.

<i>Acer platanoides</i> L. 6.	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) M. et K. 11, 13.
<i>Achillea millefolium</i> L. 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13.	<i>Artemisia vulgaris</i> L. 2.
<i>Actaea spicata</i> L. 6, 7, 12.	<i>Aster tripolium</i> L. 1, 2.
<i>Adoxa moschatellina</i> L. 7.	<i>Asplenium septentrionale</i> Hoffm. 14.
<i>Agrimonia eupatoria</i> L. 13.	„ <i>filix femina</i> Bernh. 7.
<i>Agrostis canina</i> L. 9, 15.	<i>Accnastrum pratense</i> (L.) Jessen 8, 10, 11, 13.
„ <i>stolonifera</i> L. 1.	<i>Arenastrum pubescens</i> (Huds.) Jessen 8.
„ v. <i>maritima</i> (Lam.) Murb. 2, 14.	<i>Baldingeria arundinacea</i> (L.) Dum. 2.
„ <i>vulgaris</i> With. 8, 9, 11, 13.	<i>Berberis vulgaris</i> L. 6, 7, 11.
<i>Atchemilla vulgaris</i> L.	<i>Betula odorata</i> Bechst. 11, 13.
„ * <i>filicaulis</i> (Bus.) 9.	„ <i>cerruosa</i> Ehrh. 6, 11.
„ * <i>pastoralis</i> (Bus.) 8, 10, 13.	<i>Botrychium lunaria</i> Sw. 8.
„ * <i>pubescens</i> (Lam.) 10, 11.	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) PB. 6.
<i>Allium oleraceum</i> L. 8, 11.	<i>Briza media</i> L. 8, 9, 10, 11, 13.
„ <i>schoenoprasum</i> L. 14.	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth 6, 9, 11, 13.
„ <i>scorodoprasum</i> L. 6.	„ <i>epigejos</i> (L.) Roth 6, 8, 9, 11, 13.
„ <i>ursinum</i> L. 6, 7.	<i>Calamagrostis neglecta</i> Ehrh. 1, 2, 15.
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gärtn. 5, 6, 11, 15.	<i>Calluna vulgaris</i> L. 9, 13, 14.
<i>Alnus glutinosa</i> v. <i>incana</i> (L.) Willd. 6.	<i>Calltha palustris</i> L. 15.
<i>Alopecurus pratensis</i> L. 1.	<i>Campanula glomerata</i> L. 6.
„ <i>ventricosus</i> Pers. 1, 2.	„ <i>persicacifolia</i> L. 7, 8, 13.
<i>Angelica officinalis</i> (Hoffm.) f. <i>littoralis</i> (Fr.) 2.	„ <i>rotundifolia</i> L. 8, 10, 11, 13.
<i>Angelica silvestris</i> L. 5, 9.	<i>Cardamine hirsuta</i> L. 3.
„ v. <i>major</i> Hm. 5.	„ <i>pratensis</i> L. 9.
<i>Anemone hepatica</i> L. 6, 7, 8, 11, 12, 13.	<i>Carex canescens</i> L. 14.
<i>Anemone nemorosa</i> L. 6, 7, 8, 12, 13.	„ <i>capillaris</i> L. 9.
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gärtn. 8, 9, 13.	„ <i>caespitosa</i> L. 2, 15.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. 8, 10, 11, 13.	„ <i>digitata</i> L. 8, 13.
<i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm. 6, 7, 8, 11, 13.	„ <i>dioica</i> L. 9.
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop. 8.	„ <i>distans</i> L. 2.
„ <i>thaliana</i> L. 8.	„ <i>disticha</i> L. 15.
<i>Arenaria trinervia</i> L. 6, 12, 13.	„ <i>echinata</i> Murr. 6.
	„ <i>flava</i> L. 9.
	„ <i>flava</i> L. $\times$ <i>Oederi</i> (Ehrh.) Hoffm. 15.

Carex glauca Murr. 8, 9.
 „ *Goodenoughii* J. Gay. 9, 15.
 „ *hornschuchiana* Hoppe 8.
 „ *leporina* L. 9.
 „ *muricata* L. 8, 13.
 „ *Oederi* (Ehrh.) Hoffm. 15.
 „ *pallens* L. 8, 9.
 „ *panicea* L. 9, 15.
 „ *pilulifera* L. 8.
 „ *pulicaris* L. 9.
 „ *stricta* Good 15.
 „ *teretiuscula* Good. 15.
 „ *vesicaria* L. 15.
Centaurea jacea L. 6, 10, 11.
Cerastium vulgare Hn. 8, 13.
Chrysanthemum leucanthemum L. 8.
Cirsium arvense (L.) Scop. 3, 4.
 „ *heterophyllum* (L.) All. 7, 8, 9, 13.
Cirsium lanceolatum (L.) Scop. 4, 12.
 „ *palustre* (L.) Scop. 15.
Clinopodium vulgare L. 8, 11, 13.
Comarum palustre L. 15.
Corallaria majalis L. 6, 7, 8, 11, 12, 13.
Corydalis intermedia (L.) P. M. E. 6, 7.
Corydalis laxa Fr. 6, 11.
Corylus avellana L. 7, 11.
Colocaster integerrimus Medik. 11, 13.
Crataegus monogyna Jacq. 6.

Dactylis glomerata L. 6, 7, 8, 10, 11, 13.
Daphne mezereum L. 6, 7, 8, 11, 12, 13.
Dentaria bulbifera L. 7, 8, 12, 13.
Deschampsia bottnica (Wg.) Trin. 2.
 „ (Wg.) Trin. $\times$
 „ *caespitosa* (L.) P. B. 2.
Deschampsia caespitosa (L.) P. B. 9, 11.
 „ *flexuosa* (L.) Trin. 7, 8, 13.
Dianthus deltoides L. 8, 10, 11.
Draba muralis L. 3.
 „ *verna* L. 14.

Elymus arenarius L. 3.
Empetrum nigrum L. 13, 14.
Epilobium angustifolium L. 13.
 „ *palustre* L. 15.
Equisetum arvense L. 15.
 „ *silvaticum* L. 6.
Eriophorum vaginatum L. 15.
Erysimum hieracifolium L. 3.
Erythraea pulchella Fr. 1, 2.
 „ *vulgaris* (Rafn.) Wild. 1, 2.
Euphrasia bottnica Kihlm. 2.
 „ *brevipila* Burn. et Gremli 9, 11.
Euphrasia curta Fr. 2.
 „ *stricta* Host. 8, 11, 13.

Euphrasia tenuis (Brenn.) Wettst. 2, 8.
 „ *brevipila* $\times$ *curta*.
 „ *brevipila* $\times$ *stricta*.

Festuca arundinacea Schreb. 2, 5, 8.
 „ *elatior* L. 8.
 „ *ovina* L. 8, 9, 11, 13.
 „ *rubra* L. 9, 10, 14.
 „ *f. arenaria* Osb. 2.
Fragaria vesca L. 6, 7, 8, 11, 13.
Fraxinus excelsior L. 5, 6, 7, 11.

Gagea lutea (L.) Ker. 6, 7, 8, 11.
Galeopsis tetrahit L. 4, 12.
Galium boreale L. 5, 6, 8, 9, 10, 11, 13.
Galium mollugo L. 8.
 „ *mollugo* $\times$ *rerum* 8.
 „ *palustre* L. 9, 15.
 „ *uliginosum* L. 9.
 „ *rerum* L. 6, 8, 9, 10, 11, 13.
Gentiana amarella L. *a lingulata* C. A. Ag. 8.
Gentiana a lingulata $\times$ *a suecica* 8.
 „ *campestris* L. *a suecica* Mrb. 8, 10, 13.
Gentiana uliginosa Willd. 2.
Geranium lucidum L. 14.
 „ *pusillum* L. 14.
 „ *robertianum* L. 6.
 „ *sanguineum* L. 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13.
 „ *silvaticum* L. 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13.
Geum rivale L. 5, 7, 8, 9, 11, 13.
 „ *urbanum* L. 6.
Glaux maritima L. 1, 2.
Glechoma hederacea L. 6, 8.
Glyceria maritima (Huds.) Wahlb. 1, 2.
Glyceria distans (L.) Wahlb. β . *pulcinata* Fr. 14.
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. 9.

Helianthemum chamaecistus Mill. 13.
Heracleum * *sibiricum* L. 6, 8, 11, 13.
 „ „ *r. angustifolium* Jacq. 8.
Hieracium pilosella L. 8, 9, 10, 11, 13.
 „ *rigidum* Hn. 8.
 „ *umbellatum* L. 10, 11.
Hierochloa odorata (L.) Wg. 2, 15.
Hippophaë rhamnoides L. 5.
Hippuris vulgaris L. 15.
 „ *f. maritima* Hellen. 1.
Hypericum perforatum L. 13.
 „ *quadrangulum* L. 8, 11, 12, 13.
Hypochaeris maculata L. 8, 11, 13.

Juncus und bufonius L. 3.
 „ *compressus* Jacq. 14.

Juncus Gerardi 2.
 „ *lamprocarpus* Ehrh. 15.
 „ *Leersii* Marss. 15.
Juniperus communis L. 6, 7, 9, 11, 13.
Laserpitium latifolium L. 7, 8, 11, 13.
Lathyrus paluster L. 2.
 „ *pratensis* L. 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13.
Leontodon autumnalis L. 2, 14.
Linaria vulgaris (L.) Mill. 11, 13.
Linum catharticum L. 9, 10, 13.
Listera ovata (L.) R. Br. 8, 9.
Lithospermum arvense L. 3.
Lonicera xylosteum L. 6, 7, 11, 12, 13.
Luzula campestris (L.) DC. 8, 9.
 „ *multiflora* (Ehrh.) Hoffm. 9.
 „ *pilosa* (L.) Willd. 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13.
Lychnis flos cuculi L. 15.
Lycopodium annotinum L. 13.
 „ *selago* L. 13.
Lycopus europaeus L. 15.
Lysimachia vulgaris L. 15.
Lythrum salicaria L. 2, 15.
Majanthemum bifolium (L.) Schmidt 6, 7, 8, 13.
Matricaria inodora L. * *maritima* L. 14.
Melampyrum nemorosum L. 6, 7, 8, 11, 12, 13.
 „ *pratense* L. 6, 11, 13.
 „ *silvaticum* L. 7, 11.
Melandrium rubrum (Weig.) Garcke 6, 8.
Melica nutans L. 7, 11, 13.
Mentha arvensis L. 9, 15.
Mentha trifoliata L. 15.
Mercurialis perennis L. 6, 7, 8, 11, 13.
Milium effusum L. 6, 7, 8, 11, 13.
Molinia coerulea (L.) Mönch 9, 15.
Myosotis collina Hoffm. 3.
 „ *palustris* L. 2, 15.
Myrtillus nigra Gilib. 7, 8, 11, 12, 13.
 „ *uliginosa* (L.) Drej. 9, 14.
Nardus stricta L. 8, 9, 10, 15.
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichb. 15.
Odontites simplex Krok. 2.
Ophioglossum vulgatum L. 1, 2.
Orchis maculata L. 8.
 „ *mascula* L. 6, 8.
 „ *sambucina* L. 8, 10, 13.
Origanum vulgare L. 6, 8, 11, 13.
Oxalis acetosella L. 6, 7.
Paris quadrifolia L. 6, 7, 8, 12.
Parnassia palustris L. 2, 15.

Pedicularis palustris L. 15.
Phegopteris dryopteris Fée. 6.
Phleum pratense L. 8.
Phragmites communis Trin. 2, 15.
Picea excelsa (Lam.) Lk. 6, 7, 11, 12, 13.
Pimpinella saxifraga L. 8, 11, 12, 13.
Pinus silvestris L. 12, 13.
Plantago lanceolata L. 8, 9, 10, 13.
 „ *major* L. 2.
 „ *maritima* L. 2.
 „ *media* L. 8.
Platanthera bifolia (L.) Rehb. 8.
 „ *montana* (Schmidt) Rehb. fil. 8, 13.
Poa pratensis L. 8, 9, 10, 11, 13.
 „ *nemoralis* L. 6, 7, 11, 13.
Polygala vulgare L. 9, 11, 13.
 „ *amarellum* Crantz 9.
Polygonatum multiflorum (L.) All. 6, 7, 11.
 „ *officinale* All. 8, 11, 13.
Polygonum amphibium L. 15.
 „ *ariculare* L. 3.
 „ *viviparum* L. 8, 11.
Polypodium vulgare L. 13, 14.
Polystichum filix mas Roth 7, 11, 12, 13.
 „ *spinulosum* DC. 6, 12.
Populus tremula L. 11.
Potamogeton graminicus L. 15.
Potentilla anserina L. 4, 5, 15.
 „ *argentea* L. 11.
 „ *erecta* (L.) Dalla Torre 5, 8, 9, 10, 11, 13.
 „ *verna* L. 8, 10, 11, 13.
 „ *reptans* L. 8.
Primula farinosa L. 9.
 „ *officinalis* L. 6, 7, 10, 11, 13.
Prunella vulgaris L. 6, 8, 9.
Prunus padus L. 6, 7, 11, 13.
Pteris aquilina L. 13.
Pyrola rotundifolia L. 11.
 „ *uniflora* L. 12.
Pyrus malus L. 6.
 „ „ *β mitis* Wallr. 6.
Ranunculus acer L. 6, 8, 9, 10, 13.
 „ *auricomus* L. 6, 7, 11.
 „ *cassubicus* L. 6, 11.
 „ *ficaria* L. 6, 7.
 „ *flammula* L. 15.
 „ *polyanthemos* L. 11.
Rhamnus cathartica L. 6, 11, 13.
 „ *frangula* L. 6.
Rhinanthus major Ehrh. 1, 2.
 „ *minor* Ehrh. 8, 9, 13.
Ribes alpinum L. 6, 9, 10, 11, 12, 13.
 „ *grossularia* L. 5.
 „ *nigrum* L. 5.
Rosa canina L.
 „ „ *r. glaucescens* (Desv.) Schz. 6.

- Rosa canina* v. *lutetiana* (Lem.) 6, 11.
 „ *coriifolia* Fr.
 „ „ v. *gemma* (Crép.)
 „ „ Schz. 11, 6.
 „ „ v. *silrescens* Mattss. 6.
 „ „ v. *vacillans*. Schz. 6.
 „ *glauca* Vill.
 „ „ v. *decurtata* Mattss. 6.
 „ „ v. *gemma* Gren. 11.
 „ „ v. *lateralis* Mattss. n. v.
 „ „ 13.
 „ „ v. *laevigata* (Winsl.) 11.
 „ „ v. *recedens*. Schz. 11.
 „ „ v. *virens*. Wg. 6.
 „ *mollis* Sm. v. *typica* Schz. f.
 „ *nana*. 13.
Rubus caesius L. 5.
 „ *caesius* × *idaeus* 8.
 „ *idaeus* L. 7, 8, 13.
 „ *saxatilis* L. 6, 7, 8, 9, 11, 12,
 „ 13.
Rumex acetosa L. 6, 8, 9, 10, 13.
 „ *acetosella* L. 14.
 „ *crispus* L. 3, 4.
Sagina nodosa (L.) Fenzl. 2, 14.
 „ *procumbens* L. 14.
Salix aurita L. 15.
 „ *caprea* L. 15.
 „ *cinerca* L. 15.
 „ *pentandra* L. 15.
Sanicula europaea L. 6.
Saxifraga granulata L. 8.
Scirpus palustris L. 1, 2.
 „ *pauciflorus* Lightf. 1.
 „ *Tabernaemontani* Gmel. 1.
 „ *uniglumis* Link 1.
Scrophularia nodosa L. 7, 11, 13.
Scutellaria galericulata L. 2, 5, 13.
Sedum acre L. 11, 13.
 „ *maximum* (L.) Suter 11, 13.
Sesleria coerulata (L.) Ard. 9.
Sieglingia decumbens (L.) Bernh. 8, 9,
 „ 10.
Silene nutans L. 8, 10, 11, 13.
Solidago virgaurea L. 7, 8, 9, 11, 12,
 „ 13.
Sonchus arvensis L. 4.
- Sorbus aucuparia* L. 5, 6, 11, 13.
 „ *fennica* (Kalm) Fr. 6.
Sparganium minimum Fr. 15.
Spiraea filipendula L. 8, 10, 11, 13.
 „ *ulmaria* L. 5, 6, 7, 8, 9, 11.
Stachys palustris L. 4, 5.
 „ *silvatica* L. 6.
Stellaria graminea L. 8.
Tanacetum vulgare L. 3, 11.
Taraxacum officinale (Web.) Marss.
 „ 11.
 „ v. *palustre* (Crépin)
 „ Marss 2.
Taxus baccata L. 6.
Thalictrum flavum. L. 5.
Trientalis europaea L. 6, 7, 12, 13.
Trifolium fragiferum L. 2.
 „ *flexuosum* Jacqu. 8.
 „ *montanum* L. 8.
 „ *pratense* L. 8, 9, 11, 13.
 „ *repens* L. 8.
Triglochin maritimum L. 1, 2.
 „ *palustre* L. 1, 15.
Triticum caninum L. 6, 11.
 „ *repens*. L. 4, 8.
Urtica dioica L. 7.
Vaccinium vitis idaea L. 9, 10, 13.
Valeriana officinalis L. 2.
Valerianella olitoria (L.) Poll 3.
Veronica chamaedrys L. 6, 7, 8, 10,
 „ 14.
 „ *longifolia* L. * *maritima* (L.)
 „ 13, 14.
 „ *officinalis* L. 8, 10, 13.
 „ *scutellata* L. 15.
 „ *verna* L. 3.
Viburnum opulus L. 6, 7, 11, 13.
Vicia cracca L. 5, 8, 13.
 „ *silvatica* L. 13.
Viola canina L. 8, 9, 10, 11, 13.
 „ *hirta* L. 8.
 „ *palustris* L. 15.
 „ *riviniana* Rehb. 6, 7, 8, 9, 12, 13.
 „ *tricolor* L. 14.
Viscaria viscosa (Gil.) Aschers. 8, 10,
 „ 11, 13.

Kap. III. Fragestellung und Methodisches.

Bei ökologischen Studien und Forschungen hat man in erster Linie den äußeren und inneren Bau der Pflanzen berücksichtigt; der Aufbau der Sprosse und Sproßsysteme, das Überwintern, die Exposition und anatomische Konstruktion der Assimilationsorgane, die Schutz Einrichtungen gegen zu starke Transpiration, diese und viele andere ähnliche Fragen sind der Gegenstand weitgehender Untersuchungen vieler Forscher gewesen — in

diesem Bereich haben wir schon eine Fülle von Tatsachen und Theorien. Aber wie diese verschiedenen Organisationstypen tatsächlich im Leben der Pflanzen wirken, wie sich die Lebensprozesse unter verschiedenen äußeren Bedingungen abspielen, darüber liegen bloß wenige oder in vielen Fällen gar keine Untersuchungen vor.

Wenn wir auch auf diesem Wege zu ganz schönen Resultaten gekommen sind, viele Eigentümlichkeiten im äußeren und inneren Bau der Pflanzen entdeckt und erklärt worden sind, so leiden doch unsere Forschungen noch immer an einem Mangel, nämlich wir haben bloß eine auf Konstruktion sich stützende Kenntnis, wie die untersuchten äußeren und inneren Organisationen wirken, keine auf Beobachtungen fußende, solange wir nicht das Abspielen der Lebensvorgänge in der Natur verfolgen.

Beim Studium der Laubwiesen kam ich auf den Gedanken, es wäre vielleicht eine lohnende Aufgabe, direkt in der Natur die Lebensvorgänge der Pflanzen zu verfolgen, sich eine, wenn auch sehr dürftige und unvollständige, so doch empirisch gewonnene Vorstellung von den wechselnden, äußeren Faktoren und der variierenden Tätigkeit des Pflanzenlebens zu verschaffen. Es bietet sich auf diesem Gebiet ein reiches, noch unbebautes Feld der Forschungen dar, wobei es ganz unmöglich ist, alle Seiten des großen Problems gleichzeitig zu behandeln. Unzählig sind die Faktoren, die die Zusammensetzung eines Pflanzenvereins bestimmen, von vielen davon haben wir vielleicht noch keine Ahnung. Schon beim ersten Betrachten und Studieren der Laubwiesen tritt das Licht als ein überaus wichtiger Faktor in den Vordergrund, überall sehen wir die Zusammensetzung der Pflanzendecke und das Aussehen der Gewächse wechseln, je nach variierender Beleuchtung. Andere Faktoren haben wohl auch ihre sehr große Bedeutung, in erster Linie der Boden, und besonders, was die Verbreitung vieler Kräuter und Gräser betrifft, die Art und Beschaffenheit des Humus; ich brauche nur an die Buchenwälder zu erinnern, wo sich unter sehr gleichmäßigen Beleuchtungsverhältnissen die Bodenvegetation ganz verschieden gestaltet, je nachdem der Humus neutral oder sauer reagiert. Auf diesen Faktor jetzt schon einzugehen, ist ein sehr schwieriges Problem, so lange die Humusarten in chemischer Hinsicht so gut wie unbekannt angesehen werden können; erst in letzter Zeit hat man die Frage von pflanzenphysiologischer-experimenteller Seite aufgenommen (Reinitzer I, Möller I, Nikitinsky I), auch ist die Physiologie des Wurzelsystems speziell, was viele für die Ökologie wichtige Fragen betrifft, noch sehr wenig entwickelt. In den Vordergrund der ökologischen Forschungsarbeit, wahrscheinlich als eine Folge des leichteren Behandeln des Problems, wo chemische und physische Erörterungen von minderer Bedeutung sind, ist die Anpassung des Blattes und der Assimilationsorgane, besonders die Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration getreten. Eine auf die Physiologie des

Blattes gerichtete Untersuchung hatte also den Vorteil, daß viele Erfahrungen aus diesem Bereich schon vorlagen.

Durch die bekannten Arbeiten Wiesner's (III–VII) hat die Pflanzengeographie kürzlich eine sehr brauchbare Methode erhalten, an verschiedenen Standorten den Lichtgenuß der Pflanzen zu untersuchen. Ich stellte mir daher die Aufgabe, beim Anwenden dieser Methode einige der in der Konstruktion der oberirdischen Organe am tiefsten eingreifenden Lebensvorgänge, nämlich die der Assimilation und Transpiration, zu studieren, gleichzeitig wurde die auf die Transpiration einwirkende Luftfeuchtigkeit an den verschiedenen Standorten genau untersucht. In den durch direkte Beobachtungen gewonnenen Tatsachen hoffte ich daher, ein Material zu besitzen, das sowohl für das Auffassen der Anpassungserscheinungen, als auch für das tiefere Verständnis des Pflanzenlebens der Laubwiesen seinen Wert haben dürfte.

Beim Anfang meiner Untersuchungen wählte ich auf den Laubwiesen besonders solche Standorte aus, welche für das Studium und für die Versuche charakteristisches Material darboten.

Nachdem einige Erfahrung gewonnen war, wurden auch an anderen Plätzen Versuche für den Vergleich angestellt. Die Beobachtungen gingen teils darauf hin, die physikalischen und chemischen Bedingungen dieser Standorte kennen zu lernen, teils einige Lebensvorgänge der da vorkommenden Pflanzen zu studieren. Eine Beschreibung der hierbei angewandten Methoden dürfte jedoch den Berichte über die gewonnenen Resultate vorangehen müssen.

Es war zur Beurteilung vieler physiologischer Beobachtungen wichtig, Observationsserien über die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft aufzustellen. Durch die Güte des Herrn Prof. H. E. Hamberg erhielt ich von der meteorologischen Zentralanstalt in Stockholm die erforderlichen Thermometer, die in einer kleinen Hütte aufgestellt wurden, und zwar von derselben Konstruktion, wie sie bei Hamberg's Unternehmungen über das Einwirken der Wälder auf das Klima Schwedens (II) angewandt worden war. Ebenso erhielt ich einen Regenschirm. Die Beobachtungen wurden, wo möglich, dreimal des Tages gemacht, 8 Uhr Vm. sowie 2 und 9 Uhr Nm. Um die Luftfeuchtigkeit in der Pflanzendecke, also in der Luftschicht, wo die meisten Kräuter und Gräser transpirieren, zu untersuchen, wurde das wenig bekannte, aber für diesen Zweck sehr geeignete Hygrometer von Crova's Konstruktion benutzt.

Eine kurze Beschreibung dieses Instruments dürfte hier angebracht sein. Die umstehende Figur gibt eine Vorstellung über das Aussehen desselben. Der aus blankgeputztem Nickel bestehende Behälter (*gh*) wird mit Äther gefüllt, durch Einblasen von Luft durch den Kautschukschlauch *a* wird die Flüssigkeit verdunstet und werden die Ätherdämpfe durch *b* ausgeführt; hierdurch entsteht die für die Bestimmung des Taupunktes nötige Temperatur, welche nun von dem in das Gefäß (*gh*) gesteckten Thermometer angegeben wird. Durch Saugen mittels eines Kautschukballons wird die zu untersuchende atmosphärische Luft durch das Rohr *c–d*, das durch den Ätherbehälter geht und da blankgeputzte Wände hat, langsam getrieben.

Wenn nun beim Abkühlen der Tau ausfällt, erscheint er als grauschwarzer Überzug an den blanken Wänden. Durch das mattgeschliffene Glas bei *e* und die kleine Linse bei *f* kann man das Innere vom Rohr *f-e* beobachten. Die Temperatur der Luft wird mit einem Schleuderthermometer gemessen und nach dem Bestimmen des Taupunktes ist es leicht, die relative Luftfeuchtigkeit zu berechnen. Dieses Instrument, das 23 cm hoch ist, wurde mitten zwischen die Kräuter und Gräser hineingesteckt, zuweilen unter die Blätter von *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum* u. a. ganz versteckt, was also die Bestimmungen gerade in der Luftschicht auszuführen möglich macht, wo die Pflanzen ihre Blätter entwickeln.

Für die Lichtbestimmungen wurde die Wiesner'sche Methode benutzt, von welcher wegen ihrer allbekannten Verwendung

eine Beschreibung nicht nötig erscheint. Durch die besondere Güte des Erfinders erhielt ich von ihm die nötigen Vergleichsfarben, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche.

Um die Intensität der Assimilation zu beurteilen, wurde im ausgedehnten Maße die Sachs'sche Jodprobe gemacht. Dieselbe leidet jedoch, da die Neigung zur Stärkebildung bei verschiedenen Pflanzen ungleich ist, an einem Mangel, nämlich daran, daß ein Vergleich zwischen verschiedenen Arten nicht möglich ist. Auf die Zulässigkeit dieser Methode, die trotz ihrer Unvollkommenheit infolge ihrer leichten Verwendung eine sehr große Zahl von Versuchen gestattet, bin ich im Kapitel über Assimilation näher eingegangen.

Zwecks Bestimmung der Atmungsintensität wurde die eudiometrische Methode

Fig. 7. Crova's Hygrometer
(siehe Näheres im Texte).

angewandt. Die Blätter wurden nach dem Verfahren von G. Bonnier und mehreren seiner Schüler in kleine Eprovetten eingesetzt und nach dem Verlauf geeigneter Zeit wurde die Zunahme des Kohlensäuregehalts durch Analyse bestimmt; hierfür wurde der von Bonnier und Mangin erfundene und beschriebene Apparat (Aubert I) benutzt. Einige eudiometrische Assimilationsversuche wurden auch ausgeführt, wobei mittels einer kleinen Quecksilberpumpe Kohlensäure in das Gefäß, in welchem sich die zu prüfenden Blätter befanden, eingeführt wurde.

Um den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich zu kommen, wurden die Transpirationsversuche hauptsächlich mittels in Töpfen eingesetzter Pflanzen angestellt und der Wasserverlust mittels einer Wage von der Konstruktion, die in Pfeffer's Pflanzenphysiologie I, pag. 222 abgebildet ist, bestimmt. Um Wasserverdunstung vom Boden und durch die Topfwände zu verhüten, wurden die Töpfe in Zinkgefäße eingesetzt. Der Deckel wurde in zwei Hälften geteilt und das Loch, welches mit Baumwolle und Paraffin verstopft werden mußte, wurde so weit gemacht, daß die Blätter auch von solchen Pflanzen, die in Rosetten angeordnet sind, ihre natürliche Lage einnehmen konnten. Zur Bestimmung der Größe der Blattflächen wurden zwei Methoden benutzt, teils wurden die Blätter mittels lithographischer Farbe auf Papier abgedruckt, ausgeschnitten und durch Wägung die Flächengröße bestimmt, teils wurden sie auf blauem Kopierpapier in der Sonne abgedruckt, wo sie sich nach dem Entwickeln im Wasser als weiße Bilder mit scharf hervortretenden Rändern zeigten. Die Flächen wurden, nach dem Trocknen des Papiers, mittels eines Polarplanimeters gemessen.

Die angewandten Methoden, die mit den auf Laboratorien gebräuchlichen übereinstimmen, nötigten mich, eine kleine Hütte auf meiner unbewohnten Insel aufzurichten, zwecks Aufstellung der Instrumente und Einrichtung eines kleinen Laboratoriums. Einfachere Methoden, die mit zureichender Genauigkeit das Arbeiten auf Reisen zulassen, wären natürlicherweise sehr wünschenswert, doch dürfte man zuerst einige Erfahrung über pflanzenphysiologische Studien in der freien Natur gemacht haben.

Kap. IV. Wärme und Hydrometeoren der Stationsinsel; Variation der Temperatur und der Feuchtigkeit der Luft an verschiedenen Standorten.

In der nachstehenden Tabelle sind meine Beobachtungen über Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf der Insel enthalten. Die Observationen können gewiß nicht den Anspruch auf Vollständigkeit machen, sie haben jedoch ihren Wert für die Diskussion meiner physiologischen Versuchsergebnisse. Die besten Serien sind im Juli und August aufgestellt worden, die Juni-serien sind in ihrem letzten Teile ziemlich vollständig in den Jahren 1900 und 1901, die Septemberserien in ihrem ersten Teile alle drei Jahre. (Siehe Tabelle auf nächster Seite.)

Temperatur. Es zeigt sich, daß die Insel im Frühling und Vorsommer bedeutend niedrigere Temperatur hat als die Binnenlandstationen Stockholm und Uppsala, besonders ist der Unterschied groß in den Mittags- und Abendstunden. Leider fehlen Beobachtungen von einem Punkte in der Nähe der Stationsinsel ganz und gar. Die mit der Lage der Insel am besten übereinstimmenden Observationspunkte sind einige Leuchttürme, nämlich „Understen“ und „Svenska Högarne“, von welchen die Er-

	J u n i						J u l i					
	8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr		8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr	
	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f
Skabholmen	14 ⁰⁵	76	16 ⁰³	69	11 ⁰⁵	89	19 ⁰²	71	20 ⁰⁵	64	15 ⁰⁸	85
Uppsala	16 ⁰²	66	20 ⁰¹	48	14 ⁰⁸	70	20 ⁰³	60	23 ⁰⁵	46	18 ⁰²	65
Stockholm	16 ⁰⁰	69	19 ⁰¹	54	15 ⁰¹	69	20 ⁰²	61	23 ⁰¹	48	18 ⁰⁹	65
Differenzen	-1.7	+10	-3.8	+21	-3.3	+19	-1.1	+11	-3.0	+18	-2.4	+20
	-1.5	+7	-2.8	+15	-3.6	+20	-1.0	+10	-2.6	+16	-3.1	+20

	A u g u s t						S e p t.	
	8 Uhr		2 Uhr		9 Uhr		2 Uhr	
	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f	t ⁰	f
Skabholmen	16 ⁰⁴	75	18 ⁰¹	66	13 ⁰⁹	87	14 ⁰³	73
Uppsala	16 ⁰⁶	68	20 ⁰⁵	47	14 ⁰⁸	75	16 ⁰²	59
Stockholm	16 ⁰⁷	69	20 ⁰⁰	52	16 ⁰¹	73	15 ⁰⁵	63
Differenzen	-0.2	+7	-2.4	+19	-0.9	+12	-1.9	+14
	-0.3	+6	-1.9	+14	-2.2	+14	-1.2	+10

gebnisse in Vergleich zu denen von Stockholm und Uppsala gebracht und schematisiert worden sind ¹⁾. Aus der betreffenden Tabelle geht sehr klar hervor, daß auf den Leuchttürmen Frühling und Vorsommer kühler, Herbst und Winter wärmer sind, am größten sind die Unterschiede in den Monaten Mai-Juni und November-Januar. Das Klima auf Skabholmen zeigt dieselben Eigentümlichkeiten, wenn auch vielleicht minder ausgeprägt.

Mitteltemperatur während der Jahre 1859—1894.

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jahr
Understen	-1.9	-3.3	-2.1	+1.2	+4.5	+10.3	+14.6	+14.8	+11.7	+6.8	+2.7	-0.8	+4.88
Sv. Högarne	-1.1	-2.3	-1.8	+1.6	+5.2	+11.0	+15.3	+15.2	+12.1	+7.5	+3.3	-0.1	+5.49
Uppsala	-4.2	-4.6	-2.6	+2.8	+8.4	+14.0	+16.1	+14.6	+10.5	+4.9	+0.1	-3.6	+4.70
Stockholm	-3.1	-3.4	-1.7	+3.2	+8.4	+14.0	+16.6	+15.3	+11.5	+6.0	+1.4	-2.2	+5.50

Feuchtigkeit der Luft. Dieses für die Transpiration sehr wichtige, meteorologische Element verhält sich hier sehr abweichend von dem der Binnenlandstationen. Die relative Feuchtigkeit ist bedeutend höher, besonders in den Mittags- und Abendstunden, und die Unterschiede übersteigen bisweilen im Mittel 20 %. Das Klima der Insel ist in dieser Hinsicht ausgeprägt maritim, indem auch der größte Feuchtigkeitsdruck am Mittag eintritt; der mittlere Druck war im Juli der drei Observations-

¹⁾ Hamberg III, pag. 68.

jahre am Mittage 2,4 mm größer als am Morgen und Abend, also ein Verhältnis, das sich sonst nur auf ausgeprägt maritimen Stationen zeigt; auf Binnenlandstationen ist infolge der Konvektion der Druck am Mittage bekanntlich etwas niedriger als am Morgen und Abend. Observationsserien von mehreren Jahren über die Feuchtigkeit der Luft an den Feuertürmen oder an anderen mit Skabholmen vergleichbaren Stationen liegen leider nicht vor.

Trotz der ausgeprägt maritimen Lage kann jedoch an sehr warmen und heiteren Sommertagen die relative Feuchtigkeit sehr niedrige Werte erreichen, als Beispiele werden aus meinem Observationsjournal angeführt:

28. Juni 1900	2 Uhr nachm.	38 %	westl. Wind.
6. Juli 1901	2 " "	39 %	Windstille.
11. " "	10,45 " vorm.	29 %	schwach. südl. Wind.
20. " "	2 " nachm.	29 %	" "

Während des besonders trockenen und heißen Sommers 1901 war in Uppsala die niedrigste beobachtete relative Feuchtigkeit 12 % notiert am 11. Juli 3 Uhr nachm.¹⁾, mehrmals wurde im Juli eine Feuchtigkeit von weniger als 30 % beobachtet.

Der Niederschlag nimmt in Uppland vom nordwestlichen Teil an gegen die Ostsee hin mehr und mehr ab, so daß das Küstenland, Roslagen genannt, weniger Regen erhält als das Binnenland. Für Skabholmen zeigt sich bei einem Vergleich zwischen Sterbnsäs, 5 km nördlich von der Stationsinsel und Uppsala als Mittelzahl von siebzehnjähriger Beobachtung für Sterbnsäs 436,6 mm und für Uppsala 533,1 mm.

Während der drei Observationsjahre erhielt jedoch im Juli und August Skabholmen oft reichlicheren Niederschlag als das Binnenland, was auch aus beigefügter Tabelle hervorgeht.

Das Klima der Insel zeichnet sich also im Vergleich mit dem des Binnenlandes durch kühle Frühlinge und Vorsummer, milde Herbste und Winter, hohe relative Feuchtigkeit im Sommer und weniger Niederschlag im allgemeinen aus.

Niederschlag in Uppsala und auf Skabholmen
Juli und August 1899—1901.

Monat	1899		1900		1901	
	Skabholmen	Uppsala	Skabholmen	Uppsala	Skabholmen	Uppsala
Juli	56,1	34,3	37,1	72,2	12,5	5,3
August	19,8	38,8	36,5	23,7	19,2	23,6
	75,9	73,1	73,6	95,9	31,7	28,9

¹⁾ Hildebrandsson (I, 3).

Wie wertvoll auch die Kenntnis des Klimas in pflanzengeographischer Hinsicht ist, so reicht sie doch noch nicht hin zur Erklärung des Wechsels im Pflanzenleben an verschiedenen Standorten, und will man das Abspielen der Lebensvorgänge verfolgen, so muß man gerade dann die meteorologischen Faktoren untersuchen, und die Eigenschaften der Luft, in welcher die Pflanzen ihre Blätter entwickeln, kennen lernen. Inbezug auf die hier gemachten Untersuchungen ist ein Studium der Temperatur und besonders der relativen Feuchtigkeit der Luft von größter Bedeutung. Es liegt nämlich sehr nahe, anzunehmen, daß nicht bloß mit Hinsicht auf den ersten Faktor, sondern auch auf die relative Feuchtigkeit bestimmte Unterschiede existieren zwischen den offenen, von sonnenliebenden, oder sogar xerophilen Pflanzen bewohnter Wiesen und den Baumbeständen, unter welchen nur Schattenpflanzen gedeihen, und wo das Sonnenlicht nur spärlich kleine, bleiche, über die grünen Blätter hin und her spielende Sonnenflecke bildet. Es ist auch eine in ökologischen Arbeiten oft geäußerte Ansicht, daß die Blätter der Schattenpflanzen ihre eigentümliche, anatomische Konstruktion wenigstens teilweise der hohen, relativen Feuchtigkeit ihrer Standorte verdanken. Es schien mir daher sehr wichtig zu sein, die Variation der Luftfeuchtigkeit an den verschiedenen Standorten der Laubwiesen zu untersuchen.

Zu diesem Zwecke wurden verschiedene Standorte gewählt und da mit dem vorher beschriebenen Crova's Hygrometer während der Sommer 1899 und 1900 Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen ausgeführt. Für die Observationen waren die Mittagsstunden die geeignetsten, weil man da, wie frühere forstmeteorologische Beobachtungen lehren, die größten Unterschiede erwarten konnte. Ehe ich zur Mitteilung der gewonnenen Daten übergehe, werden hier die Beschreibungen über Lage und Vegetation der untersuchten Lokalitäten vorausgeschickt, die die typischen Standorte der Laubwiesen repräsentieren.

Standort I. Ein offenes Feld mit einer wiesenartigen Vegetation, früh am Morgen schwach beschattet von einer Esche, spät am Nachmittag im Schatten einer Heuscheune liegend, sonst den größten Teil des Tages dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt.

Die Vegetation hatte folgende Zusammensetzung:

reichlich bis ziemlich reichlich:

Achillea millefolium.

Agrostis vulgaris.

Anthoxanthum odoratum.

Chrysanthemum leucanthemum.

Convallaria majalis.

Nardus stricta.

Plantago lanceolata.

zerstreut:

Alchemilla vulgaris * *pastoralis.*

Briza media.

Gentiana campestris u. *succica.*

Geranium silvaticum.

Potentilla erecta.

Spiraea filipendula.

Viola canina.

spärlich:

Anemone nemorosa.

Galium boreale.

„ *verum.*

Geum rivale.

Festuca ovina.

Hypericum quadrangulum.

Orchis sambucina.
Poa pratensis.
Potentilla verua.
Primula officinalis.
Prunella vulgaris.
Ranunculus acer.

einzel:

Anthriscus silvestris.
Botrychium lunaria.
Carex pallens.
Geranium sanguineum.
Lathyrus silvestris.

Rhinanthus minor.
Rumex acetosa.
Sieglingia decumbens.
Trifolium repens.
Veronica chamaedrys.

Luzula campestris.
Phleum pratense.
Spiraea ulmaria.
Trifolium pratense.
Veronica officinalis.

Die Bodenbedeckung besteht teils aus verwesenden Blättern und Stengeln, teils aus einer Moosvegetation von *Hylocomium squarrosum* Br. et Sch. mit eingesprengtem *Climacium dendroides* WM. und *Hylocomium splendens* Br. et Sch. Hier und da kommen die stark niedergedrückten Blattrosetten von *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* und *Hypochaeris maculata* vor.

Standort II. Ein großer Bestand von 4—5 m hohen, dichtstehenden Haselsträuchern, über welche sich einige Bäume wie *Fraxinus excelsior*, *Picea excelsa* und *Sorbus aucuparia* erhöhen. Im Sommer, wenn die Bäume und Haselsträucher völlig belaubt sind, ist der Schatten sehr stark und der relative Lichtgenuß am Mittag sehr schwankend, er betrug $^{1}_{27} - ^{1}_{35}$ zwischen den Sträuchern und $^{1}_{50} - ^{1}_{60}$ unmittelbar unter den Haseln¹⁾. Unter dem Laubdach wuchsen ziemlich reichlich mehrere schattenliebende Sträucher wie *Ribes alpinum*, *Lonicera xylosteum*, *Berberis vulgaris*, *Prunus padus*, *Daphne mezereum* und sehr spärlich junge Stämmchen von *Picea excelsa*.

Die Krant- und Grasvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich bis ziemlich reichlich:

Adoxa moschatellina (mehr beschränkt).
Allium ursinum (in einem Teil sehr reichl.).
Anemone hepatica.
 „ *nemorosa*.

zerstreut:

Trientalis europaea.
Milium effusum.

spärlich:

Actaea spicata.
Dentaria bulbifera.
Geum rivale.
Paris quadrifolia.

einzel:

Anthriscus silvestris.
Campanula persicifolia.
Dactylis glomerata.
Fragaria vesca.
Gagea lutea.
Geranium sanguineum.
Laserpitium latifolium.
Lathyrus pratensis.
Luzula pilosa.
Melampyrum nemorosum.
 „ *silvaticum*.

Convallaria majalis.
Geranium silvaticum.
Majanthemum bifolium.
Rubus saxatilis.

Myrtillus nigra.
Veronica chamaedrys.

Poa nemoralis.
Polystichum filix mas.
Primula officinalis.
Spiraea ulmaria.

Melica nutans.
Mercurialis perennis.
Oxalis acetosella.
Polygonatum multiflorum.
 „ *officinale*.
Ranunculus auricomus.
Rubus idaeus.
Scrophularia nodosa.
Solidago virgaurea.
Urtica dioica.
Viola riviniana.

¹⁾ Über die Bedeutung dieser Ausdrücke siehe Kap. VI Lichtbedürfnis etc.

Der Boden ist von verwesenden Blättern, dürren Zweigen, Nußschalen und dergleichen bedeckt, lose liegend auf dem grauschwarzen Mull. Ganz vereinzelt findet man einen Moosteppich von *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch., auf Steinen von *Mnium cuspidatum* H. Die Luftfeuchtigkeitsbestimmungen wurden an drei verschiedenen Punkten gemacht. (siehe Näheres Tafel VI.)

Standort III. Ein Bestand aus 3 m hohen Wacholdersträuchern, die ziemlich dünn stehen: der Schatten ist schwach, bei Mittagszeit beträgt der relative Lichtgenuß $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{7}$, vom gesamten Tageslicht. Zwischen den Sträuchern wächst eine ziemlich reiche Krautflora von folgenden Arten.

reichlich—ziemlich reichlich:

Convallaria majalis.
Geranium sanguineum.

Poa nemoralis.

spärlich:

Dactylis glomerata.
Galium boreale.
Milium effusum.

Polygonatum officinale.
Rubus saxatilis.

einzel:

Agrostis vulgaris.
Anthoxanthum odoratum.
Fragaria vesca.

Hypericum quadrangulum.
Rubus saxatilis.

Der Boden ist von einem üppigen, dichten Moosteppich aus *Hylocomium squarrosum* Br. et Sch., *Hyl. triquetrum* Br. et Sch., *Hyl. splendens* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L. und *Bryum roseum* Schreb. bedeckt.

Standort IV. Eine Wiesenformation auf torfartigem, ziemlich feuchtem Boden. Bloß ganz vereinzelt stehen junge Stämmchen von *Alnus glutinosa*, die sehr armlaubig sind und keinen Schatten geben. Den größten Teil des Tages ist der Standort dem vollen Tageslicht ausgesetzt. Die Vegetation bestand hauptsächlich aus feuchtigkeitsliebenden Gräsern.

reichlich—ziemlich reichlich:

Briza media.
Carex panicea.
Galium boreale.
Molinia coerulea.
Nardus stricta.

Potentilla erecta.
Sesleria coerulea.
Sieglingia decumbens.
Viola canina.

zerstreut:

Agrostis canina.
Alchemilla vulgaris * *filicaulis.*
Galium palustre.

Linum catharticum.
Prunella vulgaris.

spärlich:

Angelica silvestris.
Carex dioica.
" *pulicaris.*
Cirsium heterophyllum.
Festuca rubra.

Geranium silvaticum.
Geum rivale.
Ranunculus acris.
Rhinanthus minor.
Trifolium pratense.

einzel:

Antennaria dioica.
Carex capillaris.
" *Goodenoughii.*
" *pallenscens.*
Luzula multiflora.

Myrtillus uliginosa.
Poa pratensis.
Rumex acetosa.
Spiraea ulmaria.
Vaccinium vitis idaea.

Der Boden wird von einem Moosteppich, aus folgenden Arten bestehend, bedeckt, nämlich *Aulacomnium palustre* Schw., *Hylocomium splendens* Br. et Sch. und *squarrosum* Br. et Sch., *Hypnum parietinum* L.

Standort V. Ein Eschenhain. Der Niederwald besteht aus Eschen und spärlichen Ebereschen, hier und da *Alnus glutinosa*. Unter den Bäumen kommen allerlei mittelhohe Sträucher und junge Bäume vor, nämlich:

<i>Fraxinus excelsior</i> , zerstreut.	<i>Berberis vulgaris</i> einzeln.
<i>Lonicera xylosteum</i> spärlich.	<i>Juniperus communis</i> „
<i>Prunus padus</i> „	<i>Rhamnus cathartica</i> „
<i>Ribes alpinum</i> „	<i>Rosa canina</i> v. <i>lutetiana</i> einzeln.
<i>Viburnum opulus</i> „	„ <i>coriifolia</i> v. <i>racillans</i> „

Der Schatten ist nicht besonders stark, am Mittag beträgt der relative Lichtgenuß $\frac{1}{10}$ vom gesamten Tageslicht. Die Bodenvegetation bestand aus folgenden Arten:

reichlich—ziemlich reichlich:

<i>Allium ursinum</i> .	<i>Melica nutans</i> .
<i>Anemone hepatica</i> .	<i>Mercurialis perennis</i> .
„ <i>nemorosa</i> .	<i>Poa nemoralis</i> .
<i>Convallaria majalis</i> .	

zerstreut:

<i>Melampyrum nemorosum</i> .	<i>Stachys silvatica</i> .

spärlich:

<i>Corydalis laxa</i> .	<i>Polygonatum multiflorum</i> .
<i>Gagea lutea</i> .	<i>Primula officinalis</i> .
<i>Geranium silvaticum</i> .	<i>Spiraea ulmaria</i> .
<i>Heracleum sibiricum</i> .	<i>Triticum caninum</i> .
<i>Melandrium rubrum</i> .	<i>Viola riviniana</i> .
<i>Paris quadrifolia</i> .	

einzeln:

<i>Achillea millefolium</i> .	<i>Geranium sanguineum</i> .
<i>Actaea spicata</i> .	<i>Glechoma hederacea</i> .
<i>Anthriscus silvestris</i> .	<i>Milium effusum</i> .
<i>Arenaria trinervia</i> .	<i>Origanum vulgare</i> .
<i>Dactylis glomerata</i> .	<i>Polystichum spinulosum</i> .
<i>Fragaria vesca</i> .	<i>Prunella vulgaris</i> .
<i>Fraxinus excelsior</i> .	<i>Ranunculus acer</i> .
<i>Galium boreale</i> .	<i>Veronica chamaedrys</i> .
<i>Geum urbanum</i> .	

Der Boden wird von verfaulenden Blättern, Zweigen und dergleichen bedeckt, bloß hier und da kommen einige Moose vor, wie *Hylocomium triquetrum* Br. et Sch. und *Mnium cuspidatum* H.

In den nachstehenden Tabellen sind die meisten Beobachtungen aufgezeichnet, wir finden da 79 Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen im Sommer 1899, 277 Temperatur- und 222 Feuchtigkeitsbestimmungen 1900. In den Tabellen sind außerdem Beobachtungszeit und unter der Rubrik Witterung gleichzeitige Temperatur- und Feuchtigkeitsbestimmungen, mit den Psyrometerthermometer gemacht, nebst allgemeine Bemerkungen über Wind, Bewölkung etc. angegeben.

Tabellen über Temperatur- und Feuchtigkeit der Luft an verschiedenen Standorten während der Sommer 1899 und 1900.

Sommer 1899.

Beob. Tag	Zeit Uhr	St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.		Witterung.
		t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	
6. Juli	1.15	16°5	94°0	—	—	—	—	—	—	—	—	(Gewitter.
7. "	1.10—1.20	21°5	92°0	17°5	84°0	—	—	—	—	19°0	91°0	Heiter. Schwach NO.
11. "	12.15—12.45	27°5	78°0	25°0	81°0	—	—	—	—	25°0	84°0	Sonnenschein. Schwach W.
14. "	1.30—1.30	26°0	84°0	23°5	95°0	—	—	—	—	—	—	Bewölk. Frisch SO.
23. "	12.35—1.20	17°7	85°0	17°0	82°0	—	—	—	—	16°5	93°0	Bewölk. Schwach N. SO.
24. "	12.10—12.45	22°0	81°0	21°5	76°0	—	—	—	—	19°5	96°0	Sonnenschein. Frisch W.
28. "	12.30—2	18°5	77°0	16°5	69°0	19°5	82°0	19°0	69°0	15°5	91°0	Bewölk. " N.
29. "	12.30—2	19°5	74°0	19°5	70°0	22°5	70°0	21°5	78°0	18°5	81°0	Bewölk. " N.
31. "	12.30—2.10	17°0	84°0	15°5	85°0	18°0	84°0	18°0	90°0	16°5	92°0	" " N.
1. Aug.	12.30—2	20°5	69°0	20°0	68°0	24°0	77°0	24°0	69°0	19°0	81°0	Fast heiter. Frisch. Ruhig.
2. "	12.30—2	21°0	54°0	19°0	65°0	21°0	63°0	21°5	52°0	19°0	57°0	Fast bewölk. NW.
3. "	12.35—2	15°5	74°0	15°0	68°0	17°5	58°0	18°5	71°0	15°5	71°0	Sonnenschein. Schw. NO.
4. "	12.40—2.10	17°0	74°0	16°0	69°0	18°0	65°0	17°5	81°0	15°5	66°0	Fast heiter. Frisch NNO.
7. "	1—2	14°0	69°0	14°5	73°0	14°0	74°0	14°0	65°0	—	—	Bewölk. Ruhig.
8. "	1.30—2.30	14°5	74°0	13°5	81°0	15°2	71°0	14°5	80°0	14°0	81°0	Bewölk. Schwach N.
9. "	1.45—2.25	—	—	20°1	62°0	22°2	60°0	19°0	82°0	16°0	74°0	Fast heiter. Frisch SW.
16. "	1.25—3	—	68°0	16°0	68°0	18°7	63°0	17°3	60°0	19°1	75°0	Bewölk. Schwach N.
22. "	1—2.50	17°2	64°0	16°0	68°0	—	—	17°2	64°0	17°2	66°0	Heiter. Frisch N.
26. "	10.43—11.40	11°5	65°0	10°8	62°0	—	—	12°2	61°0	10°6	68°0	Heiter. Frisch N.
28. "	11.10—12.50	11°0	80°0	10°0	86°0	11°0	77°0	11°0	79°0	9°1	87°0	Bewölk. " "

Sommer 1900.

Beob. Tag	Zeit Uhr	St. I.		St. II.		St. III.		St. IV.		St. V.		Witterung.	
		t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.	t°	f.		
19. Juni	12,10—1,30	1690	530 ⁰	1590	539 ⁰	1405	570 ⁰	1505	539 ⁰	1502	549 ⁰	Schwach bew.	Windig N.
20. "	1,5—2,5	1390	670 ⁰	1106	720 ⁰	1307	610 ⁰	1206	650 ⁰	1405	640 ⁰	"	Frisch N.
22. "	2,30—4,15	1700	560 ⁰	1700	580 ⁰	1700	560 ⁰	1605	580 ⁰	1508	630 ⁰	Sonnenschein.	Schw. SW.
25. "	2—3,15	1700	570 ⁰	1605	570 ⁰	1702	570 ⁰	1606	560 ⁰	1601	600 ⁰	"	Frisch N.
26. "	1,15—2,35	2005	600 ⁰	1908	510 ⁰	2006	570 ⁰	1700	680 ⁰	1606	650 ⁰	"	Schwach O.
27. "	2—3,15	1900	640 ⁰	1800	700 ⁰	1800	640 ⁰	1609	650 ⁰	1802	640 ⁰	"	Ruhig.
28. "	2,25—3,20	2508	450 ⁰	2402	500 ⁰	2502	490 ⁰	2302	510 ⁰	2400	510 ⁰	"	"
2. Juli	2—2,50	1900	690 ⁰	1808	730 ⁰	1905	670 ⁰	1708	760 ⁰	1800	720 ⁰	"	Schwach S.
4. "	1,30—2,30	1690	890 ⁰	1608	820 ⁰	1408	850 ⁰	1400	840 ⁰	1400	840 ⁰	Bewölkt.	Frisch N.
5. "	1—2,30	1400	810 ⁰	1300	710 ⁰	1605	640 ⁰	1303	720 ⁰	1205	810 ⁰	Sonnenschein.	Schwach O.
6. "	1,15—2,30	1708	700 ⁰	1600	730 ⁰	1700	750 ⁰	1500	830 ⁰	1405	810 ⁰	Bewölkt.	Frisch S.
10. "	1,15—2,20	1300	880 ⁰	1205	760 ⁰	1409	820 ⁰	1300	870 ⁰	1103	950 ⁰	Schwach bew.	Schwach O.
11. "	1,30—3	2106	580 ⁰	1902	540 ⁰	2008	630 ⁰	1907	570 ⁰	2000	540 ⁰	"	Frisch W.
12. "	2,20—3,10	2408	640 ⁰	2205	700 ⁰	2505	610 ⁰	2300	570 ⁰	2408	620 ⁰	"	" SW.
13. "	1,50—2,10 3,20—4	1908	870 ⁰	1705	770 ⁰	1707	730 ⁰	1605	790 ⁰	1608	850 ⁰	"	Schwach N.
16. "	2,20—3	1908	650 ⁰	1700	740 ⁰	1901	750 ⁰	1800	750 ⁰	1700	820 ⁰	"	Ruhig.
18. "	2,25—3,10	1705	780 ⁰	1600	760 ⁰	1708	770 ⁰	1605	740 ⁰	1700	780 ⁰	Schwach bew.	Ziendl. fr. N.
19. "	2 2,45—4	2402	690 ⁰	2305	820 ⁰	2700	600 ⁰	2500	600 ⁰	2508	650 ⁰	Sonnenschein.	Ruhig.
20. "	1,20—2,20	2000	660 ⁰	1805	690 ⁰	2000	670 ⁰	2005	650 ⁰	1902	740 ⁰	"	"
21. "	2,10—3,15	1705	630 ⁰	1605	530 ⁰	1805	490 ⁰	1700	530 ⁰	1702	730 ⁰	"	Schwach NW.
25. "	1,25—2,35	1690	790 ⁰	1508	820 ⁰	1800	760 ⁰	1900	670 ⁰	1700	890 ⁰	Fast heiter.	Schwach N.
26. "	1—2,15	1800	790 ⁰	1702	840 ⁰	1702	880 ⁰	1608	870 ⁰	1508	900 ⁰	Bewölkt.	Schwach O.
27. "	2,20—4	1702	620 ⁰	1507	650 ⁰	1602	630 ⁰	1505	660 ⁰	1505	660 ⁰	Heiter.	Frisch N.
28. "	1,50—2,12	1697	—	1408	—	1609	—	1505	—	1507	—	"	"
1. Aug.	1,30—2,45	1605	780 ⁰	1705	750 ⁰	1808	720 ⁰	1602	830 ⁰	1508	810 ⁰	"	Schwach O.
2. "	1,30—2,35	1705	840 ⁰	1705	840 ⁰	1905	770 ⁰	1808	830 ⁰	1700	850 ⁰	Bewölkt.	Frisch SW.
3. "	1,30—3	2005	770 ⁰	1904	770 ⁰	2005	780 ⁰	1807	760 ⁰	1709	880 ⁰	Heiter.	"
4. "	2—3,10	2100	740 ⁰	1902	800 ⁰	2001	780 ⁰	1802	760 ⁰	1805	810 ⁰	"	S.
6. "	1,30—2,45	2002	630 ⁰	1800	730 ⁰	1801	730 ⁰	1802	700 ⁰	1700	710 ⁰	"	SW.

Sommer 1900.

Beob. Tag	Zeit Uhr.	St.		II.		III.		IV.		V.		Witterung
		t ⁰	f.	t ⁰	f.	t ⁰	f.	t ⁰	f.	t ⁰	f.	
8. Aug.	2.10—3	2101	—	2002	—	2102	—	1905	—	1900	—	Sonnenschein. Frisch S.
9. "	1.30—3	1690	810 ₀	1701	839 ₀	1696	839 ₀	1702	780 ₀	1702	790 ₀	Bewölkt. Frisch SO.
10. "	1.30—3.35	1802	580 ₀	1701	700 ₀	1800	680 ₀	1697	730 ₀	1691	690 ₀	Fast heiter. " SW.
11. "	1.30—3	1700	740 ₀	1405	740 ₀	1695	730 ₀	1405	730 ₀	1408	740 ₀	Heiter. Schwach N.
13. "	1.30—2.30	1692	850 ₀	1690	820 ₀	1695	850 ₀	1695	850 ₀	1691	730 ₀	Bewölkt. Ruhig.
14. "	1.45—3	1804	760 ₀	1692	790 ₀	1800	750 ₀	1691	810 ₀	1700	770 ₀	Sonnenschein. Ruhig.
15. "	1.45—3.15	2106	590 ₀	2101	600 ₀	2105	600 ₀	2002	590 ₀	1901	570 ₀	"
17. "	1.45—3	2401	470 ₀	2304	—	2404	—	2103	—	2306	510 ₀	"
18. "	1.12—1.30	2301	—	2104	—	2302	—	1909	—	2102	—	Frisch SW.
20. "	1—1.35	1806	680 ₀	1704	680 ₀	—	—	—	—	—	—	Bewölkt. Schwach O. "
21. "	1.5—2	2100	730 ₀	2100	730 ₀	2101	820 ₀	1900	820 ₀	1803	830 ₀	Sonnenschein. Schwach SO.
24. "	1.40—3.10	2008	790 ₀	2000	800 ₀	2108	780 ₀	2000	810 ₀	1907	820 ₀	Fast heiter. Schwach S.
25. "	1.20	1408	—	1500	—	1500	—	1407	—	1500	—	Bewölkt. Frisch N.
27. "	1.30—3	1502	650 ₀	1306	650 ₀	1501	650 ₀	1206	680 ₀	1304	660 ₀	Heiter. Schwach NW.
28. "	1.30—3	1401	670 ₀	1300	610 ₀	1400	610 ₀	1206	680 ₀	1304	660 ₀	Fast heiter. Frisch N.
31. "	1.15—2.50	1802	700 ₀	1700	670 ₀	1701	720 ₀	1505	730 ₀	1602	750 ₀	Heiter. Schwach O.
7. Sept.	1.30—2.25	709	—	708	—	803	—	807	—	708	—	Fast heiter. Frisch N.
8. "	2—3.50	809	730 ₀	900	630 ₀	809	680 ₀	897	680 ₀	900	710 ₀	Heiter. Frisch NNW.
9. "	1.23—1.42	1202	—	1202	—	1209	—	1100	—	1201	—	" Schw. S.
11. "	12.46—2	1400	750 ₀	1205	750 ₀	1304	720 ₀	1205	780 ₀	1305	730 ₀	Sonnenschein. Frisch NNW.
12. "	1.10—2.30	1405	710 ₀	1407	640 ₀	1409	670 ₀	1500	650 ₀	1500	670 ₀	Bewölkt. Schwach WNW.
13. "	2—2.27	1300	—	1205	—	1207	—	1300	—	1209	—	Heiter. Frisch N.
15. "	2—2.30	1408	—	1400	—	1500	—	1400	—	1406	—	Heiter. Frisch NW.
16. "	2.14—2.32	1106	—	1105	—	1200	—	1009	—	1102	—	" N.
17. "	2.10—2.35	1406	—	1401	—	1402	—	1302	—	1301	—	Nebel. Frisch S.
18. "	12.45—1.3	1200	—	1107	—	1200	—	1108	—	1107	—	Bewölkt. Ruhig.
19. "	2.15—2.40	1300	—	1300	—	1208	—	1200	—	1006	—	" Schw. S.

Zusammenstellung der Beobachtungsergebnisse in
Mittelzahlen.

Sommer 1899.

St.	I.	St.	II.	St.	III.	St.	IV.	St.	V.	Psykr.*)		Zahl von Obser.
t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	
18,5	74,7	17,1	74,5	—	—	—	—	—	—	17,4	65,0	18
17,1	71,8	—	—	18,4	70,3	—	—	—	—	—	—	12
16,8	71,2	—	—	—	—	17,5	72,4	—	—	—	—	13
18,3	74,6	—	—	—	—	—	—	17,0	79	—	—	16

Sommer 1900.

St.	I.	St.	II.	St.	III.	St.	IV.	St.	V.	Psykr.*)		Zahl von Obser.
t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	t	f	
17,32	—	16,44	—	—	—	—	—	—	—	16,72	—	56
17,36	—	16,43	—	17,06	—	16,07	—	16,19	—	16,70	—	55
18,11	70,2	17,13	—	—	—	—	—	—	—	17,70	64,6	44
17,97	70,8	16,98	70,6	18,18	—	16,74	—	16,87	—	—	—	43
17,96	70,8	16,98	70,7	18,10	69,4	16,62	—	16,70	—	—	—	42
18,01	69,9	17,15	—	18,04	—	16,74	—	16,88	72,4	—	—	42
18,00	70,5	17,00	70,4	18,08	69,0	16,65	70,6	16,68	72,9	17,07	64,5	41

Da alle Observationen mit demselben Instrument gemacht worden sind, so sind die Beobachtungen an verschiedenen Standorten nicht gleichzeitig, sondern unmittelbar nacheinander ausgeführt worden, was wohl auf die Mittelzahlen keinen beträchtlichen Einfluß ausgeübt haben kann. Die meisten Beobachtungen sind an schönen, heiteren Tagen und sehr wenige an regnerischen, trüben gemacht worden; da die Unterschiede wohl bei schönem Wetter am größten sind, stellen die mitgeteilten Daten nicht wirkliche Mittelzahlen dar, führen aber zu einer Vorstellung von den relativen Maximaldifferenzen.

Temperatur. Es hat sich gezeigt, daß das offene Feld und der Wacholderbestand am Mittag am wärmsten sind und an Mittelzahl 1° bis 1,4° höhere Temperatur zeigen als die andern Standorte. Die Ursachen hiervon sind teils die sonnenoffene Lage, teils die Trockenheit des Bodens, indem die *Sesleria*-wiese trotz ihrer Lage infolge des feuchten und torfartigen Bodens besonders im Frühling ziemlich kühl ist. Auf der sonnenoffenen Wiese war die Temperatur in einer Höhe von 0,3 m über dem Boden mit wenigen Ausnahmen höher als die von 1,8 m, in welcher Höhe die gewöhnlichen Psychrometerthermometer standen. Die Unterschiede waren gewöhnlich am größten an sonnigen, ruhigen Tagen, am kleinsten an trüben, im Sommer 1900 war der Unterschied bei 56 Observationen im Mittel nur 0,6°. Die übrigen Standorte weisen im Mittel sehr kleine Differenzen untereinander auf.

*) Mittel von gleichzeitigen Psychrometerbeobachtungen.

Luftfeuchtigkeit. Die Feuchtigkeitsbeobachtungen zeigen an den verschiedenen Tagen eine ziemlich große Variation, was wohl teilweise seinen Grund in der Ungleichzeitigkeit der Observationen hat. Die Mittelzahlen dagegen kommen einander sehr nahe. Der Wacholderbestand ist am trockensten, zwischen den dichtstehenden *Mercurialis*-Stengeln im Eschenhain ist die feuchteste Luft beobachtet worden; im Sommer 1900, wo die längsten Beobachtungsserien gemacht worden sind, betrug die größte Differenz nur 3,9 %. Die absolute Feuchtigkeit hatte nach den 41 gleichzeitigen Observationen im Sommer 1900 folgende Werte:

I.	II.	III.	IV.	V.
10,743	9,737	10,535	10,023	10,330.

Diese Daten zeigen, daß der Feuchtigkeitsdruck nahezu parallel mit der Temperatur wechselt. Der große Unterschied zwischen den Standorten I und II, die ganz nahe aneinander liegen, ist folgenderweise zu erklären. Der erste ist bekleidet mit einer reichen, sehr lebhaft transpirierenden Vegetation, der zweite mit einer ziemlich spärlichen und schwach transpirierenden. Man könnte vermuten, daß der Wind derartige Unterschiede verwischen sollte; daß dies aber in Wirklichkeit nicht so ist, dürfte seinen Grund darin haben, daß derselbe nahe am Boden ziemlich schwach ist. Einen ähnlichen Fall von großem Unterschied im Feuchtigkeitsdruck über ungleich schnell wasserverdunstenden und aneinander liegenden Bodenflächen hat E. Hoppe (1) beschrieben. Dieser Verfasser bestimmte mittels des Assmann'schen Aspirationspsychrometers die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft in einer Höhe von 0,3 m über den Probeflächen, welche aus sandigem Lehm bestanden und mit Moos, Streu sowie verschiedenen anderen toten Materialien ebenso mit Rasen bedeckt waren. Er fand die absolute Feuchtigkeit über den toten Bodenbedeckungen nahezu gleich, aber 1 mm (8 %) größer über dem Rasen. Auch waren die Unterschiede am Mittag größer als vor- und nachher. Die Beobachtungen wurden in der Versuchsstation zu Mariabrunn im Juli und August gemacht. Nach Wollny (1) verdunstet der mit vegetierenden Pflanzen bedeckte Boden bedeutend größere Mengen von Wasser als der nackte; Hoppe's Beobachtungen sind ja hieraus erklärlich.

Hieraus ist ersichtlich, daß die Winde beim Verteilen der Temperatur und Feuchtigkeit in den niedrigsten Luftschichten bloß eine untergeordnete Rolle spielen. Von Interesse ist es daher, eine ungefähre Vorstellung zu gewinnen, wie weit die Winde, welche über die großen Wasserflächen ungehindert wehen, in die ungleichen Pflanzenformationen der untersuchten Insel eindringen können. Einige Beobachtungen, die im Sommer 1900 hierüber gemacht worden sind, verdienen hier erwähnt zu werden.

Die Bestimmungen wurden mit einem ziemlich großen Schalenkreuzanemometer ausgeführt und die Observationen in folgender Weise gemacht. Nachdem auf einem geeigneten, für die herrschende Windrichtung offenen Punkte die Geschwindigkeit

keit des Windes an der See bestimmt worden war, wurden auf den fünf verschiedenen Standorten nacheinander fünf Minuten lang Bestimmungen ausgeführt, von welchen die Mittelzahlen nachher berechnet worden sind. In der Tabelle sind die Ergebnisse für sechs Beobachtungstage mitgeteilt worden. Aus den angeführten Werten geht deutlich hervor, daß schon an den offenen Stellen in der Laubwiese der Wind bedeutend abgeschwächt worden war, und daß in die geschlossenen Baumbestände sogar ganz starke Winde kaum eindringen können, und dies noch dazu, trotzdem die Insel von weiten Wasserflächen umgeben ist und keine besonders geschützte Lage hat. Die Observationen sind in einer etwas größeren Höhe vom Boden gemacht worden, als die Feuchtigkeitsmessungen.

Beobachtungen über die Stärke des Windes an den verschiedenen fünf Standorten.

Wind- richtung	Offener Platz	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
NW.	8 m	2 m	1 m	Nahezu still	Nahezu still	Still
WNW.	4 m	Wind- stille	Still	Still	Still	Still
N.	8 m	1 m	Nahezu still	Still	Still	Still
NW.	10 m	3 m	Nahezu still	Still	1 m Nahezu still	Still
N.	7 m	1 m	1 m	Still	still	Still
S.	7 m	1 m	Still	Still	1 m	Still

Die große Übereinstimmung der relativen Luftfeuchtigkeit in diesen verschiedenen Pflanzenformationen ist ein ziemlich unerwartetes Ergebnis, dürfte aber, wie aus den unten angeführten Gründen hervorgeht, durchaus kein Zufall sein. Im Sommer 1899 wurden an noch drei anderen Standorten Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbestimmungen vorgenommen, nämlich in einem Bestand aus Erlen und vielen anderen Laubbäumen, auf einer Wiese mit einer sehr reichen Kräuterflora und auf einem offenen Platze in einem Eschenhain. Die Beobachtungen ergaben dasselbe Ergebnis wie vorher, die Mittelwerte kommen einander sehr nahe und weichen von den vorher gefundenen nur unbedeutend ab. Eine andere gute Stütze für die obige Annahme ist weiter der Umstand, daß die Differenzen zwischen den Lokalitäten in den beiden Jahren 1899 und 1900 nur wenig voneinander abweichen.

Die Feuchtigkeit der Luft in der Pflanzendecke wird augenscheinlich vornehmlich durch zwei Faktoren bestimmt, nämlich durch die Temperatur und die Beschaffenheit des wasserausdunstenden Bodens, und da sowohl die Wärme als auch die

Größe der Wasserverdunstung in einer Laubwiese von oben beschriebener Art ziemlich parallel mit der Beleuchtung wechselt, so sind die gefundenen Ergebnisse ganz erklärlich. Da die ausgewählten Observationspunkte mit Hinsicht auf Lage, Zusammensetzung der Vegetation etc. nichts besonders abweichendes von den gewöhnlichen Verhältnissen darbieten, so will ich auf Grund meiner jetzigen Erfahrung behaupten, daß in den Laubwiesen der Scheeren trotz des starken Wechsels der Vegetation die relative Luftfeuchtigkeit in den verschiedenen Beständen und auf den sonnenoffenen Wiesen durchschnittlich bloß um kleine Werte differiert.

Es fragt sich nun, inwieweit die oben gefundene große Übereinstimmung der relativen Luftfeuchtigkeitswerte durch das maritime Klima der Insel, und zwar in erster Linie durch die hohe Luftfeuchtigkeit und die Winde verursacht worden ist. Ebenso wäre es interessant zu wissen, ob man auch im Binnenlande ähnliche Verhältnisse wiederfinden kann. Zwecks Beantwortung dieser ersten Frage habe ich die Mittelwerte der Beobachtungen an trockenen Tagen berechnet. Als trockene Tage wurden solche angesehen, wo um 2 Uhr nachm. die relative Feuchtigkeit einen Wert von weniger als 60 % betrug¹⁾; es fanden sich in den Sommern 1899 und 1900 achtzehn solche Beobachtungstage. Aus meinen Untersuchungen ergab sich folgendes Resultat:

Die Luft	I	II	III	IV	V
54	65	62	62	65	65.

Es stellte sich also heraus, daß auch an solchen Tagen die ungleichen Pflanzenformationen sehr wenig voneinander abweichen; die erwähnte große Übereinstimmung ist also nicht an eine für unser Klima ungewöhnlich hohe relative Luftfeuchtigkeit gebunden. Was weiter den Wind betrifft, so sind die Scheeren in dieser Hinsicht nicht günstiger gestellt als das Binnenland, da der Wind die Verschiedenheiten in Temperatur und Feuchtigkeit der Luft zu verwischen strebt. Es dürfte daher als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß in Laubwiesen, wo Matten von dichter Gras- und Krautvegetation mit größeren und kleineren Baum- und Strauchbeständen abwechseln, die relative Feuchtigkeit der Luft an den verschiedenen Standorten im Durchschnitt nur um kleine Werte im Mittel differiert. In den Haintälchen haben wir wahrscheinlich, nach den Beobachtungen im Eschenhain zu urteilen, eine höhere Luftfeuchtigkeit als an offenen Wiesen.

Man findet es ganz natürlich, daß im Rasen, zwischen den ausdünstenden Blättern der Gräser und Kräuter eine höhere relative und absolute Luftfeuchtigkeit vorhanden ist als in einer Höhe von 1—2 m über dem Boden. Die Tabelle enthält unter der Rubrik Witterung s. Ableesungen von Psychrometerthermometern,

¹⁾ Nach Hamberg (IV, pag. 326) ist in Uppsala die relative Feuchtigkeit um 2 Uhr mittags im Juli 59 %.

welche gleichzeitig mit den Beobachtungen im Rasen auf der sonnenoffenen Wiese auf Station I vorgenommen worden sind, und läßt also einen Vergleich zwischen der Feuchtigkeit am Boden und derjenigen in einer Höhe von 1,8 m zu. Wir dürfen indessen die gefundenen Werte nicht ohne weiteres miteinander vergleichen, sondern müssen erst eine Diskussion vorausschieken. Durch die Untersuchungen von Aron Svensson (I) und Ekholm (I) ist nachgewiesen worden, daß an der blanken Metallfläche des Hygrometers Crova's der Taupunkt oft zu hoch ausfällt, und daß diese Erhöhung ziemlich regellos erscheint. Um nun zu bestimmen, wie groß die Abweichung der Bestimmungen mit dem Hygrometer Crova's von den gewöhnlichen Psykrometerbeobachtungen ist, wurde im August und September eine Observationsserie aufgestellt. Die Bestimmungen waren in folgender Weise ausgeführt worden: Auf einem Tische unmittelbar unter den Psykrometerthermometern war das Hygrometer aufgestellt worden, zuerst waren jedesmal die Psykrometerthermometer abgelesen worden, dann eine Bestimmung mittels Crova's Hygrometer möglichst schnell ausgeführt, und dann abermals die Thermometer abgelesen worden. Zeigten nun die beiden Bestimmungen mittels des Psykrometers einen Unterschied, was dann und wann geschah, so wurde das Mittel mit der Hygrometerbeobachtung verglichen. Die Tabelle zeigt, daß die Bestimmungen mittels der beiden Instrumente bisweilen ein wenig voneinander abweichen, daß aber in einer längeren Serie die Mittelwerte einander sehr nahe kommen. Eine Gleichstellung beider Bestimmungsarten halte ich daher für zulässig.

Vergleichstabelle zwischen Psykrometer- und Hygrometerbestimmungen.

Beob. Zeit	Psy- krom.	Hy- grom.	Diff.	Witterung
19. Aug. 5,30 p. m.	58 %	58 %	± 0	Schwacher Sonnenschein. Ruhiges Wetter.
20. „ 12,0 m.	45 %	45 %	± 0	Ziemlich bewölk. Schwacher Wind.
23. „ 12,15 p. m.	66 %	66 %	± 0	Bewölk. Windig.
23. „ 12,45 p. m.	64 %	64 %	± 0	„ „ „
24. „ 2,0 p. m.	50 %	51 %	+ 1	Sonnenschein. „ Frischer Wind.
25. „ 2,0 p. m.	68 %	71 %	+ 3	„ „ „
7. Sept. 10,50 a. m.	46 %	48 %	+ 2	„ „ „
7. „ 3,35 p. m.	52 %	52 %	± 0	„ „ „
8. „ 11,45 a. m.	50 %	50 %	± 0	„ „ „
8. „ 1,20 p. m.	52 %	52 %	± 0	„ „ „
9. „ 11,0 a. m.	55 %	54 %	- 1	„ „ „
9. „ 11,30 a. m.	57 %	57 %	± 0	„ „ „
14. „ 2,30 p. m.	72 %	71 %	- 1	Bewölk. Schwacher Wind.
14. „ 2,45 p. m.	71 %	70 %	- 1	„ „ „
24. „ 11,15 a. m.	90 %	89 %	- 1	Sonnenschein. „ Windig. „
Mittel	59,7 %	59,8 %	+ 0,1	

Es zeigt sich bei dem Vergleich, daß dann und wann die Feuchtigkeit im Gras niedriger ist, und zwar nicht unbedeutend als diejenige der darüber liegenden Luftschicht. Die Unterschiede sind so auffallend groß, daß man ihre Ursache nicht allein in den ungleichen Methoden suchen darf. Im Sommer 1899 ist dies viermal, im Sommer 1900 zwölfmal beobachtet worden. In all diesen Fällen, mit Ausnahme von vier (am 16. und 18. August 1899 sowie am 20. und 21. Aug. 1900) ist die absolute Feuchtigkeit indessen größer, bisweilen nicht unbedeutend (z. B. am 6. Juli 1900 um 1,411 mm, am 14. August 1900 um 1,441 mm). Am Boden herrschte dabei eine so hohe Temperatur, daß die relative Feuchtigkeit dadurch niedriger wurde. Die vier anormalen Tage zeigen die ungewöhnliche Abweichung, daß auch die absolute Feuchtigkeit am Boden niedriger sein kann (am 21. August um 0,892 mm, 20. August um 0,725 mm). Da ich nicht glaube, daß dieser Unterschied bloß seinen Grund in einer fehlerhaften Bestimmung des Taupunktes hat, indem auch diese Observationen mit der größten Sorgfalt ausgeführt worden sind, so scheint mir die Behauptung berechtigt zu sein, daß auch am Boden dann und wann eine niedrigere absolute Feuchtigkeit eintreten kann. Ein Vergleich zwischen den gemachten Psykrometer- und Hygrometerbeobachtungen lehrt also, daß die absolute Feuchtigkeit am Boden im Rasen mit seltenen Ausnahmen bedeutend größer ist als in einer Höhe von 1,8 m, und daß im Rasen gewöhnlich die relative Feuchtigkeit auch nicht unerheblich höher ist, im Mittel Sommer 1900 5,6%. Diese Behauptung gilt natürlich bloß für die Mittagsstunden an schönen Sommertagen, weil an anderen Tagen Beobachtungen noch nicht gemacht worden sind.

Die Forstmeteorologie hat sich viel mit Untersuchungen über Temperatur und Feuchtigkeit der Luft auf freien Plätzen und in geschlossenen Baumbeständen beschäftigt. Die hierbei gewonnenen Daten geben eine höhere, relative Feuchtigkeit der Luft für die Waldbestände als für die freien Plätze an. Die gefundenen Unterschiede sind indessen sicher nicht unbeträchtlich zu groß, indem bei der angewandten Aufstellung der Thermometer der Einfluß des Windes und der Strahlung sich geltend gemacht hat. Beobachtungen, die mit dem Assmann'schen Aspirationspsykrometer gemacht worden sind, wo diese störenden Einflüsse abgehalten worden waren, haben im Vergleich mit den Psykrometerbeobachtungen viel größere Übereinstimmungen zwischen freien Plätzen und Waldung gezeigt. In vielen Fällen sind die vorher gefundenen Differenzen zu Kleinigkeiten reduziert worden (siehe Schubert I). Da ich keine Versuche über die Transpiration der Bäume angestellt habe und aus den hier angeführten Gründen die Unterschiede wahrscheinlich sehr unbedeutend sind, so habe ich von Untersuchungen über die noch höhere Luftschicht innerhalb der Baumbestände Abstand genommen.

Kap. V. Einige Bemerkungen über die Humusbildung.

In einem früheren Kapitel ist die Bedeutung des Humus für die Verbreitung vieler Pflanzen erwähnt worden, meine eigenen Untersuchungen sind zwar noch von sehr unbedeutender Art, da aber derartige Untersuchungen von Laubwiesen noch nicht vorliegen, so dürfte ein Bericht meiner Beobachtungen hier seinen Platz finden.

Die Humusbildung ist bekanntlich als eine Oxydation, d. h. als eine Verbrennung der organischen Abfallsmassen anzusehen: als Endprodukte zeigen sich dann Wasser, Kohlensäure und Ammoniak. Es entstehen bei diesem Prozeß sehr verschiedene Zwischenbildungen, die Humusarten, die für die Vegetation von eminenter Bedeutung sind. In chemischer Hinsicht sind diese noch so gut wie unerforscht, vorläufig hat man sich dahin geeinigt, zwei Arten Humus auf trockenem Boden zu unterscheiden, nämlich Mull (milder Humus) und Torf (dänisch: Mor). Da eine Menge Faktoren, wie Temperatur und Feuchtigkeit, das Tier- und Pflanzenleben des Bodens, die chemische Beschaffenheit der verwesenden Pflanzenteile etc. auf die Humusbildung einwirken, so ist es ganz natürlich, daß eine Reihe verschiedener Zwischenformen dieser zwei Hauptarten in der Natur auftreten. In chemischer Hinsicht unterscheiden sich diese dadurch, daß der Mull neutral reagiert, während der Torf freie organische Säuren, Humin- und Ulminsäure, enthält.

Die sonnenoffenen Wiesen, die durch *Geranium silvaticum*, *Primula officinalis* u. a. charakterisiert sind, zeigen gewöhnlich ein Bodenprofil von folgendem Aussehen. Zu oberst befindet sich eine 3—4 cm mächtige Schicht aus ganz zähem Grastorf, der weiter unten mullartig und mit Sand gemischt wird, sich 7—8 cm tief in den Boden erstreckt und 8—9 % organische Reste enthält. Darunter liegt ein 10—15 cm mächtiges Lager grauweißen Sandes, der auf rotbraunem, ziemlich festem Kies ruht, welcher allmählich in den Untergrund übergeht. Dasselbe Aussehen hat das Bodenprofil in den lichterem Wacholderbeständen.

Die *Sesleria*-Wiesen dagegen geben Anlaß zu einer nicht unbeträchtlichen Torfbildung, die als eine 7—10 cm mächtige Schicht sich von dem darunterliegenden weißen, feinen Sand scharf abgrenzt, der Torf enthält 20—22 % organische Reste. Der Sand unter dem *Sesleria*-Torf zeigt keine Farbenveränderungen in verschiedenen Höhen, hat eine Mächtigkeit von 40—60 cm und ruht auf Ton. In sehr kleinen Mulden in den Kieslagern besteht die Vegetation aus ausgeprägten Hydrophyten, wie *Carex vesicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lythrum salicaria*, *Mentha arvensis*, *Caltha palustris* u. a., die eine ganz bedeutende Torfbildung hervorrufen können, die Torfschicht erreicht eine Höhe von 25—30 cm, ist von dem darunterliegenden Sande scharf abgegrenzt und enthält zwischen 85—90 % organische Bestandteile.

Die Haselstrauch- und Eschenhaine beherbergen eine ausgeprägte Humusflora. Nach den ausgezeichneten Untersuchungen P. E. Müller's (I) sind sowohl Mull als auch Torf durch ihre spezielle Vegetation gekennzeichnet, und viele Pflanzen können als „Leit“pflanzen für Mull, andere für Torf angesehen werden. Der Buchenmull hat einen Gehalt von 7—8 % anorganischer Reste, der Buchentorf einen solchen von 30—40 %.

Die Humusschicht in den Hasel- und Eschenhainen ist gewöhnlich von einem lose liegenden Lager von verwesenden Blättern, Zweigen und dergleichen bedeckt und erreicht eine Mächtigkeit von 9—15 cm. Im obersten Teile besteht der Humus so gut wie ausschließlich aus vermodernden, organischen Resten, in den unteren ist er mit Sand gemischt. Das Humuslager ist besonders in den Eschenhainen, durch die nach allen Richtungen sich ausbreitenden Wurzeln fest eingewebt und hat im Vergleich mit dem Buchenmull eine zähere Beschaffenheit. Der Gehalt an organischen Resten ist besonders groß, in den Haselhainen bis über 40 %, in den Eschenhainen etwa 40 %.

Die Humusbildungen in den Eschen- und Haselhainen dürften dem mullartigen Torf, den P. E. Müller (I. pag. 37—41) beschrieben hat, am nächsten kommen und sind vielleicht als eine Übergangsbildung zwischen Torf und Mull (vergl. P. E. Müller I, pag. 42—43) anzusehen, um so mehr als sie eine schwach saure Reaktion zeigen. Die organischen Reste sind, wenn wir die untersten Schichten ausnehmen, sehr unvollständig mit den mineralischen Bestandteilen des Bodens vermischt. Regenwürmer sind überhaupt sehr spärlich, denn trotz fleißigen Grabens sind nur wenige anzutreffen gewesen. Inbezug auf die Vegetation ist es bemerkenswert, daß wir hier ein inniges Gemisch zwischen ausgeprägten Mull- und Torfpflanzen finden. Als Repräsentanten der ersteren Art sind *Mercurialis perennis*, *Anemone nemorosa*, *Milium effusum*, *Adoxa moschatellina*, *Allium ursinum*, als solche der letzteren sind *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium* zu nennen. In den Haselhainen hat auch der Boden eine ausgeprägte Neigung zur Torfbildung, denn hier und da finden sich kleine Rasenflächen von *Deschampsia flexuosa* mit Heidelbeeren, und die Humusschicht hat da einen völlig torfartigen Charakter angenommen.

Wenn die Fichte in die Laubwiesen hinein dringt, wird der Boden allmählich von den schwer verwesenden Nadeln bedeckt. Diese werden von Mycelfäden innig miteinander verbunden und bilden eine bis 10 cm dicke Schicht, die den alten, mehr mullartigen Boden bedeckt, in welchem noch die Wurzelstöcke von *Anemone nemorosa*, *Dentaria bulbifera* u. a. umherkriechen und einige dünne, bleichgrüne Blätter entwickeln. Wenn in solchen Beständen gelichtet wird, ist dieser Boden sogleich bereit, eine reiche Humusflora aus *Anemone nemorosa*, *Stachys silvatica*, *Dentaria bulbifera*, *Milium effusum* u. a. zu nähren.

Ein näheres Studium der Humusbildungen und ihrer Flora in den schwedischen Wäldern wäre ohne Zweifel eine sehr

lohnende Aufgabe, die sowohl praktisch als auch theoretisch wichtige Resultate liefern würde.

Kap. VI. Lichtbedürfnis der Bäume, Regelung der Sproßbildung und Reinigung der Krone, Lichtgenuß der Pflanzen in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen.

Durch die Einführung der Bunsen-Roscoe'schen Lichtmessungsmethode in die Biologie infolge der bekannten Vereinfachungen Wiesner's hat man in der Pflanzengeographie ein wertvolles Mittel gewonnen, ungleiche Pflanzenstandorte in bezug auf den Lichtgenuß ziemlich genau zu charakterisieren: von dem bloßen Schätzen nach Augenmaß ist man ein bedeutendes Stück vorwärts gekommen zu sorgfältigen Messungen. Die Methode stützt sich bekanntlich auf das Schwärzen des Chlorsilbers im Lichte.

Die Strahlen verschiedener Wellenlängen haben aber einen ungleichen, physiologischen Wert, während die Wachstums- und Bewegungsvorgänge (Phototonus, Photomorphosen, Phototropismus, Phototaxis, Plasmabewegungen etc.) und möglicherweise auch die Bildung von Eiweißstoffen (Laurent et Marchal I) in erster Linie von den stärker brechbaren Strahlen beeinflusst werden, sind bei der Kohlensäureassimilation hauptsächlich die schwächer brechbaren wirksam. Das Schwärzen des Chlorsilbers stellt jedoch nur einen Spezialfall der chemischen Wirkung des Lichtes dar, es sind hierbei vornehmlich die blauen und violetten Strahlen tätig. Es dürfte bei dem ersten Betrachten scheinen, als ob die Bestimmungen mittels dieser Methode nur einen beschränkten Wert hätten und für die Schätzung der Assimilationsbedingungen gar keine eigentliche Anwendung finden könnten. Unter gewissen Voraussetzungen ist es jedoch möglich, eine Beziehung herauszufinden, was weiter unten dargetan werden soll.

Die verschiedenen Strahlen des Sonnenlichtes finden bekanntlich eine sehr ungleiche Absorption in der Atmosphäre, die längeren Wellenlängen werden viel leichter, die kürzeren weniger leicht durchgelassen; je nach dem Sonnenstande und der Höhe der Atmosphäre hat das Licht also eine ungleiche Zusammensetzung. Die Resultate aus den Bestimmungen der blauen und violetten Strahlen an verschiedenen Punkten der Erde und bei ungleicher Sonnenhöhe lassen also keinen Vergleich zu in betreff auf das respektive gesamte Tageslicht, was jedoch möglich ist, wenn die Unterschiede in Zusammensetzung des Lichtes innerhalb der Fehlergrenze der Methode zu liegen kommen. Eine Veränderung der Zusammensetzung erleidet auch das Licht beim Durchgang durch pflanzliche Medien: das Licht, welches bereits ein Blatt passiert hat, kann oft z. B. nicht in einem zweiten Stärkebildung erzeugen (Nagamatsz). Man könnte also vermuten, daß das Licht z. B. in dichten Baumbeständen eine andere Zusammensetzung als auf dem freien Felde hätte. Nach

den Untersuchungen, die Wiesner zusammen mit Linsbauer (Wiesner IV pag. 8—13) angestellt hat, beträgt jedoch das durch Absorption und Reflexion veränderte Licht bloß einen verschwindenden Anteil vom gesamten diffusen Licht unterhalb einer Baumkrone, spielt also keine große Rolle. Das direkt eingeströmte diffuse Licht überwiegt nämlich so bedeutend das durch Absorption veränderte, daß letzteres bei den angewandten Methoden übersehen werden kann. Wiesner wendet daher seine Methode an, um das Verhältnis des diffusen Lichtes auf einem Pflanzenstandorte zum gesamten Tageslichte zu bestimmen, welche Bestimmung demnach sowohl für die kürzeren als auch für die längeren Wellenlängen innerhalb der Fehlergrenzen der Methode zulässig ist. Nur wenn der Lichtgenuß im Schatten so tief sinkt, daß er bloß $\frac{1}{80}$ von dem gesamten Tageslichte beträgt, hat Wiesner eine Veränderung in der Zusammensetzung des Lichtes wahrnehmen können; die Bestimmungen von Lichtstärken unterhalb dieses Wertes sind also immer etwas fehlerhaft.

Aus obigem Grunde sehe ich es als berechtigt an, die Methode auch für das ungefähre Schätzen der bei der Assimilation wirksamen Strahlen anzuwenden. Eine Lichtmessungsmethode für diese Aufgabe direkt sollte übrigens ganz in erster Linie die Helligkeitsverhältnisse berücksichtigen, weil die sogenannte sekundäre Assimilationskurve, die für die assimilatorische Gesamtleistung ein Ausdruck ist, mit der Helligkeitskurve nahezu parallel geht und nicht etwa mit der Engelmann'schen Absorptionskurve. Die sekundäre Assimilationskurve kann jedoch je nach den ungleichen äußeren Bedingungen einen verschiedenen Verlauf nehmen und es dürfte daher mit vielen Schwierigkeiten verbunden sein, diese genau festzustellen und eine für diesen Zweck geeignete Methode ausfindig zu machen.

Meine Lichtbestimmungen haben hauptsächlich zum Ziel gehabt, einigermaßen anwendbare Zahlenwerte für die verschiedenen Beschattungsverhältnisse der untersuchten Laubwiesen zu sammeln. Die dazu erforderlichen Untersuchungen machten natürlich Bestimmungen des gesamten Tageslichtes nötig, wobei sich ein kleiner Beitrag zur Kenntnis des Lichtklimas der untersuchten Gegend herausstellte. Fortlaufende, regelmäßige Observationen hierüber liegen indessen nicht vor. Diese Beobachtungen dürften jedoch von einigem Werte sein, und darum werden die Mittelzahlen für die Monate Juli und August von klaren, wolkenfreien Tagen von der Mittagszeit $\frac{1}{2}12$ — $\frac{1}{2}1$ Uhr hier mitgeteilt, gleichzeitig sind die entsprechenden Mittelwerte von Wien nach Wiesners zweijährigen Beobachtungen beigelegt worden. (Wiesner VI).

	Skabbholmen:	Wien:
1.—15./7.	0,999	1,273
15.—31./7.	0,944	1,258
1.—15./8.	0,823	1,245

Aus diesen wenn auch wenigen Beobachtungen geht ganz deutlich hervor, daß die Maxima im Vergleich zu dem Lichtklima Wiens bedeutend zurückstehen. In Wien war das höchste beobachtete Maximum im Juli 1,500, auf Skabbholmen 1,226; nach Wiesner's Berechnungen (V pag. 63) soll die chemische Intensität des Sonnenlichtes in Christiania am 21. Juni 12^h bei völlig klarem Wetter 1,150 betragen, ein Wert, der von dem auf Skabbholmen beobachteten nicht wesentlich abweicht.

Der wechselnde Lichtgenuß in den Laubwiesen wird so gut wie ausschließlich durch die Vegetation selbst bestimmt, die Konfiguration des Bodens spielt dabei keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle. Es sind die Bäume und Sträucher selbst mit ihrem ungleichen Lichtbedürfnis, welche die wechselnde Beleuchtung der niedrigen Pflanzen verursachen.

Das Lichtbedürfnis der Bäume tritt nicht allein durch den dichteren oder lichterem Stand der einzelnen Individuen, sondern auch durch die Verzweigungsverhältnisse der Kronen zu Tage, indem diejenigen Bäume, welche mehr Schatten vertragen können, eine dichtere, diejenigen, welche mehr Licht lieben, eine dünnere Krone haben. Das Lichtbedürfnis läßt sich hierbei unter anderem durch einen Vergleich des Innenlichtes der Krone mit dem Außenlicht ganz gut bestimmen. Am Mittag, wenn die Sonne am höchsten steht, beträgt der relative Lichtgenuß im Innern der Krone ein Minimum, das nach den Untersuchungen Wiesner's für jede Art innerhalb gewisser Grenzen charakteristisch ist und nach einem gewissen Alter des Baumindividuum konstant bleibt. In den drei Sommern 1899—1901 sind an klaren Sommertagen eine Reihe Bestimmungen gemacht worden, um die wichtigsten Bäume in dieser Hinsicht zu studieren. Hierfür wurden im allgemeinen freistehende, einzelne Bäume gewählt. Zum Vergleich mit meinen eigenen Beobachtungen werden einige Daten aus Wiesner's Untersuchungen bei Wien mitgeteilt: (Wiesner IV. pag. 52.)

	Skabbholmen.	Wien.
<i>Fraxinus excelsior</i>	$\begin{array}{r} 1 \quad 1 \\ 5,2 \text{ — } 6,1 \end{array}$	$\begin{array}{r} 1 \\ 5,8 \end{array}$
<i>Sorbus aucuparia</i>	$\begin{array}{r} 1 \quad 1 \\ 5,2 \text{ — } 8 \end{array}$	—
<i>Betula verrucosa</i>	$\begin{array}{r} 1 \quad 1 \\ 7 \text{ — } 8 \end{array}$	$\begin{array}{r} 1 \\ 9 \end{array}$
<i>Pinus silvestris</i>	$\begin{array}{r} 1 \quad 1 \\ 9 \text{ — } 10 \end{array}$	$\begin{array}{r} 1 \text{ }^1) \\ 11 \end{array}$
<i>Populus tremula</i>	$\begin{array}{r} 1 \\ 8,8 \end{array}$	—
<i>Sorbus succica</i> ²⁾	$\begin{array}{r} 1 \\ 15,8 \end{array}$	—

¹⁾ Bestand aus *P. Laricio* und *nigra*.

²⁾ Sehr schönes Individuum mit einer großen abgerundeten Krone.

	Skabblholmen.	Wien.
<i>Acer platanoides</i> ¹⁾	$\frac{1}{14} - \frac{1}{17}$	—
<i>Juniperus communis</i>	$\frac{1}{19} - \frac{1}{21}$	—
<i>Corylus avellana</i> ²⁾	$\frac{1}{18} - \frac{1}{20}$	—
<i>Quercus robur</i> ³⁾	$\frac{1}{19} - \frac{1}{21}$	$\frac{1^4)}{26}$
<i>Picea excelsa</i>	$\frac{1}{28} - \frac{1}{33}$	—

Unter ungleichen äußeren Verhältnissen wechselt das Lichtbedürfnis der Bäume nicht unwesentlich; daß jedoch Werte, die auf sehr weit voneinander getrennten Orten gefunden worden sind, einander ziemlich nahe kommen können, zeigen meine Ziffern in Vergleich mit denen von Wiesner. Dasselbe Ergebnis habe ich erhalten bei Lichtbestimmungen von vier Baumarten bei Fågelsjö in der Filialgemeinde Hamras, zu Loos' Kirchspiel in Helsingland gehörig, mitten in einem wahren Waldgebiet des südlichsten Teiles von Norrland.

<i>Betula verrucosa</i> ⁵⁾	$\frac{1}{5,8} - \frac{1}{8}$
„ <i>odorata</i>	$\frac{1}{7} - \frac{1}{8}$
<i>Populus tremula</i>	$\frac{1}{6} - \frac{1}{8}$
<i>Sorbus aucuparia</i>	$\frac{1}{6} - \frac{1}{9}$

Wiesner hat durch eine Reihe von Untersuchungen das Zustandekommen dieses Lichtminimums in der Krone aufzuklären versucht. Die Entwicklung der Krone ist mit dem Absterben und Abwerfen von Sprossen oder ganzen Sproßsystemen auf das innigste verknüpft und diese Regelung der Laubspößbildung verläuft auf eine verwickelte, sicherlich noch nicht völlig klar-gestellte Weise.

Daß die Vermehrung der Laubspresse eines Holzgewächses nicht in den durch die Organisation der letzteren gegebenen geometrischen Verhältnissen vor sich geht, sondern früher oder später eingeschränkt wird, ist schon lange bekannt. Wenn wir

¹⁾ Nur kleine, junge Bäume sind untersucht worden.

²⁾ Einzeln stehende Sträucher auf dürrem Boden mit lichtem Laubwerk.

³⁾ Schöne Individuen in besonders gutem Boden.

⁴⁾ *Quercus pedunculata*.

⁵⁾ Sehr schöner, großer Baum.

uns vorstellen, daß ein Baum bei jedem Jahressproß dieselbe Zahl (p) Knospen entwickelt, so würde, wenn alle Knospen zur Entwicklung kämen, in n Jahren die Zahl von Terminal- und Axillarsprossen den Wert von

$$(p + 1)^{n-1}$$

erreichen, was sich leicht berechnen läßt. Indessen kommen bei weitem nicht alle Knospen zur Entwicklung, die am günstigsten gestellten werden entwickelt, während die anderen früh oder später absterben oder zur Ruhe gehen. Ein Beispiel wird hier aus Wiesner's Arbeiten entnommen. Ein zehnjähriger Birkenast, der an jedem Sprosse nur zwei Axillarsprosse alljährlich erzeugt, müßte 19683 Laubsprosse besitzen, tatsächlich aber wurden nur 238 gezählt. Mit diesem Absterben der Laubsprosse geht ein Einschränken der Zweigordnungen parallel; eine hundertjährige Eiche müßte 99 Zweigordnungen besitzen, tatsächlich aber werden gewöhnlich nur 5—6 beobachtet. (Wiesner IV, p. 71).

Im allgemeinen ist bei unseren Laubbäumen die Zahl der faktisch vorhandenen physiologisch, nicht morphologisch gegebenen¹⁾ Zweigordnungen ganz klein und steht hinter dem, was theoretisch möglich wäre, bedeutend zurück. Die höchste, von mir beobachtete Zahl ist 8, bloß bei durch Baumschnitte geschädigten Individuen ist eine höhere Zahl wahrgenommen worden. Unter den in den Laubwiesen wichtigeren Bäumen sind in den Herbst 1902 und 1903 die Zahl der Zweigordnungen bei folgenden gezählt worden²⁾:

- Prunus padus* — 5,
- Tilia ulmifolia* — 6—7,
- Corylus avellana* — 6—7,
- Ulmus montana* — 6—7 (8),
- Fraxinus excelsior* 6—7,
- Betula verrucosa* — (6) 7—8,
- Quercus robur* — 6—7,
- Acer platanoides* — 6—7 (8),
- Alnus glutinosa* — 6.

Durch das Einschränken der Zweigordnungen und das Absterben gewisser Knospen und Zweige kommt die für das Ausnutzen des Lichtes geeignete Form der Baumkrone zustande, die wir tatsächlich vorfinden, anstatt des hexenbesengleichen Gewirrs, das entstehen würde, wenn alle Knospen und Sprosse zur Entwicklung kämen. Das Licht ist neben anderen Faktoren dabei in zweifacher Weise nach den Wiesner'schen Untersuchungen wirksam. Teils kommen viele Knospen infolge ungenügender Beleuchtung nie zur Entwicklung, teils wird die normale Weiterentwicklung der Sprosse gehemmt. Weiter tritt

¹⁾ Ein durch sympodiale Verzweigung entstandenes Zweigsystem wird hier als eine Zweigordnung gerechnet.

²⁾ Der Schaft des Baumes ist, in Übereinstimmung mit den Wiesner'schen Beobachtungen, nicht mitgezählt worden. Die Observationen sind in der Nähe von Stockholm gemacht worden.

ein Einschränken der Laubspresse ein durch den morphologischen Aufbau der Sprosse¹⁾, nämlich durch Blütenbildung, sympodiale Verzweigung und anderweitiges Absterben des Haupttriebes bei dekussierter Blatt- und Zweiganordnung.

Wenn durch diese Untersuchungen Wiesner's das Problem der Zweigbildung und des Aufbaues der Baumkrone wahrscheinlich noch nicht völlig gelöst ist, so sind seine Daten doch von größtem Interesse. Zu den wichtigsten Tatsachen gehören seine Beobachtungen über die Birke, bei welcher die Zweigbildung innerhalb der Krone bereits bei einem ziemlich hohen Lichtgenuß, der für eine lebhaft Assimilation sehr gut ausreicht, schon eingeschränkt wird. Über die Beziehung der Assimilation zum Absterben und Abwerfen der Zweige im Innern der Laubkrone, ein Thema, das zu den wichtigsten in der Physiologie der Bäume gehört, sind von mir vielfach Untersuchungen eingeleitet worden.

Von den unten genannten Arten habe ich im allgemeinen eine Mehrzahl Individuen beobachtet, die ein gut übereinstimmendes Ergebnis gegeben haben. Die Assimilationsintensität wurde mit Sachs' Jodprobe bestimmt.

Fraxinus excelsior; mit diesem Baum sind sehr zahlreiche Versuche gemacht und mehrere Individuen sind genau untersucht worden. Die Blätter erzeugen sehr lebhaft Stärke, und die in Abendstunden gepflückten Blätter werden durch Behandeln mit der Jodprobe metallisch glänzend schwarzblau gefärbt. Ein Unterschied zwischen den äußeren und den innersten Blättern der Baumkrone ist nicht zu beobachten, wenn nicht bisweilen die inneren Blätter eine stärkere Farbe zeigen. Dasselbe gilt auch bei *Sorbus aucuparia*, welcher Baum mehrfach untersucht worden ist; selbst auch bei großen Individuen, wo die Reinigung der Krone schon sehr weit fortgeschritten ist, habe ich dieselben Verhältnisse wiedergefunden. Die Birke (*Betula verrucosa*) kommt diesen Arten sehr nahe, die inneren Blätter sind ein wenig minder reich an Stärke als die äußeren, die Unterschiede sind jedoch sehr klein. Diese drei Bäume, die Esche, die Eberesche und die Birke, bilden zusammen eine Gruppe, welche sich durch eine sehr gleichmäßige Verteilung der Assimilationstätigkeit in der Baumkrone auszeichnet.

Schon der Ahorn weicht von diesen Bäumen ab, es ist ein gewiß nicht großer, jedoch ganz deutlicher Unterschied zwischen den äußeren und inneren Blättern vorhanden, die letzteren sind nicht so reich an Stärke wie die ersteren. *Alnus glutinosa*, *Pyrus malus* und *Pyrus malus* β *mitis* zeigen mit Ahorn übereinstimmende Erscheinungen. Bei *Sorbus suecica* werden die Unterschiede schon ausgeprägter: während die äußeren Blätter beim Behandeln mit der Jodprobe metallisch glänzend schwarz gefärbt werden, sind die inneren nur schwärzlich bis mattschwarz gefärbt. *Quercus robur* kommt diesem Baume sehr nahe, nur sinkt die Assimilationstätigkeit der inneren Blätter noch weiter, indem

¹⁾ Vergl. auch Kjellman II.

sie bloß hellgelb oder ledergelb werden, d. h. sie enthalten keine oder sehr wenig Stärke. *Corylus avellana* zeigt dieselben Verhältnisse, wenn auch noch ausgeprägter: eine ganz bedeutende Herabsetzung der Assimilation innerhalb der Krone ist stets zu beobachten, jedoch unter ungleichen Bedingungen mehr oder minder weit fortgeschritten. Bei Sträuchern auf magerem Boden, die noch ziemlich liches Laubwerk besitzen, enthalten die inneren Blätter einen nicht unbedeutenden Stärkegehalt, wo aber die Haselsträucher auf gutem Boden sich dichter zusammenschließen, geht die Verminderung der Assimilation sehr weit, sodaß die innersten Blätter nur wenig oder sogar keine Stärke bilden, während die äußeren immer große Mengen davon aufspeichern. Einige Beispiele mögen dies weiter beleuchten.

Am 12. Juli 1900 wurden auf Lidö mehrere Haselstrauchgruppen untersucht. Die äußeren, dem vollen Sonnenlicht ausgesetzten Blätter zeigten am Abend einen großen Reichtum von Stärke und in solchen äußeren Teilen der Krone, wo nur diffuses Licht Zutritt hatte, waren die Blätter genau ebenso reich daran. Die Jodprobe zeigte ein Maximum des Stärkegehalts. In inneren Teilen der Kronen war stets eine Herabsetzung der Assimilationsfähigkeit zu beobachten, aber in ungleichem Grade vorgeschritten, wie aus unten angeführten Daten hervorgeht.

1. Strauchgruppe auf freiem Felde. Mittagsminimum innerhalb der Gruppe $\frac{1}{32}$. Die inneren Blätter zeigen einen Gehalt von 2—3¹⁾.
2. Dichter Bestand auf besserem Boden. Mittagsminimum $\frac{1}{51}$. Stärkegehalt der inneren Blätter 1—2.
3. Dichter Bestand auf besserem Boden. Mittagsminimum $\frac{1}{59}$. Stärkegehalt der Blätter 1—2.

Von *Fraxinus excelsior* und *Sorbus aucuparia*, wo auch die innersten Blätter lebhaft assimilieren, gibt es also einen allmählichen Übergang zu *Corylus avellana*, deren innere Blätter fast gar keine oder nur sehr wenig Stärke erzeugen. Die Verschiedenheiten in der Assimilationstätigkeit der Blätter hängen, wie aus den mitgeteilten Daten hervorgeht, auf das innigste mit dem Lichtgenuß im Innern der Krone zusammen.

Das Absterben gewisser, weniger stark beleuchteter Zweige ist also eine Erscheinung, die bei den ungleichen Bäumen unter sehr verschiedenen, physiologischen Umständen stattfindet; bei der Esche, Eberesche, der Birke, tritt es schon ein, wenn die Blätter noch völlig ernährungstätig sind, bei der Hasel ist dagegen die Assimilationsarbeit stark herabgesetzt.

¹⁾ Über die Bedeutung dieser Ausdrücke siehe Näheres im nächsten Kapitel (p. 380).

Bei der letzterwähnten Pflanze spielt wahrscheinlich die herabgesetzte Wirksamkeit der Blätter eine wichtige Rolle; das Blatt ist sehr angewiesen auf seine Assimilationstätigkeit (Vöchting I, Jost I), hört es infolge des Lichtmangels oder des Kohlensäuremangels auf zu assimilieren, so erreicht es nicht seine normale Entwicklung und fristet sein Dasein nur kurze Zeit. Während trüber, regnerischer Tage, wenn das Licht schwach ist, vergilben oft die Blätter in der Krone und fallen ab und verursachen so das Vertrocknen und Absterben der Zweige. Bei den Bäumen mit den lichten Kronen, wo die Assimilationstätigkeit der Blätter sehr gleichmäßig verteilt ist, kann dieser Faktor indessen nicht tätig sein. Möglich ist, daß bei diesen, wie aus Wiesner's Untersuchungen hervorzugehen scheint, die Weiterentwicklung der Sprosse ungewöhnlich hohen Lichtgenuß erfordert. Ohne diese schwierige Frage beantworten zu können, will ich jedoch auf einige Verhältnisse aufmerksam machen. Wenn wir bloß das Licht und den morphologischen Aufbau der Sprosse beim Lösen dieses Problems in Betracht ziehen, sind sicherlich nicht alle hierbei tätigen Kräfte berücksichtigt worden. In erster Linie hat man auch die Korrelation zwischen verschiedenen Zweigsystemen zu berücksichtigen; ein Baum ist nicht als ein völlig harmonischer Organismus zu betrachten, vielmehr stehen die einzelnen Zweige und Zweigsysteme in Konkurrenz miteinander, einige, nämlich die in der Baumkrone am günstigsten exponierten, werden auf Kosten anderer befördert. Diese Korrelation ist von Kjellman bei seinen Studien über die nordischen Bäume (II) vielfach berücksichtigt worden, und was das Austreiben der Knospen betrifft, so hat Jost (II) bei der Buche in allerschönster Weise Korrelationen nachgewiesen. An einem verdunkelten Zweige an der Buche unterbleibt nämlich das Austreiben der Knospen, was indessen an von der Mutterpflanze getrennten Zweigen auch im Dunkeln stattfindet, die belichteten Knospen verhindern also die Entwicklung der verdunkelten. Wie man den Vorgang dieser Korrelation aufzufassen hat, ist eine offene Frage; ob man hier von ungleichen, organbildenden Stoffen im Sinne Sachs', welche seitens der belichteten Knospen von den unbelichteten weggezogen werden, oder von einer Art Reizleitung sprechen darf, ist mit unserer jetzigen Kenntnis dieser Erscheinungen nicht zu entscheiden.

Derartige Korrelationen dürften in vielen Hinsichten bei dem Aufbau der Baumkrone mitwirken und vielleicht können sie eine Erklärung für das Absterben gut belichteter Sprosse abgeben. In vielen Fällen dürfte es sich auch um Nahrungsströme innerhalb der Krone handeln, und die Verzweigung des Haselstrauchs gibt in dieser Hinsicht sehr wichtige Aufschlüsse. Dieser Strauch hat bekanntlich zwei Arten von Sprossen, nämlich teils ausgeprägt dorsiventrale, mit zweizeilig angeordneten Blättern, die den Hauptteil der Krone bilden, teils orthotrope Sprosse mit radiären Blättern (nach $\frac{1}{3}$). Diese letzteren bilden sich an

der Basis großer Sträucher und fahren fort, den ganzen Sommer hindurch zu wachsen, erst Ende August schließen sie ihre Entwicklung ab; die Blätter werden sehr breit und groß, ihr Assimilationssystem ist aber ganz kümmerlich entwickelt (siehe weiter Kap. VIII pag. 403), oft tritt keine Stärkebildung in den Chloroplasten ein. Trotzdem erhalten die Sprosse eine gute Ausbildung und verholzen mit Ausnahme des obersten Teiles genügend, um überwintern zu können und zum Aufbau der Krone beizutragen. Diese erweisen sich deutlich als vom Wurzelsystem und wahrscheinlich auch von den anderen Zweigen besonders kräftig ernährte Sprosse. Ihre Entwicklung verläuft indessen bei einem Lichtgenuß von oft bloß $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$, bisweilen noch weniger vom gesamten Tageslicht, bei welchem die übrigen Sprosse verkümmern und deren Blätter nicht ihre volle Größe erreichen, denn schon bei einem Lichtgenuß von $\frac{1}{30}$ werden diese gehemmt. Es

scheint mir dies ein Beweis dafür zu sein, daß bei guter Nahrung (in diesem Fall nur für einen Sproß) die Entwicklung der Organe weniger Licht erfordert, als bei beschränkter Nahrungszufuhr.

Dasselbe finden wir wieder, wenn wir die Bäume und Sträucher auf ungleichen Bodenarten betrachten. Schon die angeführten Beobachtungen lehrten, daß auf gutem Boden die einzelnen Individuen sich dichter stellen und ihre Kronen dichter werden als auf mageren. Die Erfahrung der Forstleute und Gärtner geht in derselben Richtung, und Ramann (I pag. 299—300) spricht sich nach einer Darlegung der Bedeutung des Lichtes für den Baum folgendermaßen aus: „Demgegenüber ist nun festzuhalten, daß alle Baumarten sich auf besseren Böden geschlossener halten, als auf geringeren. Das Maß des Lichteinfalls ist in unseren Gebieten ein sehr einheitliches und nur von der Neigung und Richtung der Flächen abhängig. Würde die Belichtung maßgebend sein, so müßten sich die Lichtholzarten auch auf den verschiedenen Bodenarten gleichmäßig licht stellen. Es geschieht dies aber nicht. Schon hieraus ist ohne weiteres zu schließen, daß andere Einwirkungen, sowohl individuelle Veranlagung, wie auch namentlich die Deckung des Bedarfs an Wasser und Mineralstoffen von größerer Bedeutung sind als die des Lichteinfalles.“

Nach dem Gesagten ist der vorgefundene Wechsel des Lichtbedürfnisses möglich folgenderweise erklärlich; auf guten, wasser- und nahrungsreichen Böden kann das Wurzelsystem leichter einen kräftigen Nahrungsstrom in die Krone emportreiben als auf magerem, die Konkurrenz um die Nahrung zwischen den einzelnen Zweigsystemen wird in dem letzten Falle größer und die minder günstig stehenden Zweige gehen früher als auf gutem Boden zugrunde.

Weiter ist, was auch Stahl (II) hervorgehoben hat, in Betracht zu ziehen, daß die Transpirationsbedürfnisse bei der Entwicklung der Laubkrone von großer Bedeutung sind, bei den

Bäumen mit lichter Belaubung werden auch die im Innern der Krone stehenden Blätter noch genügend durch die Strahlung erwärmt, um im hinreichenden Maße transpirieren zu können und so zu den nötigen Mengen von Nährsalzen zu gelangen. Wenn nun diese Blätter beschattet werden, können sie zwar noch genügend assimilieren, aber sie erhalten zu wenig Licht, um eine genügende Wasserdurchströmung unterhalten zu können. Die Zweige der lichtbedürftigen Bäume vertrocknen daher, nicht etwa, weil die Blätter ungenügend assimilierten, sondern weil sie bei sinkendem Lichtgenuß nicht genug transpirierten. Diese Theorie ist ohne Zweifel sehr anregend; noch entbehrt man jedoch der nötigen Untersuchungen über die Frage, ob wirklich mit der sinkenden Beleuchtung eine Verminderung des Aschengehalts der Blätter eintritt oder nicht.

Das Lichtwerden der Baumkronen und der dünnere Stand der einzelnen Baumindividuen, das heißt der erhöhte Lichtgenuß, auf mageren Böden ist keine einzig dastehende Erscheinung, sondern ein Phänomen von größerer Tragweite. Denken wir zuerst an unsere heimatische Vegetation, so finden wir da, daß Bäume mit lichten Kronen, wie Birke, Espe und Kiefer auf den dürrigsten Standorten wachsen können, und wenden wir uns dann zu den Wüstenpflanzen, also Gewächsen, bei welchen die Nahrungszufuhr wenigstens zeitweise auf große Schwierigkeiten stößt, so sehen wir, daß letztere, nach den Untersuchungen Wiesner's (IV pag. 30—31), beinahe das gesamte Tageslicht genießen, ihre ungleichen Organe beschatten einander nur in beschränktem Maße. Sogar in den meterhohen Sträuchern der *Zilla*-Arten ist die Lichtreduktion so gering, daß sie sich nur schwer hat feststellen lassen. Mit der Ausbildung von xerophytischen Charakteren scheint daher das Lichtbedürfnis größer zu werden. Wir haben es hier sicherlich mit sehr wichtigen und in die Organisation der Pflanzen tief hineingreifenden Erscheinungen zu tun, und würde es eine sehr wichtige und verlockende Aufgabe sein, diese unter allgemeine Gesichtspunkte zu bringen und physiologisch klar zu stellen. Noch entbehrt man genügender Kenntnisse über die Transpiration der Pflanzen auf ungleichen Bodenarten, über die Nahrungsökonomie der Xerophyten etc. So z. B. ist es sehr wahrscheinlich, daß mit ungleicher Menge der Nahrung im Boden das Transpirationsoptimum variiert, aber wie, ist noch nicht ermittelt.

Die lichtbedürftigen Bäume unterscheiden sich von den schattenertragenden hinsichtlich des anatomischen Baues der Blätter, indem die ersteren ziemlich gleichmäßig gebaute Blätter in der Krone besitzen, die letzteren dagegen eine weitgehende Differenzierung in ausgeprägten Sonnen- und Schattenblättern aufweisen. Bei der Birke, der Esche sind die inneren Blätter nur wenig verschieden von den äußeren, bei der Hasel unterscheiden sich beide Arten sehr bedeutend voneinander. Mit dieser ungleichen Ausbildung hängt auch eine bedeutende Veränderung und Herabsetzung des Stoffwechsels (siehe Kap. VII pag. 400) zusammen.

Die bisher erwähnten Lichtbestimmungen sind an freistehenden Bäumen und zwar auf nicht besonders gutem Boden gemacht worden. Bedeutend tiefer senkt sich daher das Lichtminimum, wenn die Bäume sich auf gutem Boden enger aneinander schließen und dichtere Kronen entwickeln. Die nun folgenden Lichtmessungen sind aber alle angestellt worden, um den Lichtgenuß der Pflanzen in den verschiedenen Beständen zu bestimmen und sind nahe am Boden gemacht worden.

Im Frühling ist die Beschattung in den Haselstrauch- und Eschenhainen noch sehr gering, und die unbelaubten Zweige und Stämme lassen der tieferliegenden Vegetation viel Licht zuströmen, doch genießen die Pflanzen nicht das volle Tageslicht, da dieses schon ein wenig gedämpft ist. Am 13. Juni 1902 wurden hierüber mehrere Beobachtungen angestellt. Die Knospen der Haseln waren schon ausgetrieben, aber die nach unten gerichteten, etwas rötlichen, stark zusammengefalteten Blätter waren noch sehr klein, knapp über 1 cm lang. Die Esche blühte schön, die Blattknospen aber waren noch geschlossen: die Traubenkirsche hatte ihre Blätter schon entfaltet, *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* dagegen waren völlig belaubt. Es war ein schöner, wolkenloser Tag, um 10 Uhr vorm. betrug die gesamte Lichtintensität einen Wert von 0,780, um $\frac{1}{2}$ 12 Uhr 0,953, um 12 Uhr 1,009.

In den lichtesten Teilen des Haselhaines betrug der relative Lichtgenuß $\frac{1}{1,5}$ und unter dem Dach von schwachbelaubten Zweigen war er wechselnd von diesem Wert an bis zu $\frac{1}{2,3}$, letzteres an den dichtesten Stellen, das Mittel von 10 Beobachtungen betrug $\frac{1}{1,7}$, inmitten der größeren Sträucher war das Licht etwas schwächer und wechselte von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$. In den Eschenhainen war auch der Lichtgenuß ziemlich variierend, an den offensten Punkten betrug er von $\frac{1}{1,2}$ konnte aber auch auf $\frac{1}{2,8}$ sinken, drei verschiedene Bestände wurden untersucht, der erste zeigte im Durchschnitt einen Lichtgenuß von $\frac{1}{1,4}$, der zweite einen solchen von $\frac{1}{1,7}$, der dritte von $\frac{1}{1,8}$.

Die Belaubung der Bäume und Sträucher führt weitgehende Veränderungen im Lichtgenuß mit. Wenn wir zuerst die Eschenhaine in Betracht ziehen, die auf etwas feuchten Standorten in ihren schönsten Formen entwickelt sind, so herrscht in diesen ein bedeutend tieferer Schatten als innerhalb der Laubkronen der freistehenden Bäume, schon an den lichtesten Stellen sinkt

das Lichtminimum auf $\frac{1}{10,8}$ vom gesamten Tageslicht und in den den dichter Beständen habe ich oft ein Minimum von $\frac{1}{14}$, ja sogar $\frac{1}{17,5}$ beobachtet. Die Blätter an den unteren Zweigen der Bäume solcher Haine zeigen eine deutliche Herabsetzung der Assimilationstätigkeit durch einen geringeren Stärkegehalt an und die kleinen, schwach belaubten und sehr langsam wachsenden, oft absterbenden Bäume, welche unter den älteren wachsen, leiden in hohem Grade durch die Beschattung, indem ihre Blätter auch an schönen, warmen Sommertagen bloß eine geringe Stärkebildung zeigen.

Die Belichtungsverhältnisse in den vollbelaubten Haselbeständen sind vielfach und sehr genau studiert worden. Unter dem Laubdach, welches die Zweige der verschiedenen mehr oder minder dichtstehenden Sträucher untereinander bilden, ist im Durchschnitt ein Mittagsminimum von $\frac{1}{30}$ beobachtet worden, der höchste beobachtete Lichtgenuß ist $\frac{1}{27}$, der niedrigste $\frac{1}{33}$, aber von diesen Werten an sinkt gegen die Mitte der Sträucher hin das Lichtminimum noch bedeutend, am Fuße der Stämme beträgt es oft bloß $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$ vom gesamten Tageslicht, und in mitten größerer, üppig entwickelter Sträucher sinkt es bisweilen noch ein wenig mehr.

Die Wacholderbestände zeigen eine sehr wechselnde Beschattung, je nach dem sehr variierenden Habitus des Wacholders. Bisweilen bestehen die Sträucher aus groben, unten nicht mit Zweigen besetzten Stämmen, welche von einem Punkt aus sich nach ungleichen Richtungen hin erstrecken, bisweilen schließen sich die einzelnen Sträucher dichter zusammen und bilden mit ihren gröberen und feineren nadelbesetzten Zweigen ein mehr oder minder dichtes Dach über der Bodenvegetation. In solchen Beständen ist in der Regel ein Lichtminimum von $\frac{1}{17}$ beobachtet worden, dasselbe kann jedoch auch bis $\frac{1}{18}$ und $\frac{1}{27}$ sinken.

Die Fichte weist in den kleinen Beständen, die hier und da in den Laubwiesen emporwachsen, eine ziemlich wechselnde Beschattung auf; in Beständen von größeren, ganz kräftigen Bäumen habe ich inmitten des Bestandes ein Minimum von $\frac{1}{24} - \frac{1}{27}$ beobachtet, aber in den kleinen, aus ganz jungen, dichtstehenden Individuen bestehenden Gruppen ist das Lichtminimum

am Mittag bedeutend niedriger, $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$ ja bisweilen unter jungen Individuen, welche noch nicht begonnen haben, sich zu reinigen, ist ein noch tieferes beobachtet worden.

Kap. VII. Die Assimilationsintensität auf den sonnenoffenen Wiesen und in verschiedenen Baum- und Strauchbeständen.

Bei den meisten höheren Pflanzen, besonders den Dikotylen, tritt bekanntlich die Stärke als erstes, sichtbares Produkt der Kohlensäureassimilation auf, viele Pflanzen, namentlich nicht wenige Monokotylen, erzeugen jedoch gewöhnlich keine Stärke in ihren Chloroplasten, sondern nur Kohlenhydrate einfacherer Konstitution, Zuckerarten hauptsächlich Monosacchariden und Disacchariden. Es ist jedoch kein prinzipieller Unterschied zwischen Stärke- und Zuckerblättern, bei vielen der letzteren gelingt es durch gesteigerte Assimilation bei gleichzeitig verhinderter Ableitung der Assimilaten, Stärke zu erzeugen, bisweilen genügt es, durch Plasmolyse die Konzentration zu erhöhen, um Stärke infolge des höheren osmotischen Druckes aus Zucker zu bilden.

Nach der von Arthur Meyer (I) begründeten Auffassung, deren Berechtigung auch von vielen anderen Forschern (Schimper (II), Hans Winkler I u. n. a.) experimentell bestätigt worden ist, werden bei der Assimilation zuerst Glykosen oder andere reduzierende Zuckerarten gebildet, welche, wenn die Konzentration einen gewissen Grad erreicht hat, zur Stärkebildung Anlaß geben. Bei den gewöhnlich stärkebildenden Pflanzen liegt der gewöhnliche Konzentrationspunkt sehr niedrig; in stärkereichen Blättern sind unter normalen Umständen nur geringe Mengen von Glykosen gefunden worden (siehe z. B. Arthur Meyer I, pag. 467—468), und bei diesen treten schon bei geringer Assimilation Stärkekörner in den Chloroplasten auf, bei den reduzierenden Zuckerarten aufspeichernden Blättern ist eine höhere Konzentration für eine Stärkebildung notwendig.

Die Stärkebildung ist nach den Untersuchungen von Hans Winkler (I) eine allgemeine Eigenschaft der Chromatophoren der höheren Pflanzen, und wenn eine solche nicht stattfindet, ist die Ursache in den allermeisten Fällen nicht in einer Funktionsunfähigkeit der betreffenden Chloroplasten, sondern in ungenügender Konzentration der erforderlichen Kohlenhydrate zu suchen. Für die Stärkebildung ist weiter die Gegenwart von Sauerstoff und eine nicht zu niedrige Temperatur (siehe z. B. Lidforss I) nötig, wohingegen (Winkler I, pag. 530) das Licht hierbei keine Rolle spielt; auf Zuckerlösungen gelegte, stärkefreie Blätter bilden ebenso leicht Stärke im Dunkeln als im kohlenensäure-freien Raum bei Licht.

Für die Beurteilung der Assimilationsarbeit wurde, wie erwähnt, Sachs' Jodprobe im ausgedehnten Maße angewandt. Der

Erfinder (Sachs I. pag. 357) hat auf Grund seiner Erfahrung fünf verschiedene Grade von Farbe und Stärkegehalt unterschieden, und bei meinen überaus zahlreichen Versuchen ist diese Farbenskala als sehr geeignet erfunden worden, weshalb ich mich derselben ausschließlich bedient habe. Dieselbe ist:

- 1 = hellgelb oder ledergelb (keine Stärke im Chlorophyll).
- 2 = schwärzlich (sehr wenig Stärke im Chlorophyll).
- 3 = mattschwarz (reichlich Stärke „ „).
- 4 = kohlschwarz (sehr reichlich Stärke im Chlorophyll).
- 5 = metallisch glänzend schwarz (Maximum des Stärkegehalts).

In zweifelhaften Fällen ist eine mikroskopische Nachprüfung sehr vorteilhaft und diese wird bedeutend erleichtert, wenn die Blätter mit der von Schimper (II, pag. 739) vorgeschlagenen Lösung von Jod in einem wässerigen Chloralhydrat (8 Chloral auf 5 Wasser) behandelt werden; hierdurch werden sie ganz klar und durchscheinend, und es legen sich keine Schwierigkeiten in den Weg, diese auch bei ganz starker Vergrößerung zu untersuchen; bei den so behandelten Blättern kann man die Verteilung und Größe der Stärkekörner in verschiedenen Teilen der Blätter genau beobachten.

Über 1000 besondere Versuche mit ungefähr 8—9000 Blättern wurden in verschiedenen Teilen der Vegetationsperiode gemacht und lieferten, soweit die Methode dies zu geben imstande ist, ein unerwartetes Bild von der sehr ungleichen Assimilation an verschiedenen Lokalitäten.

Die Schlüsse, welche man bei Anwendung der Jodprobe ziehen kann, leiden aus zwei Gründen an einer Beschränkung. Wie oben hervorgehoben worden ist, sind nicht alle Pflanzenarten in demselben Grade für Stärkebildung geneigt, einige bilden sehr leicht Stärke, andere dagegen weniger leicht. Ein Vergleich der Assimilationsenergie zwischen verschiedenen Arten auf Grund der Stärkeuntersuchungen ist daher als unberechtigt zu betrachten, wenigstens erfordern derartige Schlüsse große Vorsicht; indessen tut diese Methode gute Dienste, wenn man nur dieselbe Art unter verschiedenen äußeren Bedingungen untersuchen will. Eine weitere Einschränkung erleidet diese Methode dadurch, daß man nur den Überschuß der Assimilaten mit Hinsicht auf das stetige Abführen derselben bestimmt, denn solange sich eine Pflanze in Entwicklung befindet, werden, wenn die Temperatur nicht zu niedrig ist, ohne Unterbrechung lösliche Kohlenhydrate aus den Blättern abgeführt. Die Jodprobe liefert daher kein direktes Maß für die während des Tages gebildeten Assimilaten, beleuchtet aber in ganz eminenter Weise die Nahrungsbedingungen der untersuchten Pflanze. Wenn wir z. B. finden, daß eine Art auf gut belichteten Standorten reichlich Stärke bildet, an von Bäumen und Sträuchern stark beschatteten keine oder nur sehr wenig, so können wir daraus schließen, daß im ersten Falle genügend viele Assimilaten entstehen, um den abführenden

Strom zu übertreffen und für die Nachtstunden einen Überschuß zu liefern; im zweiten Falle, wenn die Pflanze noch der Entwicklung fähig ist, übertrifft höchstens die Neubildung der Assimilaten die Abfuhr derselben und den Verbrauch bei der Atmung mit einem Konzentrationsmaß, das für Stärkebildung noch nicht groß genug ist.

Zur Bestimmung der Menge der löslichen Kohlenhydrate wurde Fehling's Gemisch angewendet, da aber diese Methode sehr zeitraubend ist und die Zuckerpflanzen, was die Artenzahl betrifft, in der Vegetation der Laubwiesen sehr zurücktreten, so ist dieselbe nur in beschränktem Maße angewendet worden. Es befinden sich nämlich unter den von mir untersuchten Arten bloß vier, die in der Natur stets nur lösliche Kohlenhydrate in den Assimilationszellen aufspeichern und nie zur Abscheidung von Stärke in den Chloroplasten kommen, nämlich *Allium ursinum*, *Polygonatum officinale* und *Pol. multiflorum*, *Milium effusum*: die andern bilden alle mehr oder minder gern Stärke.

Eine wirklich exakte Darstellung der Assimilationsenergie der Pflanzen an verschiedenen, natürlichen Standorten ist wohl mit den jetzt bekannten, physiologischen Methoden so gut wie unmöglich. Es sollte sich dies sicherlich am besten durch eine Untersuchung des Gaswechsels bei der Assimilation ausführen lassen, aber mit den jetzt gebräuchlichen Apparaten stößt eine derartige Untersuchung auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Zwecks Lösung einiger Fragen ist aber doch eine eudiometrische Untersuchung der Assimilationsfähigkeit vorgenommen worden, wie am Schluß dieses Kapitels dargetan wird.

Bei den meisten untersuchten Standorten wurde der Lichtgenuß der Pflanzen mittels der Wiesner'schen Methode bestimmt. Wie im vorigen Kapitel gezeigt worden ist, läßt diese Methode, trotz des Messens nur bestimmter Wellenlängen, ein Schätzen der bei der Assimilation wirksamsten Strahlen zu. Die Methode ist jedoch in ihrer jetzigen Form bloß in beschränktem Sinne anwendbar; beim Schätzen der Assimilationsbedingungen ist es nämlich nicht genug damit, daß man an einzelnen Tagesstunden den relativen Lichtgenuß bestimmt, sondern man muß auch die relative Lichtsumme feststellen. Dies wäre vielleicht möglich durch fortwährende Bestimmungen der Lichtintensitäten vom frühen Morgen an bis zum späten Abend, da aber derartige zeitraubende Untersuchungen doch noch immerhin mit einem gewissen Fehler verbunden sein würden, so habe ich davon Abstand genommen. Ich habe mich damit begnügt, durch Lichtbestimmungen am Mittag und an den wichtigsten Standorten auch am Vor- und Nachmittag die untersuchten Pflanzenvereine zu charakterisieren; tatsächlich hat es sich in den allermeisten Fällen herausgestellt, daß die Stärkebildung in derselben Richtung variiert wie der relative Lichtgenuß, nach der Wiesner'schen Methode bestimmt.

Inbezug auf den Lichtgenuß der Pflanzen gibt es in den Laubwiesen drei verschiedene Typen von Standorten, nämlich

1. die offenen Wiesen, die den ganzen Sommer hindurch das gesamte Tageslicht fast oder völlig vollständig genießen; 2. die Bestände aus Laubbäumen, wo im Frühling das Licht ziemlich ungehindert Zutritt hat, wo aber im Sommer der Schatten mehr oder minder stark wird und 3. die Bestände aus Nadelhölzern mit immergrünen Blättern, wo das Licht stets abgeschwächt ist.

Wie im vorigen Kapitel geschildert, erreicht der Lichtgenuß in den noch unbelaubten Hasel- und Eschenhainen ziemlich hohe Werte, wenn auch die Pflanzen da nicht das volle Tageslicht genießen. Am 13. Juni 1902 wurde eine ganze Reihe Pflanzen eingesammelt, um deren Assimilationstätigkeit zu untersuchen. Es war ein schöner, ziemlich warmer Frühlingstag, 14° um 2 Uhr. Die Pflanzen wurden teils auf den offenen Wiesen, teils in den unbelaubten Hasel- und Eschenhainen eingesammelt. Folgende Ergebnisse wurden erhalten, wobei der Stärkegehalt der Blätter nach der vorhererwähnten Skala geschätzt worden ist.

	Wiese	Hasel- hain	Eschen- hain		Wiese	Hasel- hain	Eschen- hain
<i>Achillea millefolium</i>	4	4	—	<i>Hypochaeris maculata</i>	4	—	—
<i>Actaea spicata</i>	5	4-5	5	<i>Laserpitium latifolium</i>	1-2	—	—
<i>Adoxa moschatellina</i>	3-4	3-4	—	<i>Lonicera xylosteum</i>	4-5	4-5	4-5
<i>Anemone hepatica</i>	4	4-5	5	<i>Majanthemum bifolium</i>	1-2	2	—
„ <i>nemorosa</i>	4-5	4-5	4-5	<i>Melandrium rubrum</i>	4	4	4-5
<i>Anthriscus silvestris</i>	4	3-4	4	<i>Melica mitans</i>	—	—	3
<i>Arenaria trinervia</i>	—	5	—	<i>Mercurialis perennis</i>	2-3	2	3-4
<i>Cirsium heterophyllum</i>	4	—	—	<i>Myrtillus nigra</i>	4	3-4	—
<i>Convallaria majalis</i>	2	2	3	<i>Origanum vulgare</i>	—	—	4
<i>Corydalis intermedia</i>	—	4	—	<i>Paris quadrifolia</i>	1-2	2	2
<i>Dactylis glomerata</i>	—	—	3-4	<i>Poa nemoralis</i>	—	—	3
<i>Daphne mezereum</i>	2-3	2-3	—	<i>Primula farinosa</i>	4-5	—	—
<i>Dentaria bulbifera</i>	5	5	—	„ <i>officinalis</i>	4	—	4
<i>Deschampsia caespitosa</i>	4	—	—	<i>Prunus padus</i>	5	5	5
<i>Fragaria vesca</i>	5	5	5	<i>Ranunculus auricomus</i>	—	3	—
<i>Geranium robertianum</i>	—	—	5	„ <i>cassubicus</i>	—	—	5
„ <i>sanguineum</i>	4-5	—	—	„ <i>ficaria</i>	4	4	—
„ <i>silvaticum</i>	4-5	4-5	4-5	<i>Ribes alpinum</i>	5	5	5
<i>Geum rivale</i>	4	4	—	<i>Rubus saxatilis</i>	4	4	—
„ <i>urbanum</i>	—	—	5	<i>Rumex acetosa</i>	4-5	—	4-5
<i>Glechoma hederacea</i>	—	—	4	<i>Sesleria coerulea</i>	4	—	—
<i>Heracleum sibiricum</i>	—	—	4	<i>Veronica chamaedrys</i>	5	5	—
<i>Hypericum quadrangulum</i>	4	—	—	<i>Viburnum opulus</i>	4-5	—	4-5
				<i>Viola hirta</i>	4	—	—

Aus diesen Beobachtungen geht sehr deutlich hervor, daß im Frühling, so lange die Laubbäume noch kahl sind, die im Schatten wachsenden Gräser, Kräuter und Stauden sehr lebhaft assimilieren und große Mengen von Stärke in den Assimilationszellen aufspeichern. Die Vegetation befindet sich da in sehr reger Wirksamkeit, sowohl auf den sonnenoffenen Wiesen als auch in den noch unbelaubten Strauch- und Baumbeständen. Vollkommen übereinstimmende Resultate lieferten ähnliche Unter-

suchungen am 13. Juni 1900, einem schönen, warmen Frühlingstage mit heiterem, fast wolkenlosem Himmel, Temp. am Mittag 14°. Nur unter den Haselsträuchern, deren Blätter schon entwickelt, aber noch sehr klein waren, wurden diesmal die zu prüfenden Objekte eingesammelt. Folgende Pflanzen wurden untersucht:

Actaea spicata 4—5.
Adoxa moschatellina 4—5.
Anemone hepatica 4—5.
 „ *nemorosa* 4.
Convallaria majalis 2—3.
Dentaria bulbifera 5.
Geranium silvaticum 4—5.
Laserpitium latifolium 1—2.

Mercurialis perennis 4—5.
Polystichum filix mas 4—5.
Primula officinalis 4.
Rubus saxatilis 4—5.
Ribes alpinum 5.
Solidago virgaurea 4.
Spiraea ulmaria 5.
Trientalis europaea 4.

Das Schätzen des Stärkegehalts der Blätter mittels Sachs' Jodprobe ist natürlich nicht vollständig exakt, es können trotz der gleichen Farben kleine Unterschiede existieren; z. B. in bezug auf die Größe der Stärkekörner. Eine genauere Untersuchung mit dem Mikroskop ist daher in vielen Fällen ratsam und auch dann, wenn die Blätter mittels Chloralhydrats durchscheinend gemacht sind, ganz leicht auszuführen. Bei einer derartigen mikroskopischen Nachprüfung von den am 13. Juni 1900 und 1902 eingesammelten Blättern hat es sich gezeigt, daß im allgemeinen der Stärkereichtum der besonnten Blätter etwas größer ist als der Gehalt der beschatteten, z. B. bei *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria*, *Solidago virgaurea*, *Anthriscus silvestris*, ja sogar bei *Daphne mezereum*, *Anemone nemorosa* und *Actaea spicata*. Nur sehr wenige Schattenblätter wiesen einen größeren Stärkegehalt als respektive Sonnenblätter auf und zwar bei drei *Convallariaceen*, nämlich *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium* und *Convallaria majalis*.

Die Entwicklung des Laubes an den Bäumen und Sträuchern und der dadurch sinkende Lichtgenuß der Pflanzen verursacht sehr bedeutende Veränderungen in der Ernährungsarbeit der im Schatten wachsenden Pflanzen. Wie tiefgreifend diese Veränderungen sind, läßt sich am besten durch die Erscheinungen bei einigen ausgeprägten Schattenpflanzen illustrieren.

Dentaria bulbifera.

13. 6. 1900. Die Blätter des Haselstranches sehr klein, Himmel unbewölkt. Temp. am Mittag 14°.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 5.

25. 6. 1900. Die Zweige des Haselstranches noch nicht völlig belaubt, die Blätter zwar groß, aber noch nicht völlig entwickelt. Temp. um 2 Uhr nachm. 16°, um 9 Uhr abends 9°6. Heiter.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 3.

12. 6. 1901. Die Blätter des Haselstranchs schon ziemlich groß, die Belaubung bei weitem noch nicht vollständig. Temp. um 2 Uhr 12°4, um 9 Uhr 9°5. Am Mittag etwas bewölkt, am Nachmittag heiter.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 3—4.

15. 6. 1901. Die Belaubung des Haselstranches etwas mehr entwickelt. Temp. um 2 Uhr 14°1, um 9 Uhr 9°0. Heiteres Wetter den ganzen Tag.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 3.

19. 6. 1901. Die Blätter des Haselstranches noch mehr entwickelt, die Belaubung jedoch nicht vollständig. Temp. um 2 Uhr 13°7, um 9 Uhr 10°7. Den ganzen Tag bewölkt, am Vormittag schwacher Regen.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 1.

29. 6. 1901. Die Haselsträucher völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 16°3. Den ganzen Tag heiterer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 4—5.

Unter den Haselsträuchern — 1, nur in den äußersten Spitzen der Blattlappen ein wenig Stärke.

Actaea spicata.

13. 6. 1900. Siehe oben.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 4—5.

25. 6. 1900. Siehe oben.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern — 4.

2. 7. 1900. Die Haselsträucher beinahe vollständig belaubt. Temp. 2 Uhr 17°3, um 9.30 Uhr 15°0. Den ganzen Tag heiterer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern: In den lichtereren Teilen des Bestandes 3, an solchen mit tieferem Schatten 1—2; die Nerven mit ihren Stärkescheiden erscheinen wie schwarzblaue Adern auf dem bleichen Untergrunde, dieselben Individuen wurden am 13. 6. untersucht und die Blätter hatten da beinahe das Maximum des Stärkegehalts erreicht.

15. 8. 1900. Haselsträucher völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 21°4, um 9 Uhr 16°3. Den ganzen Tag klarer Himmel.

Sonnenoffener Standort — 5.

Unter den Haselsträuchern: Nur die Stärkescheiden um die Leitbündel führen Stärke, das Mesophyll ist stärkefrei.

2. 7. 1901. Die Haselsträucher sind völlig belaubt. Temp. um 2 Uhr 17°8, um 9 h 10 m 12°2. Der Himmel den ganzen Tag heiter.

Sonnenoffene Laubwiesen, die Individuen den größten Teil des Tages von der Sonne bestrahlt. Mesophyll sehr reich an Stärke — 5, hier und da kleine, kreisrunde Partien, wo sich keine Stärke gebildet hat und in deren Mittelpartien braune, von der Sonne verbrannte Flecke vorkommen.

Unter den Haselsträuchern: In den lichtereren Teilen ein Gehalt = 3, Nerven schwarzblau. Dichtere Partien des Bestandes: Das Mesophyll ganz bleich mit sehr wenig Stärke = 2, schwarzblaue Adern.

28. 7. 1899. Um 2 Uhr 17°5, um 9 Uhr 12°1. Um 8 Uhr vormittags war der Himmel bewölkt, mittags und nachmittags heiter.

Unter den Haselsträuchern: keine Stärke oder nur sehr wenig im Mesophyll, die Nerven treten als schwarzblaue Adern hervor.

21. 8. 1899. Um 2 Uhr 15°2, um 10 Uhr 11°5. Morgens bewölkt, sonst den ganzen Tag klar. Stärkegehalt der Blätter = 28. 7. 1899.

Daphne mezereum.

25. 6. 1900. Siehe oben.

Sonnenoffener Standort — 2—3.

Unter den Haselsträuchern — 2.

29. 6. 1901. Siehe oben.

Sonnenoffener Standort — 3.

Unter den Haselsträuchern — 1.

2. 7. 1901. Siehe oben.

Sonnenoffener Standort — 3—5.

Unter den Haselsträuchern — 1.

Mit der Entwicklung des Laubes der Haselsträucher tritt also sogar bei ziemlich ausgeprägten Schattenpflanzen eine bedeutende Herabsetzung der Assimilation ein. Individuen, die im Frühling ganz erhebliche Mengen von Stärke in den Assimilationszellen aufspeicherten, bilden nun sehr wenig oder gar keine. Sehr bedeutend sind ja auch die Veränderungen im Lichtgenuß, die sich nun vollzogen haben; im Frühling betrug der Lichtgenuß einen ganz hohen Wert, nämlich im Durchschnitt $\frac{1}{1,7}$ zwischen den Haselsträuchern und unter denselben wechselte er von $\frac{1}{2} - \frac{1}{3}$, das direkte Sonnenlicht tritt da reichlich hinein, von den unbelaubten Stämmen und Zweigen kaum gehindert. Wenn dagegen die Belaubung völlig entwickelt ist, spielen bloß kleine bleiche Sonnenflecke hin und wieder über den Boden, das diffuse Licht ist ganz überwiegend und dieses ist noch dazu bedeutend abgeschwächt. Der Lichtgenuß der Pflanzen zur Mittagszeit beträgt nun bloß $\frac{1}{17} - \frac{1}{18}$, ja sogar nur $\frac{1}{20}$, von dem, was sie im Frühling empfangen haben; an den lichtesten Stellen des Haselhains ist der Lichtgenuß $\frac{1}{27} - \frac{1}{33}$ vom gesamten Tageslichte, an den am meisten beschatteten $\frac{1}{60} - \frac{1}{65}$. In den Eschenhainen sind die Veränderungen auch ganz bedeutend, wenn auch nicht so ausgeprägt, wie in den Haselhainen, die Entwicklung des Laubes bedeutet hier eine Herabsetzung des Lichtgenusses zu $\frac{1}{10}$ des Frühlingslichtes.

Diese Veränderungen im Lichtgenuß greifen bei den meisten Pflanzen mächtig in ihre Ernährungsarbeit ein und eine Untersuchung mittels der Jodprobe über die Assimilationsintensität liefert nun ein ganz anderes Ergebnis als im Frühling.

Zuerst werden hier einige Beobachtungen vom 2. Juli 1900 angeführt, die Haselsträucher waren erst seit kurzem belaubt, die Esche hatte gewiß schon entfaltete Blätter, dieselben waren aber noch nicht überall völlig entwickelt. In den Haselhainen wurden die Blätter in den am meisten geschlossenen Teilen gesammelt, wo am 13. Juni eine sehr lebhafte Assimilation wahrgenommen worden war. Temp. um 2 Uhr 17°3, um 9 Uhr 30 M. 15°0, der Himmel den ganzen Tag heiter.

Unter den Haselsträuchern:

Actaea spicata 2.
Anemone hepatica 3—4.
Convallaria majalis 3.
Daphne mezereum 1.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 1—2.
Laserpitium latifolium 1.
Lonicera xylosteum 2.
Myrtillus nigra 1.

Mercurialis perennis 2.
Polystichum filix mas 2—3.
Primula officinalis 2.
Ribes alpinum 3.
Rubus saxatilis 2.
Solidago virgaurea 1—2.
Spiraea ulmaria 2—3.
Trientalis europaea 4.
Veronica chamaedrys 1—2.

Unter den Eschen:

Actaea spicata 2—4.*Anemone hepatica* 4.*Anthriscus silvestris* 2—3.*Heracleum sibiricum* 2.*Mercurialis perennis* 3.*Primula officinalis* 1.*Prunus padus* 3.*Ranunculus cassubicus* 3.*Sorbus aucuparia* 3.*Stachys silvatica* 3—4.

Noch mehr interessant in dieser Hinsicht sind einige Beobachtungen, auf Lidö am 12 Juli 1900 gemacht. Hier wurde am Einsammlungstag sowohl das gesamte Tageslicht als auch der relative Lichtgenuß an verschiedenen Standorten bestimmt. Temp. um 2 Uhr 25^o2, um 9 Uhr 13^o1, der Himmel den ganzen Tag heiter, um 11 h 30 m. war die Lichtintensität auf dem freien Felde 1,009.

Nr. I. Zwischen den großen Haselsträuchern unter dem Laubdache ihrer Zweige und Äste. Bodenvegetation ziemlich reich und geschlossen.

Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{23} - \frac{1}{28}$

Alchemilla vulgaris 4.*Anemone hepatica* 4.*Campanula persicaefolia* 2.*Convallaria majalis* 3—4.*Geranium silvaticum* 2.*Geum rivale* 2—3.*Laserpitium latifolium* 1.*Oxalis acetosella* 5.*Primula officinalis* 2.*Ranunculus auricomus* 1.*Veronica chamaedrys* 2.*Viola riviniana* 2.

Nr. II. Bodenvegetation mehr spärlich, nicht geschlossen, Blätter und vermodernde Zweige bedecken den Boden, relativer Lichtgenuß $\frac{1}{32} - \frac{1}{35}$.

Anemone hepatica 4." *nemorosa* 1.*Anthriscus silvestris* 2.*Campanula trachelium* 2—3.*Geranium silvaticum* 2.*Melampyrum nemorosum* 2." *silvaticum* 2—3.*Paris quadrifolia* 2.*Poa nemoralis* 1.*Veronica chamaedrys* 2.

Nr. III. Bodenbedeckung aus modernden Blättern, Zweigen, etc. Sehr spärliche Kräuter. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{51}$.

Anemone hepatica 2." *nemorosa* 1.*Majanthemum bifolium* 1.

Nr. IV. Bodenbedeckung aus moderigen Blättern und Zweigen. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{59}$.

Melampyrum silvaticum 1.| *Veronica chamaedrys* 1.

Obenstehende Beobachtungen wurden auch bestätigt durch eine Reihe von Untersuchungen im Juli und Aug. Einige von meinen Serien werden hier mitgeteilt.

28. Juli 1899. Haselhain. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{35} - \frac{1}{40}$. Temp. um 2 Uhr 17^o5, um 9 Uhr 12^o1. Maximum 20^o. Morgen bewölkt, Mittag und Nachmittag heiter.

Actaea spicata 1—2.*Anemone hepatica* 1.*Daphne mezereum* 1.*Geranium silvaticum* 2.*Geum rivale* 1—2.*Laserpitium latifolium* 1.*Primula officinalis* 1.*Rubus saxatilis* 1.*Spiraea ulmaria* 2—3.

21. Aug. 1899. Haselhain. Temp. um 2 Uhr 15^o2, um 9 Uhr 11^o5. Maximum 15^o. Morgen bewölkt. Mittag und Nachmittag heiter.

Actaea spicata 1—2.
Anemone hepatica 2—3.
Convallaria majalis 3—4.
Geranium silvaticum 1—2.
Laserpitium latifolium 1.
Lonicera xylosteum 1.

Myrtillus nigra 1.
Majanthemum bifolium 1.
Polystichum filix mas. 2.
Prunus padus 1—2.
Solidago virgaurea 1—2.
Veronica chamaedrys 1.

15. Aug. 1900. Eschenhain. Rel. Lichtgenuß $\frac{1}{14} - \frac{1}{18}$. Temp. um 2 Uhr 21°4, um 9 Uhr 16°3. Der Himmel den ganzen Tag heiter.

Actaea spicata 2—3.
Anemone hepatica 2—3.
Convallaria majalis 4.
Berberis vulgaris 2.
Fraxinus excelsior 2—4.
Geranium robertianum 2—3.
 „ *silvaticum* 2.
Lonicera xylosteum 2—3.

Polystichum spinulosum 3.
Prunus padus 2.
Ribes alpinum 2—3.
Rosa sp. 2—3.
Rubus saxatilis 2—3.
Sorbus aucuparia 1—2.
Spiraea ulmaria 2—3.
Stachys silvatica 2—3.

Es würde zu weit führen, wollte ich alle meine Beobachtungen auf Skabbholmen mitteilen. Ganz übereinstimmende Resultate haben die Untersuchungen in bezug auf die aus Erlen, Eschen, Wacholder, Traubenkirsche, *Viburnum opulus*, *Rhamnus frangula* u. a. bestehenden Baumgruppen geliefert; in deren Inneren kann der relative Lichtgenuß auf einen ziemlich niederen Wert, $\frac{1}{30}$, herabsinken.

Diese in vielen Hinsichten unerwarteten Ergebnisse erhalten durch die Beobachtungen, die von mir in der früher erwähnten Laubwiese bei Ström im Kirchspiel Österåker gemacht worden sind, eine gute Bestätigung. Daß sie nicht bloß ein Zufall sind, sondern in der Tat einen ziemlich allgemeingültigen Ausdruck für den Kampf um Licht und Nahrung, den die Pflanzen in unseren Laubwiesen miteinander führen, darstellen, ist ersichtlich.

Am Abend des 27. 6. 1903, an einem schönen, warmen Sommertag mit heiterem Himmel, wurden viele Pflanzen eingesammelt, teils in den lichtoffenen, teils in den mehr geschlossenen Teilen. Der Lichtgenuß der Pflanzen an den geschlossenen Plätzen ist ziemlich niedrig und dürfte nach einigen Messungen den Verhältnissen in den dichteren Gruppen auf Skabbholmen nahekommen. Die Untersuchung über den Stärkegehalt der Blätter ergab folgendes Resultat.

	Lichtoffene Wiesen.	Geschlossene Bestände.
<i>Actaea spicata</i>	—	2
<i>Aegopodium podagraria</i>	5	2
<i>Anemone hepatica</i>	—	3
„ <i>nemorosa</i>	—	1
<i>Asplenium filix femina</i>	5	2—3
<i>Campanula latifolia</i>	4	1
<i>Anthriscus silvestris</i>	3—5	1—2
<i>Corylus avellana</i>	4—5	1—2
<i>Dentaria bulbifera</i>	—	1—2
<i>Geranium silvaticum</i>	4—5	2—3
<i>Geum rivale</i>	5	1—2
<i>Lathyrus pratensis</i>	5	1—2

	Lichtoffene Wiesen.	Geschlossene Bestände.
<i>Orobus vernus</i>	5	2—3
<i>Polystichum filix mas.</i>	5	2
<i>Pulmonaria officinalis</i>	—	1—2
<i>Spiraea ulmaria</i>	5	2

Am 12. Juli 1903 wurden daselbst wieder einige Pflanzen gesammelt. Schöner, warmer Sommertag mit heiterem Himmel. Diesmal wurden nur Proben in den Strauchgruppen berücksichtigt.

Actaea spicata 2.
Aegopodium podagraria 2.
Anemone hepatica 2—3.
Corylus avellana 1.
Dentaria bulbifera 1—2.
Fragaria vesca 3.
Geranium silvaticum 2.
Geum rivale 1—2.
Majanthemum bifolium 1.

Orobus tuberosus 1—2.
 „ *vernus* 2.
Paris quadrifolia 1.
Pulmonaria officinalis 1.
Solidago virgaurea 2—3.
Sorbus aucuparia 2.
Vicia sepium 2.
Viola riviniana 2.

Ganz ähnliche Ergebnisse lieferten einige Untersuchungen, die Ende Mai und Anfang Juni 1903 in den Buchenwäldern bei Hvalsö, Dänemark, als diese sich erst kürzlich belaubt hatten, gemacht worden sind. *Primula elatior*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium*, *Actaea spicata*, die an sonnenoffenen Standorten sehr reichlich (4—5) Stärke gebildet hatten, waren im Schatten der noch lichtgrünen Buchen schon völlig oder beinahe völlig stärkefrei. *Asperula odorata*, diese ausgezeichnete Buchenwaldpflanze zeigte auch im Vergleich mit den Individuen von sonnenoffenen Standorten eine weitgehende Depression in der Assimilationsintensität. An stärker beschatteten Plätzen waren die Exemplare zwar beinahe stärkefrei, die von besser beleuchteten und humusreichen Standorten aber zeigten einen sehr hohen Stärkegehalt.

Zum Verständnis der Bedeutung des stärkeren Frühlingslichtes für die Vegetation der Hasel- und Eschenhaine liefern die immer belaubten Fichten- und Wacholderbestände mit ihrem beständigen Schatten gute Beiträge. Unter den Fichten, die in den stärker beweideten Laubwiesen gern gruppenweise empor-sprossen, verschwinden allmählich die meisten Kräuter und Gräser, die den Schmuck der Laubwiesen ausmachten. Von den abfallenden Nadeln wird eine ziemlich hohe Schicht vermodernder Pflanzenreste gebildet, die von zahllosen Mycelfäden dicht umspunnen und ganz fest miteinander verwebt werden und zur Bildung von einem mullartigen Torf Anlaß geben. Aus der Nadeldecke des Bodens schießen nur spärliche Pflanzen empor, die so gut wie ohne Ausnahme steril bleiben. Als Reste der früheren Vegetation findet man *Dentaria bulbifera*, *Anemone nemorosa*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, *Lonicera xylosteum*, *Prunus padus*, *Convallaria majalis* u. n. a., hier und da kommen einige kleinere Rasenplätze von *Deschampsia flexuosa* vor, Moose aber fehlen gänzlich. Die Blätter der erwähnten Pflanzen sind besonders dünn und weich und haben eine blaßgrüne Farbe, sie erreichen gleichwohl ihre normale Größe, ja, die Spreiten werden

zuweilen breiter und länger, als sie bei den Formen derselben Art auf sonnenoffenen Standorten sind. Der Lichtgenuß wechselt ganz bedeutend: in älteren Beständen, wo schon ein Absterben der unteren Zweige begonnen hat, beträgt er $\frac{1}{24} - \frac{1}{27}$

in dichteren sinkt er bis zu $\frac{1}{50} - \frac{1}{60}$, und in sehr dichten, aus ganz jungen Individuen bestehenden Baumbeständen kann der Lichtgenuß sogar nur $\frac{1}{90}$ des gesamten Tageslichtes betragen.

Im allgemeinen genießen jedoch die Pflanzen ungefähr dasselbe Licht wie in den dichteren, vollbelaubten Haselbeständen. Folgende Beobachtungen wurden in Fichtenhainen in den Sommern 1900 und 1901 gemacht.

52. Juni 1900. Temp. um 2 Uhr 16°0, um 9 Uhr 9°6. Der Tag heiter bis fast heiter. In ziemlich tiefem Schatten einer Fichte.

Dentaria bulbifera 2.

Rubus saxatilis 1

Anemone nemorosa 1.

29. Juni 1900. Temp. 2 Uhr 19°3, um 9 Uhr 15°0. Heiter.

Anemone nemorosa 1.

Lucula pilosa 2—3.

Convallaria majalis 3.

Solidago virgaurea 2.

Dentaria bulbifera 2—3.

Trientalis europaea 3—4.

Die Untersuchungsobjekte wurden diesmal in verschiedenen Fichtenbeständen gesammelt.

29. Juni 1901. Temp. 2 Uhr 16°3, um 11 Uhr n. M. 11°0. Maximum 17°0.

Nr. I. Bestand aus jungen Fichten, die dicht nebeneinander in einem Espenhain emporschießen. Der Boden ohne jede Moosvegetation bedeckt mit Nadeln und verfaulenden Espenblättern. Die jungen Bäume mit vielen toten, noch zurückbleibenden Zweigen behaftet. *Ribes alpinum* absterbend, alle Kräuter steril, die Blätter des Maiglöckchens haben ihre normale Größe nicht erreicht, sondern sind bedeutend kürzer und schmaler als gewöhnlich, im allgemeinen ist bloß ein einziges Blatt von jedem Wurzelstocksproß entwickelt. Relativer Lichtgenuß. $\frac{1}{90}$ (?).

Anemone nemorosa 1.

Myrtillus nigra 1—2.

Convallaria majalis 1.

Ribes alpinum 1—2.

Dentaria bulbifera 1—2.

Nr. II. Fichtenbestand von gleicher Beschaffenheit. Die Bäume etwas älter, *Ribes alpinum* absterbend. Relativer Lichtgenuß, $\frac{1}{90}$.

Ribes alpinum 1.

Nr. III. Fichtenbestand aus älteren bis 30jährigen Bäumen bestehend, in einem Espenhain emporgewachsen. Der Boden ist ohne Moosvegetation und mit Nadeln sowie verwesenden Blättern bedeckt. Spärliche, nur sterile Kräuter. Von den Sträuchern *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* sind große Zweigsysteme abgestorben. *Dentaria bulbifera* ist steril, gewöhnlich sind aus den Wurzelstöcken nur einige einzelne, sehr breite Blätter entwickelt. Relativer Lichtgenuß, inmitten des Bestandes = $\frac{1}{47}$, zwischen den Bäumen, wo *Ribes alpinum* und *Lonicera xylosteum* reichlich belaubte Zweige entwickelt haben, $\frac{1}{22}$.

Anemone nemorosa 1.

Convallaria majalis, in kleineren Blättern 2—3, in größeren 3—4.

Dentaria bulbifera, Wurzelblätter 2, Stengelblätter 3.

Lonicera xylosteum 3.

Solidago virgaurea 3.

Ribes alpinum 1—2.

Nr. IV. Fichtenbestand aus größeren, älteren, ganz stattlichen Bäumen, der Boden ohne jede Moosvegetation, bloß von verwesenden, mit Myselfäden verbundenen Nadeln bedeckt. Sterile Kräuter sehr spärlich. Relativer

Lichtgenuß inmitten des Bestandes $\frac{1}{23}$, am Rande, wo die Vegetation etwas

reicher ist, $\frac{1}{17}$.

Actaea spicata 2—3.

Rubus saxatilis 3.

Convallaria majalis 3.

Solidago virgaurea 2.

Dentaria bulbifera 2.

Veronica chamaedrys 3.

Hypericum quadrangulum 1.

Viola riviniana 3.

Nr. V. Fichtenbestand aus größeren, älteren Bäumen. Bodendecke wie in den vorigen Beständen. Auf den Zweigen und Stämmen eine reichliche Flechtenvegetation aus *Parmelia physodes*, *P. saxatilis*, *Ramalina calicaris* & *farinacea*, *Ererania prunastri*, *Pertusaria* sp. u. n. a. Die Sprosse von *Sorbus aucuparia* und *Lonicera xylosteum* sehr schwach. Relativer Licht-

genuß $\frac{1}{19}$.

Anemone nemorosa 1.

Rubus saxatilis 2.

Lonicera xylosteum 2—3.

Sorbus aucuparia 2.

Ribes alpinum 3—4.

Nr. VI. Fichtenbestand aus größeren, älteren Bäumen. Der Boden bedeckt mit Nadeln und Zapfen. In den mittleren Teilen des Bestandes eine ziemlich reiche Flechtenvegetation, außer den Arten des vorigen Bestandes noch *Parmelia olivacea*, *Usnea barbata*, *Alectoria jubata* u. *prolixa*. In einem Teil, wo das Licht so schwach war, daß es mit der Wiesner'schen Methode nicht gut bestimmt werden konnte, fehlte infolge des Lichtmangels jede Flechtenvegetation. Relativer Lichtgenuß inmitten des Be-

standes $\frac{1}{33}$.

Anemone hepatica 2.

Pimpinella saxifraga 1.

„ *nemorosa* 1.

Prunus padus 1—2.

Melampyrum pratense 1.

Ribes alpinum 2—3.

Luzula pilosa 1—3.

Rubus saxatilis 2—3.

Nr. VII. Fichtenbestand aus 20 jährigen Bäumen, in einem Haselhain emporgewachsen, noch finden sich einige tote Haselzweige vor. Bodendecke aus Nadeln und Zapfen, auf den größeren Wurzeln auch Moos. Ziemlich reiche, aber sterile Krautvegetation. Lichtgenuß nicht bestimmt.

Actaea spicata 2—3.

Paris quadrifolia 1—2.

Anemone nemorosa 1.

Polystichum spinulosum 2—3.

Convallaria majalis 3—4.

Ribes alpinum 2—3.

Daphne mezereum 1.

Solidago virgaurea 2.

Myrtillus nigra 1—2.

Tricentalis europaea 4.

Aus diesen Beobachtungen geht mit Bestimmtheit hervor, daß infolge des nicht unbeträchtlichen Lichtgenusses in den Fichtenbeständen eine Stärkebildung eintreten kann, die vollkommen ebenso reichlich ist, wie in den Haselbeständen, wenn diese völlig belaubt sind. Die Vergleichsobjekte, die während des Versuches in den Haselhainen eingesammelt worden sind, zeigten bisweilen sogar einen geringeren Stärkegehalt.

Was nun die Wacholderbestände anbetrifft, die in den Laubwiesen, besonders auf Skabholmen, eine nicht unwichtige

Rolle spielen, so finden wir hier ähnliche Verhältnisse, wie in den Fichtenbeständen wieder, hier ist die Vegetation die ganze Vegetationsperiode hindurch mehr oder minder beschattet, die Abschwächung des Lichtes aber geht nicht so weit wie in jenen Pflanzenformationen. Die über die Stärkebildung gemachten, nicht besonders zahlreichen Beobachtungen zeigen einen mit sinkender Lichtintensität abnehmenden Stärkegehalt, da aber die Beschattung in diesen Beständen nicht besonders weit geht

— nur bis zu $\frac{1}{17} - \frac{1}{27}$ des gesamten Tageslichtes — und das

Licht infolge der sehr unregelmäßigen Verzweigung des Wachholders sehr wechselt, so geht die Herabsetzung in der Assimilationstätigkeit nicht so weit wie in jenen. Bei *Geranium sanguineum*, *Rubus idaeus* und einigen anderen ist eine Abschwächung bis zum vollständigen Fehlen der Stärke wahrgenommen worden, und viele andere, wie *Silene nutans*, *Veronica chamaedrys*, *Galium boreale*, *Ribes alpinum*, *Campanula rotundifolia*, haben deutlich im Vergleich mit den Individuen der sonnenoffenen Standorte schwächere Nahrungsbedingungen gezeigt.

Ein ganz anderes Bild von Stoffbildung und Ernährungsarbeit geben die Pflanzen ab, die die sonnenoffenen Wiesen zusammensetzen oder am Rande der Bestände wachsen. Es gibt, wie oft erwähnt, eine sehr ungleiche Neigung zur Stärkebildung und viele Pflanzen, die hierfür einen hohen osmotischen Druck in den Zellen erfordern, sind auch unter so guten Assimilationsbedingungen, wie die sonnenoffenen Wiesen darbieten, mehr oder weniger stärkearm und erreichen nur selten das Maximum des Stärkegehalts. Es ist nicht meine Absicht auf diese Verschiedenheiten jetzt einzugehen, sondern ich begnüge mich damit, eine tabellarische Übersicht über die gewöhnliche Stärkeaufspeicherung am Abend bei den Pflanzen, die von mir in dieser Hinsicht vielfach untersucht worden sind, mitzuteilen.

<i>Achillea millefolium</i> 4—5.	<i>Genm. rivale</i> 4.
<i>Actaea spicata</i> 4—5.	<i>Glechoma hederacea</i> 4.
<i>Adoxa moschatellina</i> 4.	<i>Heracleum sibiricum</i> 4.
<i>Agrostis vulgaris</i> 4.	<i>Hieracium</i> sp. 4.
<i>Anemone nemorosa</i> 4.	<i>Hypochaeris maculata</i> 4.
„ <i>hepatica</i> 3—4.	<i>Hypericum quadrangulum</i> 4.
<i>Alchemilla vulgaris</i> 4—5.	<i>Laserpitium latifolium</i> 4—5.
<i>Arenaria trinervia</i> 5.	<i>Lathyrus pratensis</i> 4—5.
<i>Calamagrostis epigejos</i> 3.	<i>Luzula pilosa</i> 5.
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> 4—5.	<i>Majanthemum bifolium</i> 2.
<i>Clinopodium vulgare</i> 4.	<i>Melandrium rubrum</i> 4.
<i>Conrallaria majalis</i> 3—4.	<i>Mercurialis perennis</i> 3—5.
<i>Dactylis glomerata</i> 3.	<i>Myrtillus nigra</i> 4—5.
<i>Daphne mezereum</i> 2—4.	<i>Origanum vulgare</i> 4—5.
<i>Dentaria bulbifera</i> 5.	<i>Orobis cernuus</i> 4—5.
<i>Deschampsia cespitosa</i> 3.	<i>Plantago lanceolata</i> 4—5.
<i>Epilobium angustifolium</i> 5.	<i>Polystichum filix mas</i> 5.
<i>Fragaria vesca</i> 4—5.	„ <i>spinulosum</i> 5.
<i>Galium boreale</i> 5.	<i>Potentilla erecta</i> 5.
„ <i>cerum</i> 5.	„ <i>verna</i> 5.
<i>Geranium sanguineum</i> 5.	<i>Primula farinosa</i> 3—5.
„ <i>silvaticum</i> 4—5.	„ <i>officinalis</i> 4—5.

Ranunculus ficaria 4.
Rubus idaeus 5.
 „ *saxatilis* 4—5.
Rumex acetosa 4—5.
Sesleria coerulea 2—4.
Solidago virgaurea 4—5.

Spiraea filipendula 5.
 „ *ulmaria* 5.
Veronica chamaedrys 4—5.
 „ *officinalis* 4—5.
Vicia sepium 4—5.

Dasselbe Resultat haben auch meine Untersuchungen über die Bäume und Sträucher geliefert, am Abend sind die assimilierenden Zellen beinahe strotzend mit Stärke gefüllt.

Die im vorhergehenden geschilderten Ergebnisse können nebst meinen übrigen Beobachtungen über die Assimilationstätigkeit in folgender Weise zusammengestellt werden.

I. Unter den vollbelaubten, stärker geschlossenen Haselsträuchern bilden folgende Pflanzen keine oder nur sehr wenig Stärke.

a) Pflanzen, die unter guten Assimilationsbedingungen für gewöhnlich sehr reichlich Stärke bilden. (Gehalt 4—5).

Achillea millefolium, *Arenaria trinervia*, *Berberis vulgaris*, *Dentaria bulbifera*, *Geranium sanguineum*, *Ger. silvaticum*, *Geum rivale*, *Geum urbanum*, *Hypericum quadrangulum*, *Laserpitium latifolium*, *Lathyrus pratensis*, *Melampyrum nemorosum*, *Myrtillus nigra*, *Primula officinalis*, *Prunus padus*, *Rubus idaeus*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Veronica officinalis*, *Veronica chamaedrys*, *Vicia sepium*.

b) Pflanzen, die nie oder nur selten das Maximum des Stärkegehalts in den Assimilationszellen erreichen, jedoch unter guten Bedingungen nicht unbeträchtlich viel, bisweilen sogar sehr viel Stärke bilden.

Anthriscus silvestris, *Campanula latifolia*, *Camp. persicaefolia*, *Daphne mezereum*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Pulmonaria officinalis*, *Ranunculus auricomus*, *Viola riviniana*.

II. In den lichterem Teilen der Bestände $\left(\frac{1}{27} - \frac{1}{33}\right)$ nicht unbeträchtlich viel Stärke aufspeichernd (3—4), in den dichterem $\left(\frac{1}{50} - \frac{1}{65}\right)$ aber nur wenig oder gar keine (1—2).

a) Pflanzen, die unter guten Bedingungen viel Stärke aufspeichern, das Maximum des Stärkegehalts erreichend.

Actaea spicata, *Aegopodium podagraria*, *Anemone hepatica*, *Asplenium filix femina*, *Lonicera xylosteum*, *Melampyrum silvaticum*, *Orobis vernus*, *Polystichum filix mas*, *Pol. spinulosum*, *Ribes alpinum*, *Spiraea ulmaria*.

b) Pflanzen, die nie oder nur selten das Maximum des Stärkegehalts erreichen, jedoch unter guten Bedingungen viel Stärke bilden.

Convallaria majalis, *Mercurialis perennis*.

III. Bisher nur ziemlich stärkereich befunden.

Trientalis europaea, *Fragaria vesca*.

IV. In den vollbelaubten Eschenhainen immer stärkefrei befunden.

Nur solche Arten, die für gewöhnlich wenig Stärke aufspeichern oder das Maximum selten erreichen.

Anthriscus silvestris, *Heracleum sibiricum*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Triticum caninum*.

V. In den Eschenhainen nicht unbedeutend viel Stärke aufspeichernd, jedoch nie das Maximum des Stärkegehalts erreichend.

Die meisten übrigen Pflanzen, welche lieber Stärke bilden.

Bei allen diesen Studien wurde vorausgesetzt, daß unter den ungleichen äußeren Verhältnissen die Neigung zur Stärkebildung bei derselben Art konstant ist. Das Licht spielt bei der Bildung von Stärke aus Zucker keine Rolle (pag. 379). Es wäre indessen nicht unmöglich, wenn es auch sehr unwahrscheinlich klingt, daß infolge der lebhaften Transpiration im Lichte die Stärkebildung da bei einem niedrigeren Zuckergehalt des Blattes stattfindet als im Schatten, und daß also die Schattenblätter zwar wenig Stärke, aber viel Zucker enthalten. Um dies zu untersuchen, wurden aus getrockneten, in Wasserdampf getöteten Blättern Extrakte bereitet, und ihr Zuckergehalt wurde dann, nachdem die löslichen Eiweiß- und Gerbstoffe mit Bleessig niedergeschlagen worden waren und die Lösung mit Salzsäure invertiert worden war, mittels Fehling's Gemisches bestimmt. Es wurden hierfür Blattportionen von ungefähr 10 g Trockengewicht angewendet. Folgende Ergebnisse wurden erhalten:

	Sonnenoffener Standort:	im Schatten:
<i>Geranium silvaticum</i>	5,5 ‰	1,6 ‰
<i>Rubus saxatilis</i>	1,04 ‰	Spuren.
<i>Anthriscus silvestris</i>	0,80 ‰	0
<i>Solidago virgaurea</i>	12 ‰	1,4 ‰
<i>Primula officinalis</i>	0	0

Es zeigte sich also, daß auch die löslichen Kohlenhydrate an Menge abnehmen, und zwar sehr bedeutend. Die Schattenpflanzen sind auf einen bedeutend geringeren Nahrungskonsum angewiesen als die respektiven Sonnenformen. Will man aber die Bedeutung des großen Überschusses an Kohlenhydraten für die Ökonomie der letzteren verstehen, so muß man auch in Betracht ziehen, inwieweit dieselben die aufgespeicherten Assimilaten in den Nachtstunden verbrauchen können. Inbezug auf unsere Vegetation ist dies früher noch nicht näher untersucht worden, weshalb im Sommer 1903 Material eingesammelt wurde, um diese Frage näher zu studieren. Im Juli wurden an zwei Tagen, im August an drei Tagen abends bei Sonnenuntergang und morgens bei Sonnenaufgang Blätter von Bäumen, Sträuchern, Stauden und Gräsern eingesammelt¹⁾. Für diese Beobachtungen wurden schöne Sommertage mit ruhigem Wetter und heiterem

¹⁾ Die Untersuchungsobjekte wurden bei Ström im Kirchspiel Österaker von meiner Verlobten eingesammelt.

Himmel ausgewählt. Die Minimaltemperatur in der Nacht im Rasen wurde von einem in einen Laden eingelegten Minimitermometer angegeben. Diese Temperaturen sind zwar oft ziemlich niedrig, aber bekanntlich ist es am Boden in der Nacht bedeutend kühler als 1–2 m höher hinauf. Ein auf gewöhnliche Weise aufgestelltes Thermometer hätte ohne Zweifel bedeutend höhere Temperaturen angegeben.

16.7. Heiter. Weiße Cumuli. Um 2 Uhr nachm. 17° 5. Min. im Rasen 6°.

27.7. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 22° 5. Min. 5°.

8./8. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 17° 0. Min. 8°.

19./8. Vormittags bewölkt, nachmittags heiter. Um 2 Uhr nachm. 16°. Min. 9°.

25.8. Heiter. Um 2 Uhr nachm. 17° 0. Min. 10°.

Die Beobachtungen finden sich in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt, wobei der Stärkegehalt der Blätter in der üblichen Weise nach Sachs angegeben worden ist.

Tabelle über Stärkegehalt der Blätter morgens und abends nach Beobachtungen im Sommer 1903.

N a m e n	16./7. bis 17./7.		27./7. bis 28./7.		8./8. bis 9./8.		19./8. bis 20./8.		25./8. bis 26./8.	
	Nm.	Vm.	Nm.	Vm.	Nm.	3,30 bis 4,30 Vm.	Nm.	Vm.	Nm.	Vm.
<i>Acer platanoides</i>	4–5	4–5	4–5	4–5	4	3	5	3	4–5	4–5
<i>Alnus glutinosa</i>	5	3–4	5	3–4	5	4	4–5	3	5	3–4
<i>Betula verrucosa</i>	5	5	5	4–5	4	3	5	2–3	4–5	3–4
<i>Corylus avellana</i>	4	3–4	5	4	4–5	4	4–5	3–4	—	—
<i>Fraxinus excelsior</i>	5	4–5	5	4–5	5	4–5	5	3–4	5	4
<i>Prunus padus</i>	5	3–4	5	3	5	4	5	3	3–5	3
<i>Pyrus malus</i>	5	5	5	4–5	5	5	5	4–5	5	5
<i>Quercus robur</i>	4–5	3–4	5	2–3	5	3	5	3	4–5	4
<i>Ribes grossularia</i>	4–5	4–5	5	5	4–5	4–5	5	3	5	4
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	4–5	5	3–4	5	4–5	5	3–4	4–5	3
<i>Syringa vulgaris</i>	5	5	5	5	5	5	5	3–4	5	5
<i>Alchemilla vulgaris</i>	4	3–4	4	3–4	4	2–4	4	2–3	—	—
<i>Anthriscus silvestris</i>	2–3	2	4	2–3	3	2	4	3–4	—	—
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	4	3–4	3–4	3–4	3–4	2–3	4	2–3	—	—
<i>Dactylis glomerata</i>	2–3	2	4	3–4	2–3	1–2	3	2	—	—
<i>Epilobium angustifolium</i>	5	5	5	5	5	5	5	4	—	—
<i>Fragaria vesca</i>	4–5	3–4	5	3–4	5	3	5	5	—	—
<i>Galium boreale</i>	5	4	5	3–4	5	4	—	—	—	—
<i>Geranium silvaticum</i>	4	2–3	4	2–3	2–4	2–3	4	2–3	—	—
<i>Gemma rivale</i>	5	4	4	3–4	5	2	4–5	2	—	—
<i>Lathyrus pratensis</i>	4–5	2–3	5	3	4	2	5	3	—	—
<i>Myrtillus nigra</i>	4	3	4–5	3	3–4	2–3	4	1–2	—	—
<i>Primula officinalis</i>	5	3–4	4	3–4	4–5	3–4	4–5	4–5	—	—
<i>Rubus idaeus</i>	5	4	5	2–3	5	2	5	3	5	2–3
<i>saxatilis</i>	4	3	5	4–5	3–4	2–3	5	2	—	—
<i>Solidago virgaurea</i>	4	4	4	2	—	—	—	—	—	—
<i>Spiraea ulmaria</i>	5	3	5	2–3	5	2	5	2	—	—
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	4	4	4	3	4	3–4	5	4–5	—	—
<i>Veronica chamaedrys</i>	5	4–5	5	4–5	5	3	5	2	—	—

¹⁾ Die fettgedruckten Ziffern geben an, an welchen Stärkegehalt die Blätter sich nähern.

Es hat sich erwiesen, daß sich in vielen, ja sogar in den meisten Blättern noch sehr bedeutende Stärkemengen am Morgen vorhanden, und besonders eigentümlich ist, daß sich die Bäume in dieser Hinsicht vor den Stauden und Gräsern auszeichnen. Unsere lichten Sommernächte sind deutlich all zu kurz und möglicherweise auch etwas zu kühl, um den ganzen aufgespeicherten Vorrat aufzubrauchen. Bloß wenn sich die Pflanzen in besonders kräftiger Entwicklung befanden, wie die ziemlich rasch wachsenden Sprosse von *Veronica chamaedrys*, *Rubus idaeus* u. a. hatte eine weitergehende Entleerung stattgefunden. Obgleich sich die Bäume im Juli und August in einer lebhaften Zuwachsperiode befinden, so ist die Entleerung von ihren Blättern gewöhnlich doch sehr unvollständig, und oft ist bei der angewandten Methode kein Unterschied zwischen den Blättern am Abend und am Morgen zu entdecken gewesen. Der große Einfluß der Temperatur in der Nacht zeigte sich besonders am 19. August, wo am Morgen die Minimaltemperatur ziemlich hoch war. Ich glaube doch, daß die hier angeführten Nachttemperaturen mit Hinsicht auf das Klima der untersuchten Gegend nicht besonders kühl waren, und daß die gemachten Beobachtungen den gewöhnlichen Verhältnissen ziemlich entsprechen, was auch einzelne Beobachtungen auf Skabholmen bestätigen. Die Sonnenpflanzen beginnen also ihre Assimilationsarbeit am Morgen mit einem ziemlich großen Vorrat an Stärke in den assimilierenden Zellen, was auf den Prozeß nachteilig einwirken muß, indem das Anhäufen von Assimilaten die Bildung von neuen sehr beeinträchtigt. Es scheint daher, als ob die Sonnenpflanzen in unseren kurzen und vielleicht auch etwas zu kühlen Sommernächten nicht alle Vorteile der reichlicheren Stärkebildung zu realisieren vermögen.

Jedoch sind diese Pflanzen im Vergleich mit den Schattenpflanzen noch sehr günstig gestellt. Leider geben die Untersuchungen mit Sachs' Jodprobe keine in wirklichen Zahlen ausdrückbaren Differenzen an, doch dürften letztere nach dem ungleichen Zuckergehalt zu urteilen sehr bedeutend sein. Bei den Schattenformen ist an regnerischen, trüben Tagen die Stärke in den Blättern nur spurenweise vorhanden oder fehlt sogar vollständig, und am Morgen ist, soweit sich meine Beobachtungen erstrecken, der Stärkegehalt unbedeutend und weit geringer als am Abend.

Die mitgeteilten Daten weisen alle darauf hin, daß mit sinkender Lichtintensität die Assimilation geringer wird und dies auch bei ganz ausgeprägten Schattenpflanzen, wie *Actaea*, *Dentaria*, *Orobis vernus*, vielen *Filices* etc. Die durch die Stärkeuntersuchungen erhaltenen Daten erlauben, wie schon vorher mehrmals gesagt ist, durchaus nicht in allen Fällen einen Vergleich zwischen verschiedenen Arten. Aber wenn nur Pflanzen, die sehr gern Stärke bilden, berücksichtigt werden, scheint aus den mitgeteilten Beobachtungen, wie sie pag. 392—393 zusammengestellt worden sind, hervorzugehen, daß bei den Schattenpflanzen die Assimilationskurve mit sinkender Lichtintensität lang-

samer fällt, als bei den Sonnenpflanzen. Die Ursache hierzu hat man in der anatomischen Konstruktion der Blätter zu suchen, bei welchen die Chloroplasten mehr gegen das Licht exponiert sind, wahrscheinlich auch in der Menge und speziellen Beschaffenheit des Chlorophylls (siehe z. B. Jönsson I, pag. 29). Von größtem Interesse ist es daher zu sehen, daß dessen ungeachtet die Assimilationsintensität vieler Schattenpflanzen soweit sinken kann, daß sonst unter gutem Lichtgenuß viel Stärke aufspeichernde Blätter im Schatten der am meisten geschlossenen Bestände sehr wenig oder gar keine solche bilden.

Mit der Ausbildung der Schattenblätter für ein besseres Ausnützen des schwächeren Lichtes folgt eine größere Empfindlichkeit gegen zu starkes Licht. Bekanntlich werden die Blätter vieler Schattenpflanzen im Sommer bleich und gelb und enthalten auch weniger Chlorophyll als die entsprechenden Schattenformen (siehe Jönsson I, pag. 14). Die Zerstörung des Chlorophylls kann unter Umständen so weit gehen, daß die Assimilation infolge hiervon sistiert oder gehemmt wird. Bei diesem schädlichen Einfluß des Lichtes wirken auch andere Faktoren mit, insbesondere, wie aus vielen meiner Beobachtungen hervorgeht, die Beschaffenheit des Bodens. Eine Pflanze, nämlich *Convallaria majalis*, die jedoch nicht als eine ausgesprochene Schattenpflanze angesehen werden kann, ist in dieser Hinsicht besonders lehrreich.

Im Frühling, wenn die Bäume noch unbelaubt sind, beobachtet man nur eine spärliche Stärkebildung in den Blättern dieser Pflanze, bisweilen sind sie beinahe stärkefrei, während doch da die anderen stärkebildenden Pflanzen einen großen Reichtum an Stärke zeigen. Wahrscheinlich hat man die Ursache hiervon darin zu suchen, daß das Chlorophyll und das Assimilationsgewebe des Blattes da noch nicht ihre völlige Entwicklung erreicht haben, denn nach B. Jönsson (I pag. 15—16) brauchen viele Pflanzen hierfür eine sehr lange Zeit, und einige kommen erst im Nachsommer zum vollen Abschluß ihrer Entwicklung¹⁾. Aber schon auf jener frühen Stufe der Entwicklung beobachtet man einen geringen Unterschied zwischen den Individuen der Laubholzbestände und denjenigen der sonnenoffenen Standorte; die ersteren sind reicher an Stärke als die letzteren. Diese Verschiedenheit wird im Hochsommer noch ausgeprägter, die Blätter an den beschatteten Orten werden breit, schön ausgebreitet und erhalten eine tiefgrüne Farbe, während die der sonnenoffenen Wiesen schwach tütenförmig zusammengezogen sind. Die Schattenform bildet nach vielen Beobachtungen nicht unbedeutend viel Stärke, während die Sonnenpflanzen ärmer daran sind. Im Gewebe der Sonnenblätter ist die Stärke in variierender Menge vorhanden, indem einige Partien gar keine Stärke enthalten, während an-

¹⁾ *Laserpitium latifolium* zeigt wahrscheinlich etwas Ähnliches. Im Vorsommer sind die Blätter auch an sonnenoffenen Standorten sehr stärkearm, im Hochsommer besonders stärkereich.

dere damit strotzend gefüllt sind. Die verschiedenen Partien sind gewöhnlich durch die Nerven scharf voneinander abgegrenzt. Es wäre ja möglich, daß eine schwächere Abfuhr der Assimilaten im Schatten den größeren Reichtum an Stärke in den Schattenblättern von *Convallaria majalis* verursachte; dies ist jedoch nicht die einzige Ursache, wenn es auch mit einwirkt, was folgende Versuche lehren. Zwei Proben von *Convallaria majalis* wurden verdunkelt, nämlich teils an einer sonnenoffenen Wiese, teils in einem schattenreichen Hain. Es dauerte ein paar Tage, bis die Blätter stärkefrei waren. Abgeschnittene, stärkefreie Schattenblätter wurden zusammen mit ebenfalls stärkefreien Sonnenblättern in Wassergläser gestellt. Eine Probe wurde auf die sonnenoffene Wiese, die andere in den tiefen Schatten placiert. Nachdem sie neun Stunden eines heiteren, warmen Sommertags assimiliert hatten (Temp. um 2 Uhr 17° S.), wurden die Blätter mittelst der Jodprobe untersucht. Es zeigte sich dabei, daß die Schattenblätter sowohl in der Sonne als auch im Schatten viel mehr Stärke gebildet hatten, als die Sonnenblätter.

Dasselbe Resultat lieferten mehrere Versuche, die in der oben beschriebenen Weise mittels der gasanalytischen Methode über die Assimilationsenergie der verschiedenen Blattformen von *Convallaria majalis* gemacht wurden. Die näheren Ergebnisse werden in der untenstehenden Tabelle mitgeteilt. Es zeigt sich, daß überall das Sonnenblatt eine schwächere Assimilationsenergie besitzt, als das Schattenblatt; das Verhältnis zwischen beiden ist jedoch sehr wechselnd, was auch zu erwarten war, da die Blätter von verschiedenen Lokalitäten eingesammelt worden sind und die individuelle Variation stets bedeutend ist.

Tabelle über endiometrische Assimilationsversuche mit Sonnen- und Schattenblättern von *Convallaria majalis*.

	Zeit	Dauer des Versuchs	Kohl- säure- gehalt	Temp.	Blatt- fl.	Per cm ² assim. CO ₂	Verh.
			%				
Schattenform	24. 8. 1900	45 Min.	4,44	19° 2	25,6	0,282	
Sonnenform			4,20		21,8	0,181	1,55 : 1,00
Schattenform	25. 8. 1900	45 " Min.	4,43	18° 1	31,1	0,266	
Sonnenform	"	"	4,54	"	27,6	0,207	1,29 : 1,00
Schattenform	27. 8. 1900	45 Min.	6,36	14° 9	30,5	0,132	
Sonnenform	"	"	4,74	"	35,5	0,037	3,59 : 1 00
Schattenform	27. 8. 1900	40 Min.	5,56	14° 6	26,5	0,126	
Sonnenform	"	"	5,59	"	31,1	0,113	1,12 : 1,00

Mehrere Beobachtungen haben nun gezeigt, daß bei demselben Lichtgenuß die Stärkeaufspeicherung im Blatte um so geringer wurde, je trockener der Boden war, sodaß an sehr trockenen Lokalitäten gar keine Stärke im Assimilationsgewebe zu entdecken war. Andere störende Momente außer einem zu starken Lichte sind also hierbei auch noch wirksam.

Ähnlich wie *Convallaria* verhalten sich *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, die im Frühling und Vorsommer ein wenig

Stärke bilden, und *Polygonatum multiflorum*, die nur lösliche Zuckerarten aufspeichern. Bei *Convallaria* und der letzten Art ist der Zuckergehalt bestimmt worden, bei beiden ist er bei den Schattenformen höher gefunden worden, nämlich:

	Sonne:	Schatten:
<i>Convallaria majalis</i>	3,57 %	5,45 %
<i>Polygonatum multiflorum</i>	4,62 %	5,75 %

Wenden wir uns nun zu den anderen, gewöhnlich schattenliebenden Pflanzen, nämlich *Mercurialis perennis*, *Actaea spicata*, *Anemone hepatica*, an welche sich noch einige Vorsommer- und Frühjahrspflanzen eng anschließen, nämlich *Dentaria bulbifera* und *Anemone nemorosa*, so habe ich bei den Sonnenformen dieser Pflanzen stets einen größeren Stärkegehalt gefunden, wenn sie sich nicht an sehr trockenen oder sonst sehr ungünstigen Lokalitäten befanden. Bei näherer Untersuchung zeigt es sich, daß etwas später im Sommer kleine, kreisrunde Flecken im Blatte der Sonnenformen entstehen, welche gar keine Stärke enthalten, während das umgebende Gewebe von Stärkekörnern strotzend gefüllt ist. Besonders gilt dies von *Actaea spicata*; bei den Individuen, die an humusreichen Plätzen stehen, sind die Flecken nur vereinzelt und klein. Die Blätter dieser Sonnenformen haben übrigens ein bleicheres, schwächeres Grün, enthalten also wahrscheinlich weniger Chlorophyll als die entsprechenden Schattenformen. Dasselbe unregelmäßige Verteilen von Stärke im Blatte beobachtet man auch bei *Anemone hepatica* und *Mercurialis perennis*. Große Partien des Assimilationsgewebes sind sehr reich an Stärke, andere enthalten dagegen keine. Die stärkefreien Partien sind oft durch die Nerven umschrieben und scheint da das Blattgewebe zerstört zu sein, und tatsächlich trocknen diese Teile bald völlig ein. Dieses eigentümliche Verhalten der Schattenpflanzen an sonnenoffenen Plätzen scheint mir dadurch am besten erklärt zu werden, daß die Assimilation so lange steigt, bis das Assimilationsgewebe zerstört wird. Auch dürfte bei diesen Gewächsen eine Anhäufung von Assimilaten stattfinden, indem der Verbrauch derselben infolge krankhafter Veränderungen nur gering ist.

Für eine längere Periode scheinen also die Schattenpflanzen das volle Tageslicht nicht zu vertragen, mehrere krankhafte Veränderungen treten ein. Auf der anderen Seite sind sie auch für die Beleuchtungsveränderungen infolge der Belaubung sehr empfindlich, was meine Beobachtungen deutlich lehrten. Im Frühling, wo die Bestände noch unbelaubt sind, haben sie also in der Regel ihre beste Assimilationsperiode.

Das Anhäufen von Assimilaten in den Zellen und das Fehlen solcher spricht nichts aus über die Assimilationsenergie, mit welcher das Blatt das dargebotene Licht für die Assimilation verwenden kann. Wenn z. B. das Blatt im Schatten sehr wenig, das in der Sonne reichlich Stärke enthält, so kann jedoch das Schattenblatt infolge des größeren Chlorophyllgehalts bei

demselben Lichtgenuß rascher Kohlensäure zersetzen als das Sonnenblatt, was auch einige Versuche lehrten. Beispielsweise werden folgende Versuche angeführt:

Namen	Zeit	Dauer des Ver- suches	Kohl- säure- gehalt	Temp.	Blattfl.	Per cm ² assim. CO ₂	Verh.
			0/0				
<i>Anemone hepatica</i> Sonne	22. 8. 1900	45 Min.	4,31	21,0	11,0 cm ²	0,0119	2,48 : 1,00
<i>Anemone hepatica</i> Schatten	"	"	4,16	"	13,0 cm ²	0,295	
<i>Anemone hepatica</i> Sonne	22. 8. 1900	45 Min.	5,10	20,9	14,0 cm ²	0,0303	1,21 : 1,00
<i>Anemone hepatica</i> Schatten	"	"	4,70	"	11,5 cm ²	0,0377	
<i>Anemone hepatica</i> Sonne	23. 8. 1900	45 Min.	5,02	21,5	13,3 cm ²	0,0148	1 : 1
<i>Anemone hepatica</i> Schatten	"	"	4,80	"	12,3 cm ²	0,0147	
<i>Solidago virgaurea</i> Sonne	27. 8. 1900	40 Min.	3,71	13,0	8,9 cm ²	0,067	2,65 : 1,00
<i>Solidago virgaurea</i> Schatten	"	"	3,86	"	13,4 cm ²	0,163	
<i>Solidago virgaurea</i> Sonne	28. 8. 1900	45 Min.	5,09	14,2	17,0 cm ²	0,164	1,36 : 1,00
<i>Solidago virgaurea</i> Schatten	"	"	5,40	"	13,1 cm ²	0,224	
<i>Rubus saxatilis</i> Sonne	31. 8. 1900	95 Min.	6,16	13,3	15,2 cm ²	0,0568	1,33 : 1,00
<i>Rubus saxatilis</i> Schatten	"	"	5,21	"	13,5 cm ²	0,0755	

Trotz aller Konstruktionseigentümlichkeiten, welche die Pflanzen im Schatten darbieten, wie die bessere Exposition der Chloroplasten gegen das Licht, die weiteren Zufuhrgänge für Kohlensäure zu den assimilierenden Zellen, stehen sie jedoch den Sonnenpflanzen, wie aus diesen Untersuchungen hervorgeht, weit nach in bezug auf Nahrungskonsum. Dieser Umstand hat sicherlich in vielen Hinsichten den Bau und die Entwicklung dieser Gewächse beherrscht, was im Schlußkapitel näher diskutiert wird. Dies äußert sich auch unter anderem durch eine geringere Atmung im Schatten. Die Pflanzen haben bekanntlich, wie übrigens alle Organismen, mehr oder weniger weitgehendes Vermögen, den Stoffwechsel nach Bedarf zu regulieren, was den Pflanzen ermöglicht, sich wechselnden äußeren Bedingungen anzupassen. Die Veränderungen des Stoffwechsels zeigen sich auch in der mehr oder weniger lebhaft werdenden Atmung an. Durch diesen Prozeß geht den Pflanzen ein großer Teil des Kohlenstoffes verloren, für die schwach assimilierenden Pflanzen entsteht daher ein Bedürfnis, diese Abgabe, wenn möglich, herabzusetzen.

Es ist schon bekannt, daß die Nahrungsbedingungen einen wesentlichen Einfluß auf die Intensität der Atmung ausüben, bei geringerer oder mangelnder Nahrung atmen die Pflanzen weniger als bei genügender Nahrungszufuhr. Kosiński (1) hat mit

Aspergillus niger ausgedehnte Versuche gemacht über die Abhängigkeit der Atmungsintensität von Nahrungsbedingungen und dargetan, daß diese Pflanze in dieser Beziehung einer weitgehenden Veränderung fähig ist. Ad. Mayer (I) war der erste, der die Atmung der Schattenpflanzen studierte. Er untersuchte die allbekannte Stubenpflanze *Aspidistra elatior*, die in den dunkelsten Zimmern zu wachsen vermag, und fand, daß diese nur $\frac{1}{25}$ von der Kohlensäuremenge ausscheidet, welche eine gleichgroße Quantität Weizenpflanzen in derselben Zeit ausatmete. Geneau de Lamarlière (I) fand bei vielen Versuchen mit Sonnen- und Schattenblättern desselben Baumes immer die Atmungsintensität weit geringer bei den Schattenblättern als bei den Sonnenblättern.

Ein direkter Einfluß des Lichtes auf die Atmung ist nach allen kritischen Untersuchungen nicht anzunehmen, wenigstens nicht in wesentlichem Grade: ein Wechsel von Beleuchtung und Dunkelheit bleibt ohne Einwirkung. Die von den vorher erwähnten Forschern konstatierte geringere Atmung der Schattenpflanzen dürfte daher ihren Grund hauptsächlich darin haben, daß sie sich unter schlechteren Nahrungsbedingungen befinden.

Es wurden in den Sommern 1899–1901 nicht wenige Versuche vorgenommen, um eine Vorstellung zu gewinnen, wie weit sich die Schattenformen in den belaubten Beständen von den respektiven Sonnenformen unterscheiden, auch wurden bei einigen Bäumen die äußeren und inneren Blätter in dieser Hinsicht miteinander verglichen. Die Beobachtungsergebnisse sind in den zwei folgenden Tabellen enthalten.

Tabelle über Atmungsintensität der äußeren und inneren Blätter einiger Bäume.

Pflanze	Zeit	Dauer des Vers.	t ⁰	Blatt- fläche cm ²	Trocken- gewicht	CO ₂ pro cm ²	CO ₂ pro cg	Verh. ¹⁾
<i>Fraxinus excel-</i> <i>sior</i> a.	2. 9. 1899	3 St.	16 ⁰ 0	23,27	0,1749	0,0116	0,0154	1,50 : 1,00
<i>Fraxinus excel-</i> <i>sior</i> i.	"	"	"	15,70	0,0926	0,0078	0,0139	1,11 : 1,00
<i>Sorbus aucupa-</i> <i>ria</i> a.	2. 9. 1899	4 St.	16 ⁰ 0	3,98	0,0379	0,0178	0,0019	1,07 : 1,00
<i>Sorbus aucupa-</i> <i>ria</i> i.	"	"	"	5,22	0,0424	0,0167	0,0020	1,00 : 1,05
<i>Prunus padus</i> a.	28. 8. 1899	4 St.	10 ⁰ 5	18,08	0,1053	0,00648	0,00111	3,43 : 1,00
<i>Prunus padus</i> i.	"	"	"	22,05	0,1037	0,00189	0,0004	2,74 : 1,00
<i>Corylus avellana</i> a.	2. 9. 1899	3h,25m	15 ⁰ 0	34,28	0,1674	0,0063	0,0012	5,91 : 1,00
<i>Corylus avellana</i> i.	"	"	"	37,42	0,0890	0,0011	0,0004	3,00 : 1,00

¹⁾ In dieser Kolumne werden zuerst die Verhältnisse zwischen den Kohlensäuremengen pro Blattfläche, dann pro Trockengewicht berechnet angegeben.

Tabelle über Atmungsintensität der Sonnen- und Schattenformen bei derselben Art.

N a m e n	Zeit	Dauer des Vers.	t °	Blatt- fläche cm ²	Trocken- gewicht g	CO ₂ pr. cm ³	CO ₂ pr. cgr. cm ³	Verh.
<i>Actaea spicata</i> ¹⁾	14. 8. 1900	3 St.	17° 7	29,5	—	0,00138	—	1,75 : 1,00
„ „ ²⁾	„	„	„	30,7	—	0,00242	—	—
<i>Corrallaria majalis</i> ³⁾	9. 7. 1901	„	17° 0	13,7	0,0790	0,0110	0,0190	2,10 : 1,00
„ „ ⁴⁾	„	„	„	13,0	0,0702	0,0108	0,0190	1,19 : 1,00
„ „ ⁵⁾	„	„	„	24,9	0,0817	0,00522	0,0160	1,57 : 1,00
„ „ ⁶⁾	„	„	„	27,9	0,1067	0,00690	0,0170	1,12 : 1,00
<i>Dentaria bulbifera</i> ³⁾	5. 7. 1901	„	18° 0	17,4	0,0759	0,0150	0,0343	2,38 : 1,00
„ „ ⁵⁾	„	„	„	20,5	0,0563	0,0063	0,0231	1,48 : 1,00
<i>Geranium sanguineum</i> ⁷⁾	28. 8. 1899	2 St.	10° 0	5,8	0,0416	0,00903	0,0125	2,20 : 1,00
„ „ ⁸⁾	„	„	„	4,7	0,0290	0,00410	0,0067	1,87 : 1,00
<i>Heracleum sibiricum</i> ⁷⁾	28. 8. 1899	4 St.	10° 0	14,7	0,0304	0,0130	0,0627	2,65 : 1,00
„ „ ²⁾	„	„	„	23,1	0,0785	0,0049	0,0144	4,35 : 1,00
<i>Laserpitium latifolium</i> ⁷⁾	23. 8. 1899	4 St.	13° 8	18,2	—	0,0110	—	1,77 : 1,00
„ „ ¹⁾	„	„	„	19,5	—	0,0062	—	—
<i>Lonicera xylosteum</i> ⁷⁾	22. 8. 1899	6 St.	17° 2	11,1	—	0,0168	—	2,00 : 1,00
„ „ ¹⁾	„	„	„	10,0	—	0,0084	—	—
<i>Myrtillus nigra</i> ⁷⁾	28. 8. 1899	4 St.	8° 8	12,1	0,1031	0,0049	0,0058	2,58 : 1,00
„ „ ⁹⁾	„	„	„	10,9	0,0836	0,0019	0,0024	2,42 : 1,00
<i>Paris quadrifolia</i> ³⁾	5. 7. 1901	3 St.	18° 0	13,7	0,0490	0,0092	0,0263	2,10 : 1,00
„ „ ⁵⁾	„	„	„	15,5	0,0376	0,0046	0,0189	1,39 : 1,00
<i>Rubus idaeus</i> ⁷⁾	24. 8. 1899	5 St.	13° 2	19,6	0,1000	0,0104	0,0208	4,95 : 1,00
„ „ ⁹⁾	„	„	„	21,8	0,0595	0,0021	0,0078	2,67 : 1,00
<i>Rubus saxatilis</i> ⁷⁾	24. 8. 1899	5 St.	13° 2	17,4	0,1327	0,0088	0,0115	2,44 : 1,00
„ „ ¹⁾	„	„	„	23,1	—	0,0036	—	—
<i>Spiraea ulmaria</i> ¹⁰⁾	26. 8. 1899	4 1/2 St.	10° 8	32,0	0,1768	0,0054	0,0097	2,25 : 1,00
„ „ ²⁾	„	„	„	41,3	0,1399	0,0024	0,0088	1,10 : 1,00
<i>Solidago virgaurea</i> ⁷⁾	23. 8. 1899	4 St.	14° 5	16,0	—	0,0108	—	3,86 : 1,00
„ „ ¹⁾	„	„	„	15,0	—	0,0028	—	—
<i>Viburnum opulus</i> ⁷⁾	24. 8. 1899	5,20 St.	13° 2	24,0	—	0,0072	—	4,24 : 1,00
„ „ ¹⁾	„	„	„	27,0	—	0,0017	—	—

Ziehen wir zuerst die Laubblätter der Bäume in Betracht, so fällt es sofort in die Augen, daß die Blätter bei den zwei Arten mit den lichten Kronen, welche eine ganz gleichmäßige Verteilung der Assimilationsarbeit zeigen, ziemlich gleich atmen, während sich bei *Prunus padus* und *Corylus avellana* ein bedeutender Unterschied in der Atmungsintensität zeigt. Die anderen Versuchsobjekte sind an verschiedenen Lokalitäten eingesammelt worden, immer zeigt sich jedoch im Schatten eine bedeutende Abschwächung der Atmungsintensität, welche bei einigen Versuchen ganz bedeutende Werte erreichen kann. Meine Versuche weisen auch eine lebhaftere Atmung bei *Paris quadrifolia* und

1) Haselhain. 2) Eschenhain. 3) Humusland in Sonne. 4) Humusarmer Sand in Sonne. 5) Humusland im Schatten von Haselsträuchern. 6) Humusarmer Sand im Schatten von Haselsträuchern. 7) Sonnenoffene Wiese. 8) Wacholdergebüsch. 9) Gebüsch aus Erlen, *Prunus padus*, Wacholder u. n. a. 10) In einem *Spiraea*-Bestande am Ufer.

Convallaria majalis nach, die gewöhnlich an sonnenoffenen Standorten weniger Stärke enthalten als im Schatten, bei diesen können die Nahrungsbedingungen kaum die Ursache der ungleichen Intensität sein. Die Versuche mit diesen Pflanzen sind an heiteren Tagen vorgenommen worden: möglicherweise ist die höhere Temperatur, welcher die Sonnenpflanzen vor dem Versuch ausgesetzt waren, eine Ursache hierzu. Weitere Versuche und ausgedehnte Studien über die Atmung würden sicherlich wichtige Ergebnisse über die Nahrungsökonomie und das Anpassungsvermögen der Pflanzen liefern. Immerhin sind schon die hier gemachten Beobachtungen von gewissem Interesse, sie haben alle, obschon die Versuchsobjekte von verschiedenen Lokalitäten stammten, bei den Schattenindividuen eine deutliche Herabminderung der Atmungsintensität gezeigt. Dies kann möglicherweise auch durch eine Verlangsamung der Lebensprozesse erklärt werden. Aber es ist auch möglich, daß die herabgesetzte Atmung eine wirkliche Ersparnis des Kohlenstoffmaterials bedeutet, daß die Schattenpflanzen dieselbe Arbeit mit einer geringeren Materialverschwendung ausführen als die Sonnenpflanzen. Der Zerfall der kompliziert gebauten chemischen Vereine kann nämlich in ungleicher Weise verlaufen; bei den Succulenten z. B. entstehen durch die Atmung organische Säuren ungleicher Konstitution, die später in mannigfacher Weise in der Pflanze verwendet werden. Es wäre vielleicht eine lohnende Aufgabe zu untersuchen, ob der Zerfall der Kohlenhydrate bei der Atmung bei den ausgeprägten Schattenpflanzen in anderer Weise verläuft als bei den Sonnenpflanzen.

Kap. VIII. Über die Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsgewebes, insbesondere des Palisadenparenchyms der Blätter.

Es ist seit Stahl's (I) grundlegenden Arbeiten eine von vielen Forschern bewiesene Tatsache, daß das Licht auf die Ausbildung des Assimilationsgewebes, insbesondere des Palisadenparenchyms großen Einfluß ausübt. In gutem Lichte werden die Palisadenzellen länger und in vielen Fällen werden mehr Schichten solcher ausgebildet als im Schatten, wo diese Zellen ganz kurz bleiben und gewöhnlich nur ein einschichtiges Gewebe darstellen (Pick, Dufour, Groszlik u. a. siehe z. B. Bürgerstein, Mat. etc. III, Wien 1901). Andere besonders transpirationsbefördernde oder auch die Wasserversorgung erschwerende Momente wirken in derselben Richtung ein, wie die größere oder geringere Feuchtigkeit des Bodens und der Luft, gleichwie die Ausbildung des Wurzelsystems (Areschoug, Vesque, Mer, Lothelier, Lesage u. a. siehe weiter Bürgerstein l. c.).

Die Reaktion der Pflanzen gegen äußere Bedingungen fällt jedoch bei ungleichen Pflanzen sehr verschieden aus; einige sind sehr empfindlich und weisen ganz große Veränderungen auf, andere sind mehr stabil und bleiben unter den wechselnden

Bedingungen wesentlich gleich. Diese letzteren haben die Ausbildung des Assimilationssystems weit mehr erblich festgehalten als die früheren. Die Reaktion gegen das Licht kann sich schon bei der ersten Generation zeigen, wie die Versuche von Lothelier, Mer u. a. lehren oder auch später. Nach den interessanten Beobachtungen Nordhausen's (1) zu urteilen, können sich nämlich auch Nachwirkungen geltend machen. Schattenzweige von Bäumen behalten nach diesem Verfasser ihren Charakter bei, auch wenn sie im vollen Licht zum Austreiben kommen; die Schatten- und Lichtzweige eines Baumes verhalten sich in vielen Hinsichten wie zwei Rassen von ungleicher Lichtstimmung und festgehaltenem Bau der Blätter.

Durch Anwenden der Wiesner'schen Lichtmessungsmethode ist es nun möglich, die Reaktion des Blattes bei ungleichem

Fig. 8. *Corylus avellana*. Blätter unter verschiedenem Lichtgenusse assimilierend. a) Südseite eines Strauches, trockener Standort. b) Nordseite eines Strauches, frischer Standort. a) und b) sind Sonnenblätter von äußeren Teilen der Laubkrone. c) Innenblatt, Lichtgenuß = $\frac{1}{20}$. d) Blatt von einem plagiotrogen Zweige im Schatten einer Fichte. Lichtgenuß = $\frac{1}{33}$. e) Innenblatt im Innern eines Bestandes. Lichtgenuß = $\frac{1}{50}$.

Lichtgenuß zu verfolgen und als Beispiel wird aus meinen Beobachtungen *Corylus avellana* angeführt. Dieser Strauch besitzt Blätter, die gegen ungleiche Beleuchtung sehr empfindlich sind. Die beigegeführten anatomischen Bilder (Fig. 8), die wie auch alle folgenden unter derselben Vergrößerung gezeichnet sind, illustrieren dies sehr gut. Das von der Südseite eines Strauches genommene Blatt hat zwei Reihen dicht aneinander stehender Palisadenzellen, und unter den Zellen des Schwammparenchyms zeigen einige Neigung zu derselben Form und zwar diejenigen, welche nahe an der Unterseite stehen. Das Blatt von der Nordseite eines Strauches ist nicht völlig so dick wie das frühere,

bloß eine Reihe Palisadenzellen ist völlig ausgebildet, die zweite ist ziemlich lückenhaft und die Zellen haben oft nicht die typische Form der Palisadenzelle. Die inneren Blätter weichen sehr von den äußeren ab, und zwar um so mehr, je stärker der Schatten im Innern des Strauches ist. Bloß eine Reihe Palisadenzellen ist ausgebildet, und diese Zellen werden um so kürzer, je stärker der Schatten ist, in welchem das Blatt lebt. Das oberste Blatt *c* ist vom Innern eines Strauches mit einer ziemlich lichten Laubkrone entnommen, der Lichtgenuß beträgt da ungefähr $\frac{1}{20}$ vom gesamten Tageslicht. Das Blatt *c* stammt vom innersten Teile eines dichten Bestandes her, wo der Lichtgenuß bloß ein $\frac{1}{50}$ des gesamten Tageslichtes beträgt. Das Blatt *d* hat seine Entwicklung im Schatten einer Fichte vollzogen und einen Lichtgenuß von $\frac{1}{33}$ des gesamten Tageslichtes gehabt. Wie ein Betrachten der beigegeführten Figuren lehrt, werden mit sinkender Lichtintensität die Palisadenzellen kürzer, und es zeigt sich bei den Lichtbestimmungen eine große Übereinstimmung zwischen den Lichteinflüssen und der Reaktion der Pflanze. Ein wirklicher Parallelismus zwischen Lichtgenuß und Größe der Palisaden ist indessen nicht zu erwarten. Das Blatt *d* ist sicher bei demselben Lichtgenuß entwickelt worden, den es im Sommer genießt, über die anderen fehlen leider die nötigen Beobachtungen. Sie können ganz gut im Frühling entwickelt worden sein, wo die Haselsträucher noch nicht völlig belaubt gewesen waren.

Gewöhnlich kommen nämlich die inneren Zweige und Sprosse eines Baumes früher zum Austreiben der Knospen als die äußeren, und genießen dabei einen höheren Lichtgenuß als nachher im Sommer. Dagegen erhalten die unter ziemlich guten Lichtbedingungen sich entwickelnden Blätter oft einen ganz ausgeprägten Schattenblattbau, der dem im Sommer herrschenden Lichtgenuß am nächsten angepaßt ist. Die Reaktion des Blattes ist nämlich nach den angeführten Untersuchungen Nordhausen's nicht allein eine direkte Anpassung, sondern es machen sich dabei auch frühere Vegetationsperioden geltend und wirken als Nachwirkungen ein; auch dürften etwaige Korrelationen hier von Bedeutung sein (Nordhausen I pag. 33).

Es fragt sich nun, wie sich die Sträucher in den Laubholzbeständen verhalten. Dieselben genießen da im Frühling ein gutes, für eine reiche, lebhafte Assimilation ausreichendes Licht, im Sommer sind sie aber stark beschattet, so daß bei vielen die Assimilation nur ein Minimum erreicht. Ist es das stärkere Frühlingslicht, welches den Bau der Blätter beherrscht, oder waltet hier das schwächere Sommerlicht durch etwaige Nachwirkungen ob? Ein Vergleich zwischen den Formen derselben Art auf den sonnenoffenen Wiesen, in den dichten Haselbeständen und den immer beschatteten Wacholder- und Fichten-

beständen liefert sehr gute Aufschlüsse über diese Frage. Als Beispiele werden hier einige Pflanzen angeführt, die in ihrem Bau sehr empfindlich gegen ungleichen Lichtgenuß reagieren.

Als erstes Beispiel wird hier *Ribes alpinum* angeführt. Dieser Strauch kommt in den Laubwiesen unter sehr verschiedenen Lichtbedingungen vor, die Art ist allgemein auf sonnenoffenen Wiesen, auch auf ziemlich trockenen; im letzteren Falle werden die Blätter ziemlich klein und sind gewöhnlich buckelig zusammengebogen. In den Eschen- und Haselhainen, auch in

Fig. 9. *Ribes alpinum*. Bau der Blätter unter verschiedenem Lichtgenusse. a) Sonnenblatt, offene Wiese $L = 1$. b) Schattenblatt, Haselhain L im Frühling $= \frac{1}{25} - \frac{1}{30}$, im Sommer $= \frac{1}{40} - \frac{1}{50}$. c) Schattenblatt, Wacholdergebüsch $L = \frac{1}{17} - \frac{1}{20}$. d) Schattenblatt, Fichtenbestand $L = \frac{1}{30}$. e) Schattenblatt, Fichtenbestand $L = \frac{1}{80}$.

den dichtesten, kommt diese Art als eine wahre Charakterpflanze vor, ebenso in den Wacholder- und Fichtenbeständen, wo sie indessen, wenn der Schatten sehr stark wird, nur ein kümmerliches Dasein fristet. Die beigegefügte Fig. 9 gibt die Blattschnitte von *Ribes alpinum* unter verschiedenen Bedingungen wieder. Das Blatt a stammt von einem Strauch auf einer sonnenoffenen Wiese. Das Palisadenparenchym ist schön ausgebildet, ein-

schichtig, die unmittelbar darunter liegenden Zellen zeigen außerdem eine große Neigung, palisadenähnlich zu werden. Das Schwammparenchym ist sehr luftreich und besteht aus wenig-armigen Zellen mit ungewöhnlich dicken Wänden, es enthält ein mehr bleichgrünes Chlorophyll; besonders in der Mitte des Blattes ist es wesentlich heller als in den Palisadenzellen und den der unteren Epidermis am nächsten liegenden Zellen. Das Blatt b stammt von einem Strauch in einem Haselhain. Der Sproß genoß beim Austreiben der Knospe im Frühling einen Lichtgenuß am Mittag von $\frac{1}{2,5} - \frac{1}{3}$ des gesamten Tageslichtes, und das Blatt erreichte unter diesen guten Lichtbedingungen seine völlige Entwicklung und assimilierte noch einige Zeit hinterher sehr lebhaft. Mit der Belaubung der Hasel treten ganz andere Bedingungen ein, der Lichtgenuß sank auf $\frac{1}{40} - \frac{1}{50}$ des Tageslichtes und die Assimilation wurde entsprechend herabgesetzt. Der Bau des Blattes weicht von demjenigen der sonnen-offenen Wiese nur wenig ab, die Palisadenzellen erreichen dieselbe Höhe, der Unterschied im Bau der Oberhaut ist sehr klein, nur fehlt bei den den Palisaden am nächsten liegenden Zellen die Neigung gestreckt und zylindrisch zu werden.

Ein ganz anderes Aussehen haben die Blätter, welche unter schwachem Lichtgenuß ihre Entwicklung vollziehen. Zuerst betrachten wir ein Blatt aus einem Wacholdergebüsch. Dieses ist unter einem Lichtgenuß von $\frac{1}{17} - \frac{1}{20}$ des gesamten Tageslichtes entwickelt worden und hat auch den ganzen Sommer hindurch im gedämpften Licht seine Assimilationsarbeit auszuführen gehabt. Im Vergleich mit den Blättern vom Strauche im Haselhain ist dieses Blatt bedeutend schwächer ausgebildet. Die Oberhautzellen sind dünner, und vor allem erreichen die Palisaden nie dieselbe Höhe wie bei dem Blatte aus dem Haselhain, obschon unser Blatt im Sommer unter besserer Beleuchtung arbeitet. Sogar das Schwammparenchym ist, wenn auch bedeutend luftreicher, doch nicht so mächtig wie bei dem „Haselhainblatte“. Das Blatt, welches aus einem Fichtenhain stammt, hat im Sommer ungefähr dieselben Lichtbedingungen wie das „Haselhainblatt“ gehabt; die Unterschiede sind aber außerordentlich groß, die Palisaden erreichen noch nicht einmal ihre typische, zylindrische Form, sondern zeigen eine Neigung schwach trichterförmig zu werden. Noch mehr unterscheiden sich die Blätter, welche von absterbenden Sträuchern unter einer Fichte gepflückt sind. Die schwach trichterförmigen Palisaden werden nur halb so hoch wie bei den normalen Blättern. Ein Vergleich zwischen den „Haselhainblättern“ auf der einen Seite sowie den „Wacholdergebüsch-“ und „Fichtenhain“-Blättern auf der anderen zeigt genügend die große Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsparenchyms, insbesondere der Pali-

saden. Das stärkere Frühlingslicht ist bei dieser Art ausschlaggebend. Die genannten Standorte sind einander in den übrigen Hinsichten sehr gleich, die relative Feuchtigkeit ist nach meinen zahlreichen Beobachtungen wahrscheinlich sehr gleichmäßig verteilt. Der Boden war überall frisch. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß das Licht hier der bestimmende Faktor bei der Entwicklung gewesen ist.

War der Einfluß des nur schwachen Sonnenlichtes im Haselhain auf die Ausbildung des Blattes von *Ribes alpinum* von geringerer Bedeutung, so bewirkt er bei anderen Pflanzen eine ausgeprägte Veränderung. Als Beispiel für letzteren Fall sei *Lonicera xylosteum* angeführt. Die beigegefügte Figur gibt Blattsnitte von diesem Strauch von verschiedenen Standorten wieder; a. stammt von einer sonnenoffenen Wiese, b. von einem Eschenhain, welcher bezüglich des Baues der Blätter mit dem Haselhain die größte Übereinstimmung hat, c. von einem Fichtenhain, ziemlich licht, $L = \frac{1}{25}$. Das „Eschenhainblatt“ ist bedeutend dünner, die Palisaden stehen weniger dicht, das Blatt ist bedeutend luft-

Fig. 10. *Lonicera xylosteum*. Bau der Blätter unter verschiedenem Lichtgehalt. a. Sonnenblatt von einer offenen Wiese $L = 1$. b. Schattenblatt aus einem Eschenhain L im Frühling $= \frac{1}{2}$ (ungefähr), im Sommer $= \frac{1}{14} - \frac{1}{18}$. c. Blatt aus einem Fichtenhain $L = \frac{1}{25}$.

reicher, besonders im Schwammparenchym. Das Blatt c. stammt aus einem Fichtenhain, es ist in allen Teilen weniger ausgebildet. Es ist bedeutend dünner und hat sehr schwache Palisaden, inbezug auf die Ausbildung steht es den Blättern aus den Eschenhainen und den unter weit schlechteren Lichtbedingungen arbeitenden Haselhainblättern bedeutend nach.

Hier werden noch zwei Arten genannt, nämlich *Rubus saxatilis* und *Geranium silvaticum*. Die Unterschiede zwischen den Blättern auf sonnenoffenen Wiesen und denen in Eschen-

und Haselhainen sind nicht besonders groß. Aber schärfer tritt die außerordentlich große Bedeutung des Frühlingslichtes hervor, wenn Blätter aus den lichten Fichtenhainen zum Vergleich herangezogen werden. Bei beiden Arten erreicht da das Assimilationsparenchym bloß eine schwache Entwicklung, die Palisaden sind stets mehr oder minder trichterförmig und haben große Lücken in ihrer Aneinanderreihung. Besonders schwach, ja sogar kümmerlich entwickelt sind die Assimilationszellen bei

Fig. 11. *Geranium silvaticum* links. *Rubus saxatilis* rechts. a. Sonnenblatt. b. Schattenblatt aus einem Haselhain. c. Schattenblatt aus einem Fichtenbestand.

Rubus saxatilis, doch hatten die Blätter sowohl von *Rubus* als auch von *Geranium* im Sommer in den Fichtenbeständen einen höheren Lichtgenuß als in den Haselbeständen.

Solidago virgaurea erbieht uns ein Beispiel einer Pflanze, die unter sehr verschiedenen Lichtbedingungen fortkommen kann, und deren Blätter sehr empfindlich gegen das Licht reagieren. Bei vollem Lichtgenuß, wie auf den offenen Wiesen, werden die Blätter sehr dick, die Palisaden bilden zwei Reihen Zellen, die ziemlich dicht aneinander stehen, die Basalblätter sind dicker und mehr dicht gebaut, als die oberen Stengelblätter, die ziemlich reich an Interzellularen sind. Im Haselhain erhalten die im Frühling entwickelten Basalblätter einen von den entsprechenden Sonnenblättern sehr abweichenden Bau, sie werden bedeu-

tend reicher an Interzellularen, bloß eine Reihe Palisaden wird ausgebildet, die Zellen werden kürzer und zeigen eine Neigung trichterförmig zu werden; noch mehr ausgeprägt sind die im Sommer entwickelten Stengelblätter, die zuweilen, wenn *Solidago* im Sommer sterile Sprossen im Schatten der Hasel erzeugt, zur

Fig. 12. *Solidago virgaurea*. Blätter von verschiedenen Standorten in den Laubwiesen. a. und b. von einer sonnenoffenen Wiese, a. Basalblatt, b. Stengelblatt. c. und d. aus einem Haselhain, c. Basal-, d. Stengelblatt, e. Basalblatt aus einem Fichtenhain.

Ausbildung kommen. Die letzte Figur e stellt ein Basalblatt vor, das unter den Fichten entwickelt worden ist, der Lichtgenuß war da ziemlich hoch, $\frac{1}{25}$ ungefähr, trotzdem zeigt es nur eine schwache Ausbildung des Assimilationssystems und steht in dieser Hinsicht den Basalblättern im Haselhain bedeutend nach.

Die hier angeführten Pflanzen, deren Zahl aus meinen Beobachtungen leicht vermehrt werden konnte, zeigen alle in sehr deutlicher Weise die große Bedeutung des Frühlingslichtes für die Ausbildung des Assimilationsparenchym. Es ist das stärkere Frühlingslicht, welches die Pflanzen in den noch unbelaubten Beständen genießen, das hier maßgebend ist. Pflanzen, die bei ihrer Entwicklung einen herabgesetzten Lichtgenuß haben, der indessen weit größer ist als der, den die Pflanzen in den

belaubten Haselbeständen genießen, erhalten eine weit geringere Ausbildung des Assimilationssystems.

Außerdem sehen wir, daß die Empfindlichkeit der Pflanzen gegen das wenig gedämpfte Licht in den unbelaubten Beständen bei ungleichen Arten sehr verschieden ist. Bei *Ribes alpinum* sind die Blätter von sonnenoffener Wiese und dem Haselhain einander gleich, die Unterschiede sind ziemlich unbedeutend; hierher gehören auch *Geranium silvaticum* und *Rubus saxatilis*. Andere dagegen weisen weitgehende Veränderungen auf, wie z. B. *Lonicera xylosteum* und *Solidago virgaurea*, ebenso *Prunus padus* nach meinen Beobachtungen. Die Empfindlichkeit der Pflanzen ist deutlich sehr verschieden, doch dürfte sich das schwächere Licht im Sommer in wesentlichem Grade bei diesen Pflanzen als Nachwirkung geltend machen.

Nur wenige Pflanzen entwickeln in den belaubten Haselbeständen neue Blätter, in den lichtesten Teilen, $\frac{1}{27} - \frac{1}{33}$, ist dies der Fall bei *Rubus saxatilis*, aber da die kleinen Blätter der langen Triebe auch bei den Sonnenpflanzen von den Basalblättern im Bau abweichen, so ist es nicht angebracht, diese Blätter mit den im Frühling entwickelten Blättern zu vergleichen.

Bei der Anpassung der Laubblätter gegenüber dem Lichte dürfte das am Mittag eintretende absolute Maximum ausschlaggebend sein für die Reaktion der Pflanzen und nicht die Lichtsumme; die am Mittag ermittelten Zahlen des relativen Lichtgenusses an verschiedenen Standorten haben also hier einen größeren Wert als beim Schätzen der Assimilationsbedingungen.

Die hier angeführten Beobachtungen, die meines Wissens ein früher nicht beobachtetes Kapitel in der Biologie der Schattenpflanzen ausmachen, zeigen, welchen großen Nutzen man von Anwenden der Wiesner'schen Lichtmessungsmethode bei pflanzengeographischen Forschungen haben kann.

Kap. IX. Versuche über die Transpiration der Pflanzen auf sonnenoffenen Wiesen und in Beständen, insbesondere in dicht geschlossenen Haselhainen.

Es dürfte außer den Nahrungsforderungen keinen Faktor geben, der für das Fortkommen einer Pflanze unter verschiedenen Umständen und auf ungleichen Standorten bedeutender ist als ihr Vermögen, das zugängliche Wasser aufzunehmen und die Abgabe desselben zu regulieren. Die Bilanz zwischen Aufnahme und Abgabe des Wassers beherrscht in vielen Hinsichten die innere und äußere Ausbildung der Organe. Die Einrichtungen, welche ein für die Pflanze ökonomisches Abgeben erzielen, treten in vielen Fällen scharf zu Tage, und die Anpassungserscheinungen gegen zu starke Transpiration sind ein beliebtes Kapitel der Ökologie geworden. Das jeweilige Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, ist zwar bei den Pflanzen sehr un-

gleich, die diesbezüglichen Ausbildungen und verschiedenen physiologischen Eigenschaften des Wurzelsystems in dieser Hinsicht sind noch sehr wenig studiert worden und besonders ist die physiologische Seite dieses Problems noch sehr wenig entwickelt. Und doch dürfte gerade dieses Vermögen, wie weiter unten gezeigt wird, ebenso sehr wie die Transpiration für das Gedeihen einer Pflanze an einem bestimmten Standort von Bedeutung sein.

Viele äußere Faktoren üben auf die Transpiration einen großen Einfluß aus, nämlich Temperatur, Feuchtigkeit und Bewegung der Luft, das Licht, Zugänglichkeit des Wassers im Boden und der Vorrat des letzteren an Nahrung.

Mit sich steigender Temperatur wird die Transpiration lebhafter, ebenso bei geringerer Feuchtigkeit der Luft. Die Transpiration der Pflanzen folgt indessen nicht völlig den physikalischen Gesetzen der Ausdunstung, sondern die Pflanze besitzt in ihrer Organisation viele Möglichkeiten, dieselbe nach Bedarf zu regulieren. Außerdem ist die Wasserdampfabgabe der Zellen nach den Interzellularen im Blatte nicht bloß als eine physikalische Erscheinung zu betrachten, sondern auch als ein vitales Phänomen. Viele Beobachtungen sprechen für eine solche Auffassung. Die Blätter vermögen nämlich infolge der pumpenden Wirksamkeit der Zellen im Blattgewebe sogar gegen einen nicht unbeträchtlichen hydrostatischen Druck Wasser aufzusaugen, wie die schönen Versuche von Dixon (I) lehren.

Durch den Wind erfahren die Pflanzen auch eine bedeutende Steigerung der Transpiration, die nach den experimentellen Untersuchungen Wiesner's (II) sogar hohe Werte erreichen kann; indessen gibt es einige Pflanzen, welche im Gegensatz hierzu im Winde schwächer transpirieren, indem sich ihre Stomata bei Erschütterung schließen. Temperatur, Feuchtigkeit und Bewegung der Luft, diese drei Faktoren, machen sich auf sonnenoffenen Wiesen mehr geltend als in den geschlossenen Beständen. Unter diesen drei dürfte jedoch die Feuchtigkeit für sich allein nicht von größerer Bedeutung sein; denn nach den Beobachtungen von Curtis (I) erleidet die Transpiration bei kleinen Veränderungen relativer Luftfeuchtigkeit keine meßbaren Veränderungen, und wie meine zahlreichen Observationen lehrten, sind die Differenzen an verschiedenen Standorten im Durchschnitt sehr gering.

Von weit größerer Bedeutung als diese drei Faktoren dürfte der sehr ungleiche Lichtgenuß sein.

Ein bedeutender Teil der Lichtenergie, welche das Blatt und besonders das Chlorophyll absorbiert, wird in Wärme umgesetzt und beim Verdampfen des Wassers gebunden. Die Rolle, welche hier das Licht spielt, ist zuerst von Wiesner (I) durch eine Reihe Untersuchungen klargelegt worden. Welche bedeutende Energiemengen hier in Betracht kommen, zeigen vor allem die großartig angelegten Untersuchungen, welche Brown (I) zusammen mit Escombe ausgeführt hat. Bei einem Ver-

suche an der Sonnenblume fand dieser Verfasser an einem klaren Augusttage folgende Werte (stets pro Quadratm. und Stunde). Die einfallende Lichtenergie hatte einen Wert von 600 000 Grammkalorien, hiervon wurden 166 800 beim Verdampfen des Wassers und 3 200 bei der Assimilation der Kohlensäure gebunden; das Blatt hatte also 28 % von der gesamten Energie absorbiert, davon waren 27,5 % bei der Transpiration und nur 0,5 % bei der Assimilation verwendet worden. Der „ökonomische Coëffizient“ der Pflanzen ist also sehr niedrig, variiert je nach den äußeren Umständen und ist gar kein konstanter Faktor; im diffusen Licht betrug die Totalenergie in einem Falle 60 000 Grammkalorien, wovon 57 000 oder 95 % absorbiert wurden. Hiervon fanden 55 380 Verwendung bei der Transpiration, 1620 bei der Assimilation. Im direkten Sonnenlichte verschiebt sich also die Energieverwendung zum Vorteil der Transpiration. Das Verhältnis zwischen den bei der Transpiration und Assimilation verwendeten Energiemengen war nämlich im Sonnenlichte ungefähr wie 52:1, im diffusen Licht wie 34:1. Schon hieraus können wir schließen, daß die Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen und in den Baumbeständen die dargebotene Energie sehr ungleich verwenden. Die Ursachen für die bedeutenden Unterschiede, welche in bezug auf die Transpiration zwischen den sonnenoffenen Wiesen und den geschlossenen Beständen gefunden worden sind, dürften auch meiner Ansicht nach hauptsächlich in dem ungleichen Lichtgenuß zu suchen sein.

Auf den vermutlichen Einfluß des Bodens auf die Transpiration an den ungleichen Standorten werde ich am Schluß des Kapitels etwas eingehen.

Aber wie transpirationsfördernd auch die Bedingungen auf den Wiesen im Vergleich mit denen in den Beständen sind, so verändert sich der äußere und innere Bau der Pflanze doch so sehr an den verschiedenen Standorten, daß sich der Effekt doch nicht ohne weiteres berechnen läßt. In den geschlossenen Beständen finden wir die dünnen, flach ausgebreiteten Blattscheiben, welche geeignet sind, die gesamte Energie zu empfangen; auf den sonnenoffenen Wiesen dagegen nehmen die Blätter ganz andere Lagen ein, sie sind oft mehr oder weniger vertikal aufgerichtet, wie z. B. bei *Majanthemum bifolium*, vielfache Veränderungen in der Exposition und Krümmungen der Blattscheibe kommen zustande, die alle den Effekt erzielen, dem direkten Sonnenlicht zu entweichen. Die Strahlen treffen gewöhnlich das Blatt unter geneigtem Winkel, wobei die Absorption geringer ist als beim senkrechten Einfall derselben. Die Veränderungen im anatomischen Aufbau sind nicht weniger bedeutend, die Unterschiede aber bei verschiedenen Pflanzen sehr ungleich ausgeprägt. Sie zeigen sich in einer mächtigeren Entwicklung des Hautgewebes, insbesondere ist die Kutikula nicht unbedeutend stärker entwickelt bei den Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen als bei denjenigen in den Baumbeständen. Das ganze Blatt ist auch dicker, die Palisadenzellen sind länger

und stehen dichter aneinander, und die Interzellularen sind beschränkt. Alle diese Veränderungen werden gewöhnlich als transpirationshemmend angesehen.

Es war mir daher von Anfang an von großem Interesse, zu untersuchen, inwieweit diese Veränderungen im Bau der Pflanzen an den verschiedenen Standorten die Transpiration regulieren konnten. Dies war ein weit schwierigeres Problem als das, über die ungleiche Assimilation eine Vorstellung zu gewinnen. Hier steht uns nämlich keine so handliche und wertvolle Methode wie die Jodprobe Sachs' zur Verfügung; zwar ist Stahl's Kobaltpapier in vielen Fällen verwendbar, und habe ich auch davon Nutzen gehabt, doch schien mir dieses Verfahren für meine Frage zu ungenau zu sein. Es war direkt nötig, quantitative Bestimmungen auszuführen. Zu diesem Zwecke wandte ich teils Potometer an, teils nahm ich genaue Wägungen mit in Töpfen eingesetzten Pflanzen vor.

Die Potometer waren von einer sehr einfachen Konstruktion. Ein in 1_{100} cm³ genau kalibriertes Rohr wurde mittels eines Kautschukpfropfens mit einem U-förmigen weiteren Rohre vereinigt, in dessen anderem Ende die zu untersuchende Pflanze mittels eines gut schließenden Korkes befestigt wurde. Beim Einsetzen der Pflanze wurde immer dafür Sorge getragen, daß sich keine Luftblasen im oberen Teil des U-förmigen Rohres bildeten, welchem Umstande bei einiger Übung auch leicht vorgebeugt werden konnte. Vor und nach dem Versuche wurde die Pflanze gewogen und die Gewichts-differenzen beim Schätzen des transpirierten Wassers in Rechnung gezogen, denn bekanntlich entspricht nicht immer die Menge des aufgesogenen Wassers derjenigen des transpirierten, zuweilen wird mehr Wasser abgegeben als aufgesogen, zuweilen trifft auch das Umgekehrte ein. Zweige, Sprossen oder einzelne Blätter wurden von verschiedenen Plätzen gewählt und eine Stunde lang oder auch längere Zeit ins Wasser gesetzt, sodaß sich die Pflanzen vollsaugen konnten. Nach Bestimmung des Gewichtes wurden sie in das Potometer eingeführt, auf ihren natürlichen Standort gesetzt, und die Menge des aufgesogenen Wassers wurde für jede Stunde bestimmt.

Diese Versuche hatten jedoch bloß einen beschränkteren Wert; längere Serien konnten auf diese Weise nicht ausgeführt werden, denn bei einem abgeschnittenen Sproß oder Blatte sinkt immer infolge des unvermeidlichen Welkens die Transpiration mehr und mehr, und etwaige krankhafte Veränderungen sind außerdem noch in Betracht zu ziehen. Für kürzere Versuchszeiten und beim Vergleich zwischen Individuen derselben Art unter verschiedenen Umständen hat jedoch diese Methode immer einen gewissen Wert.

Wie in einem früheren Kapitel gesagt, wurden, um den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich zu kommen, die Pflanzen in Töpfe eingesetzt. Schon im Vorsommer 1900 wurden einige Versuche in dieser Richtung gemacht, aber von diesen

waren nur wenige gelungen. Im Herbst 1900 pflanzte ich mehrere Pflanzen sorgfältig in Töpfe ein; es wurden nur kleinere Individuen gewählt, das Wurzelsystem und die übrigen unterirdischen Teile wurden so gut wie möglich geschützt. Die Töpfe mit den Pflanzen wurden, um dem Zerbrechen durch Frost vorzubeugen, während des Winters in einen Keller gesetzt und zeitig im Frühling 1901 auf den respektiven Standorten ausgesetzt. Die Individuen von beschatteten Beständen wurden in dem mullreichen Boden dieser Standorte eingepflanzt, diejenigen von den sonnenoffenen Wiesen in den mehr mit Sand gemischten Mull der offenen Plätze gesetzt.

Im Mai 1901 und Mitte Juni desselben Jahres wurden noch mehrere Individuen in Töpfe gesetzt: im allgemeinen gelangen diese Versuche gut, alle Individuen aber, welche ein paar Tage lang Turgescenzveränderungen im Blatte durch Welken gezeigt hatten, und bei welchen also zu vermuten war, daß das Wurzelsystem einen größeren Schaden erlitten hatte, wurden aus der Serie entfernt. Auf diese Weise wurde dafür Sorge getragen, daß nur mit völlig frischen Individuen experimentiert wurde. In der Tat hatten auch meine Versuchspflanzen ein sehr schönes Aussehen erhalten, besonders da, wo sie im Schatten standen, es waren viele wirklich stattliche Individuen unter ihnen.

Keine Pflanze wurde zum Versuch genommen, ehe sie nicht wenigstens zwei Wochen auf dem sonnenoffenen, resp. beschatteten Standort gestanden, und dabei ein völlig frisches Aussehen behalten hatte. Auch nach dem Abschluß des Versuches standen die Pflanzen noch mehrere Wochen völlig frisch und dieselben Individuen konnten daher diesen Sommer mehrmals zu Transpirationsversuchen verwandt werden. Ich hoffe also, daß ich mit so gesunden Pflanzen, wie unter diesen Umständen überhaupt möglich, experimentiert habe. Daß zwischen Individuen derselben Art auch auf demselben Standort sich Differenzen inbezug auf die Transpiration zeigten, war ja ganz natürlich, es war überhaupt nichts anderes zu erwarten. Die gefundenen Transpirationsdaten können natürlich nicht denselben Anspruch auf Genauigkeit in jeder Hinsicht beanspruchen, wie die unter sehr guten Versuchsbedingungen im Laboratorium angestellten Versuche, besonders war es unmöglich, allen individuellen Schwankungen vorzubeugen, und dies umsomehr, als die Pflanzen von verschiedenen Standorten genommen worden waren. Die gefundenen Daten sind jedoch im allgemeinen so einförmig und eindeutig, daß die individuellen Schwankungen auf das Hauptresultat meiner Untersuchungen sicherlich nicht eingewirkt haben.

Wegen der großen Mühe, die solche Versuche erforderten, war es natürlich schwer, Transpirationsversuche an mehreren Standorten anzustellen, ich begnügte mich daher, meine Versuche an zwei Standorten vorzunehmen, die als sehr charakteristisch für die Laubwiesen angesehen werden konnten, nämlich auf einer sonnenoffenen Wiese und in einem stark und dicht geschlossenen Haselhain. Diese zwei Standorte waren in den

Sommern 1899 und 1900 inbezug auf Temperatur und Feuchtigkeit sehr genau studiert worden, mit Hinsicht auf die relative Feuchtigkeit war im Durchschnitt kein Unterschied zwischen beiden gefunden worden, die Temperatur aber war in dem Haselhain ein wenig niedriger. Auf der sonnenoffenen Wiese genossen die Pflanzen beinahe den ganzen Tag das gesamte Tageslicht, bloß spät am Nachmittag waren die Versuchspflanzen von einer Heuscheune schwach beschattet: im Haselhain war der Lichtgenuß sehr reduziert und betrug am Mittag $\frac{1}{60} - \frac{1}{65}$. Da

ich bloß eine Wage hatte, mußten die Pflanzen von dem beschatteten Standorte in die kleine Hütte getragen werden, hierbei wurden sie ein paar Minuten dem vollen Sonnenlichte ausgesetzt, dies dürfte aber die Transpirationszahlen der beschatteten Pflanzen nur so wenig erhöht haben, daß die Veränderung nicht weiter von Bedeutung ist. Es geschieht ja oft auch an windigen Tagen, daß sich die Zweige der Haselsträucher in kräftiger Bewegung befinden und dann der Sonne dann und wann einen Augenblick ungehinderten Zutritt gestatten können. Derartige Schwankungen der Lichtintensität sind in der Natur natürlich unvermeidlich.

Wollte man den natürlichen Verhältnissen so nahe wie möglich kommen, müßte man ja auch dem Boden in den Töpfen denselben Feuchtigkeitsgehalt geben, wie ihn die natürlichen Standorte haben; dies zu realisieren schien indessen sehr schwierig zu sein; deshalb zog ich vor, den Boden so weit es möglich war, bei allen Versuchen ungefähr gleich naß zu halten. Ehe ich eine Transpirationsserie begann, wurden daher alle Versuchspflanzen, so weit es möglich war, gleichmäßig begossen, bis der Boden dem Finger deutlich feucht erschien. Inbezug auf den Wassergehalt dürften sich also die Pflanzen unter optimalen Transpirationsbedingungen befunden haben.

Töpfe von drei verschiedenen Dimensionen wurden dabei angewandt, nämlich die kleinsten mit einem Volumen von zirka 1 l, die mittleren von 2,5 l und die größten von 3,5 l. Je nach der Größe wurden die Individuen in die verschiedenen Töpfe eingesetzt.

Wie vorher erwähnt worden ist, wurden die Töpfe, um die Wasserverdunstung von oben in den Töpfen oder durch die Topfwände zu verhüten, in Zinkgefäße gesetzt. Der Deckel war in zwei Hälften geteilt und wurde mittels Messingklammern am Gefäßrande befestigt. Um einen luftdichten Verschuß zu erzielen, wurde noch der Gefäßrand mit Baumwachs und Paraffin bestrichen. Das Loch, durch welches die transpirierenden Organe emporragten, wurde mit Baumwolle ausgefüllt, diese danach vorsichtig mit einem Gemisch von Wachs und leichtgeschmolzenem Paraffin überstrichen, dadurch war der Lochrand mit den niederen Teilen der Pflanze innig zusammengekittet. Nach einigen mißlungenen Versuchen gelang es mir, diese Operation auszuführen, ohne den Pflanzen den geringsten Schaden zuzufügen. Auch Pflanzen mit empfindlichen und weichen Blattstielen, wie

z. B. *Allium ursinum* litten dabei keinen Schaden und hielten sich nach dieser Operation genau ebenso lange frisch, wie die an natürlichen Standorten stehenden Pflanzen.

Die Töpfe mit Sonnenpflanzen wurden in kleine Löcher im Boden eingesenkt und der Deckel mit frisch abgepflückten Blättern bedeckt, um dadurch die direkte Bestrahlung abzuwehren. Ich hoffe, daß sich infolgedessen die Temperatur in den Töpfen nicht viel von derjenigen des Bodens unterschieden hat.

Einige Vorversuche überzeugten mich, daß ich durch diese Anordnung einen genügenden Verschluß erzielt hatte. Am 18./6. wurden zwei Töpfe mit feuchter Erde auf die beschriebene Weise in Zinkgefäße eingeschlossen und in Löchern auf der sonnenoffenen Wiese aufgestellt. Folgende Gewichte wurden erhalten:

		A.	B.
18. 6.	1 h 45 ^m V. M.	2340,63 gr.	1272,63 gr.
"	6 h 45 ^m N. M.	2340,65 gr.	1272,63 gr.
19. 6.	11 h V. M.	2340,64 gr.	1272,64 gr.
"	7 h 15 ^m N. M.	2340,64 gr.	1272,64 gr.
20. 6.	9 h 45 ^m V. M.	2340,65 gr.	1272,64 gr.
21. 6.	10 h 40 ^m V. M.	2340,65 gr.	1272,66 gr.
22. 6.	9 h N. M.	2340,86 gr.	1272,70 gr.

Während dieser Versuchszeit war das Wetter teils schön und klar, teils war der Himmel bewölkt, ja es fiel sogar ein schwacher Regen. Beide Töpfe wurden in der Versuchszeit ein wenig schwerer, aber unbedeutend, die Unterschiede an einem Tag liegen innerhalb der Empfindlichkeitsgrenze der Wage. Bei den Transpirationszahlen, die ich erhalten habe, kann der hiervon herrührende Fehler höchstens 0.5 % erreichen, gewöhnlich beträgt er nur einige Hunderteile % und kann also völlig unberücksichtigt bleiben. Die Gewichtsveränderungen dürften hauptsächlich ihren Grund in einiger Bildung von Zinkoxid an den Außenseiten der Topfwände gehabt haben.

Die Fläche der Blätter wurde auf die vorher erwähnte Weise bestimmt, bei den folgenden Versuchen ist die Transpirationssumme nur für eine Fläche berechnet worden, die also bloß eine Seite des Blattes repräsentiert und nicht, wie oft gebräuchlich, Ober- und Unterseite zusammengenommen.

Zuerst werden hier zehn Potometerversuche angeführt, welche alle im Sommer 1899 gemacht worden sind: die Transpirationszahlen sind pro 10 cm² berechnet.

I. 6./7. 1899. 9 h 21^m — 12 h 21^m V. M.

Temperatur und Witterung:

Haselhain.

9 h V. M. 23°. 87 %.

Sonnenoffene Wiese.

8 h 30^m V. M. 25,5°. 80 %.

Heiter.

Erste Stunde. Versuchszeit.

Geranium silvaticum. Schatten 3,48 cg. 3,8 cg. 3,77 : 1

Sonne 13,21 " 16,4 " 4,32 : 1.

II. 4./8. " 1899. 11 h 55^m — 12 h 8^m M. — 1 h 55^m N. M.

Versuchsplätze: Offene Wiesen und ein Hain aus Erlen, Eschen, Faulbäumen (*Prunus padus*), Wacholder u. a. (Rel. Lichtgenuß = $\frac{1}{30}$.)

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 17° 9. 57 0/0. Heiter. Frisch N.

Rubus idaeus. Jahressprosse in lebhaftem Wachstum befindlich.

Sonne. 4,44 cg. 2,04:1.

Schatten. 2,16 „

III. 4. 8. 1899. 12h 25m — 12h 35m bis 1h 25m — 1h 35m.

Versuchsplätze: Dieselben wie beim vorigen Versuche.

Solidago virgaurea. Sprosse in lebhaftem Wachstum.

Sonne. 5,43 cg. 5,66:1.

Schatten. 0,96 „

IV. 7. 8. 1899. 2h 10m — 2h 17m bis 7h 10m — 7h 17m N. M.

Versuchsplätze: Dieselben wie beim vorigen Versuche.

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 11° 6. 70 0/0. Fast heiter. Schw. NNO.

Prunus padus. Sonnen- und Schattensprosse mit mehreren Blättern.

Sonne. 3,04. 1,58:1.

Schatten. 1,92.

V. 8. 8. 1899. 11h 27m — 11h 37m bis 12h 27m — 12h 37m.

Versuchsplätze: Innere und äußere Teile eines großen Bestandes aus *Spiraea ulmaria*.

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 13° 0. 77 0/0. Bewölkt.

Spiraea ulmaria.

Sonnenblatt. (Lichtintensität = 0,276). 2,65 cg. 1,56:1.

Schattenblatt. („ „ = 0,163). 1,69 „

VI. 9. 8. 1899. 10h 32m — 10h 35m V. M. bis 12h 32m — 12h 35m N. M.

Versuchsplätze: Haselhain. (Rel. Lichtgenuß = $\frac{1}{40}$) und sonnenoffene Wiese.

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 15° 4. 52 0/0. Heiter. Frisch N.

Ribes alpinum. Reichbelaubte Sprosse von sonnenoffener Wiese und Haselhain.

Sonne. 6,14 cg. 3,41:1.

Schatten. 1,80 „

VII. 9. 8. 1899. 12h 50m — 1h bis 5h — 5h 5m N. M.

Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Haselhain.

Lonicera xylosteum. Reichbelaubte Sprosse von Sträuchern in Sonne und Schatten.

Sonne. 8,23 cg. 2,30:1.

Schatten. 3,58 „

VIII. 10. 8. 1899. 10h — 10h 40m V. M. bis 12h — 12h 40m N. M.

Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Haselhain.

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 15° 4. 62 0/0. Fast heiter. Schw. N. O.

Ribes alpinum. Reichbelaubte Sprosse von Sträuchern aus den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.

Sonne. 5,00 2,28:1.

Schatten. 2,19.

IX. 29. 8. 1899. 12h 45m bis 7h 45m N. M.

Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiese und Bestand aus Erlen, Eschen, Faulbäumen, Wacholder u. a.

Temperatur und Witterung:

2h N. M. 15° 7. 56 0/0. Heiter. Schw. N.

Myrtillus nigra. Reichblättrige Sprosse von den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.

Sonne. 3,29 cg. 3,05:1.

Schatten. 1,08 cg.

X. 2. 9. 1899. 12h 15m bis 4h 45m N. M.

Versuchsplätze: Sonnenoffene Wiesen und Wacholderbestand.

Temperatur und Witterung:

2h 5m N. M. 14° 6. 89 %. Fast heiter. Fr. S.

Geranium sanguineum. Reichblättrige Sprosse aus den respektiven sonnenoffenen und beschatteten Standorten.

Sonne. 9,06 cg. 1:1.

Schatten. 9,01 cg.

Außer No. X zeigen diese alle eine weit lebhaftere Transpiration bei den Pflanzen der sonnenoffenen Wiesen als bei denen in den geschlossenen Strauch- und Baumbeständen, und die Unterschiede erreichen vielfach ganz außerordentliche Werte wie z. B. bei den Versuchen mit *Solidago virgaurea*, wo das Sonnenindividuum 5 bis 6 mal stärker transpirierte als das Individuum im Schatten. Diese Versuche können jedoch keinen tieferen Einblick in die Verhältnisse gewähren, die Methode ist dafür zu roh und läßt keine längeren Versuche zu. Mit den in Töpfen eingesetzten Individuen wurden dagegen ziemlich lange Versuchsserien angestellt, die bisweilen eine ganze Woche oder noch länger dauerten. Bei der Auswahl der Versuchsobjekte wurde so verfahren, daß ich teils solche Arten untersuchte, die auf sonnenoffenen Standorten Palisadenzellen ausbilden, im Schatten aber nur kürzere derartige erhalten oder sogar einen wahren Schattenblattbau bekommen, teils solche schattenliebende, die sowohl in der Sonne als auch im Schatten wachsen können, ohne den anatomischen Bau wesentlich zu verändern, und die auch bei vollem Lichtgeuß keine Palisaden ausbilden.

Zu der ersten Kategorie gehören von den von mir untersuchten Arten *Spiraea ulmaria*, *Geranium silvaticum*, *Fragaria vesca*, *Achillea millefolium*, *Geum rivale*, *Veronica chamaedrys*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis*, die alle auf den sonnenoffenen Wiesen gut fortkommen; diesen schließen sich die Schattenpflanzen *Dentaria bulbifera* und *Stachys silvatica* an. Zu der zweiten Kategorie gehören *Conrallaria majalis*, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Tricentalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Luzula pilosa* und *Anemone hepatica*. Außerdem wurden einige Versuche mit jungen Individuen von *Calluna vulgaris* gemacht.

Ehe ich auf die nähere Mitteilung meiner Versuchsergebnisse übergehe, mögen vorerst einige Bemerkungen über den anatomischen Bau der Sonnen- und Schattenblätter der untersuchten Arten vorausgeschickt werden.

Spiraea ulmaria. Im Schatten sind die Blätter dieser Art eben und flach ausgebreitet, dünn und von einer ziemlich lichtgrünen Farbe, in der Sonne werden die Blattlappen etwas zusammengebogen und parallel mit den Nerven gefaltet. Im inneren Bau unterscheiden sich die Sonnen- und Schattenblätter sehr voneinander. Die Sonnenblätter sind bedeutend dicker, und haben zwei Reihen ziemlich dichtstehender Palisaden, das Schwammparenchym ist auch ziemlich dicht. Die obere Epidermis hat ziemlich dicke Außenwände und eine deutliche Kutikula. Einzelne Schleimzellen kommen hier und da in der oberen Epidermis vor. Die Schattenblätter, deren Typus in Fig. 13b sehr

ausgeprägt hervortritt, wo ein Blatt aus den am meisten geschlossenen Haselbeständen gewählt ist, weichen hiervon sehr ab. Es kommen daselbst keine deutlichen Palisaden zur Entwicklung, die Assimilationszellen zeigen eine große Neigung trichterförmig zu werden, das Mesophyll ist bedeutend luftreicher und die äußere Epidermiswand sehr dünn. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite des Blattes, von grauen Haaren geschützt, so daß sie sich nicht gut rechnen lassen.

Fig. 13. *Spiraea ulmaria*. a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Achillea millefolium. Die Blätter auf den sonnenoffenen Standorten sind ziemlich reich an grauen oder weißen, langen Haaren. Die feinen Lappen der Spreite sind gewöhnlich ein wenig gegeneinander zusammengebogen, im Schatten werden sie dagegen mehr eben ausgebreitet, und die Haare sind da bedeutend spärlicher. Das Sonnenblatt hat eine gut ausgebildete Epidermis, besonders ist die Außenwand sehr dick und die Kutikula ist kräftig entwickelt. Das Mesophyll besteht zum größten Teil aus Palisadenzellen, die schräg gegen die Spitze des Blattlappens gerichtet sind. Das Mesophyll ist sehr locker, und die einzelnen Palisadenzellen liefern gewöhnlich einen breiten Raum zwischen einander. Auf der Oberseite des Blattes sind die Palisaden länger als auf der Unterseite, sonst zeigt das Blatt große Neigung isolateral zu werden. Die Spaltöffnungen finden sich im Niveau der Epidermis. Die Schattenblätter haben eine dünnere Epidermis, die Spaltöffnungen liegen oft ein wenig über dem Niveau der übrigen Zellen erhöht, die Palisaden sind völlig so hoch wie bei dem Sonnenblatte und schräg gegen die Spitze des Blattlappens gerichtet. Das Mesophyll ist im ganzen ein

Fig. 14. *Achillea millefolium*. Querschnitt durch ein Blattlappen eines Sonnenblattes.

wenig lockerer als beim Sonnenblatte. Spaltöffnungen kommen auf beiden Seiten des Blattes vor.

Veronica chamaedrys. Im Äußeren ist ein deutlicher Unterschied zwischen den Sonnen- und Schattenblättern, die ersteren sind etwas zusammengebogen und etwas gefaltet, im Schatten sind die Blätter mehr eben und flach ausgebreitet. Das Sonnenblatt hat eine Reihe deutlicher Palisadenzellen, die bisweilen schräg gegen die Blattspitze hin gerichtet sind, die unter diesen liegenden Zellen zeigen auch eine große Neigung palisadenähnlich zu werden, das Mesophyll ist ziemlich locker, sogar die Palisaden liefern große Interzellularen zwischeneinander. Im Schatten der Haselsträucher sind die Palisaden sehr kurz, eine zweite Reihe solcher Zellen kommt nicht zur Ausbildung, das Mesophyll ist ungefähr ebenso luftreich wie bei dem Sonnenblatte, die Epidermiszellen haben dünnere Wände. Spaltöffnungen finden sich hauptsächlich nur auf der Unterseite, im Schatten 205, in der Sonne 251 pro qmm.

Fig. 15. *Veronica chamaedrys*. a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Geranium silvaticum. (siehe Näheres Fig. 11 pag. 408). Im Schatten sind die Blätter horizontal flach ausgebreitet, an sonnenoffenen Wiesen dagegen, besonders da, wo der Boden etwas trocken ist, sind die Blattlappen zusammengebogen und oft gefaltet. Im inneren Bau unterscheiden sich die Blätter ziemlich wenig voneinander, sowohl das Schatten- wie auch das Sonnenblatt hat eine Reihe schöner, gut ausgebildeter Palisaden. Die Palisaden der Schattenblätter sind an der Basis etwas mehr zugespitzt, sonst weichen sie wenig von denjenigen der Sonnenblätter ab. Das Mesophyll des Schattenblattes ist im ganzen lockerer und luftreicher als dasjenige des Sonnenblattes; die Epidermis hat dickere Außenwände. Nur auf der Unterseite kommen Spaltöffnungen vor, in der Sonne 285, im Schatten 200 pro qmm.

Geum rivale. Im Schatten sind die Blätter bedeutend größer und breiter als an den sonnenoffenen Plätzen und haben auch mehr flach ausgebreitete Spreiten. An sonnenoffenen Lokalitäten sind sie ein wenig zusammengebogen. Der Unterschied im anatomischen Bau ist ziemlich ausgeprägt. Die Sonnenform hat eine Reihe schön ausgebildeter Palisaden, und bisweilen gibt es einige schwache Andeutungen zu einer zweiten Reihe, das Schwammparen-

chym ist ziemlich dicht. Im Schatten erhalten die Palisaden eine nur schwache Ausbildung, sie werden ungefähr ebenso breit als lang, das Mesophyll ist im ganzen bedeutend lockerer bei dem Schattenblatte als bei dem Sonnenblatte. Spaltöffnungen kommen an beiden Seiten des Blattes vor. Im Schatten Oberseite 8, Unterseite 160, in der Sonne Oberseite 57, Unterseite 205 pro qmm.

Fig. 16. *Geum rivale*. a. Sonnenblatt, b. Schattenblatt aus einem Haselhain.

Fragaria vesca. Im Äußeren unterscheiden sich die Sonnen- und Schattenblätter dieser Art nicht viel voneinander, in der Sonne sind die Blätter mehr zusammengebogen und sehr schwach gefaltet, im Schatten mehr flach ausgebreitet. Im anatomischen Bau unterscheiden sie sich auch nicht sehr voneinander; zwei Reihen kurzer Palisaden finden sich an der oberen Seite des Blattes sowohl bei der Sonnen- als auch bei der Schattenform vor, das Schwammparenchym besteht aus einem Paar Zellschichten. Das Schattenblatt hat etwas kleinere Chloroplasten und ist lockerer gebaut als das Sonnenblatt, die Außenwände der Epidermiszellen sind dünner, sonst stimmen beide Blätter sehr miteinander überein. Die obere Epidermis ist reichlich mit Schleinzellen versehen. Die Unterseite hat lange, einzellige Haare, mit dicken Wänden, dieselben sind gegen das Blatt gedrückt.

Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes, von dichtstehenden Haaren geschützt, die reichlicher bei der Sonnenform vorkommen, im Schatten 160, in der Sonne 220 pro qmm.

Fig. 17. *Fragaria vesca*. Querschnitt eines Schattenblattes.

Solidago virgaurea. Über den Sonnenblattbau dieser Pflanze geben die auf pag. 409 mitgeteilten Figuren ein Bild. Die Grundblätter sind sehr dick, haben zwei Reihen nicht besonders hoher Palisaden, das Schwammparenchym ist ziemlich stark entwickelt, Spaltöffnungen finden sich an beiden Seiten der Blätter. Die Stengelblätter haben zwei Reihen etwas kürzerer Palisaden, das Schwammparenchym ist auch schwächer, aber reicher an Interzellularen. Im Schatten sind die Blätter bedeutend dünner, die Palisaden sind breiter und liefern größere Interzellularen

zwischen einander, die Epidermiszellen haben bedeutend schwächere Außenwände. Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten, auf der Unterseite des Blattes in der Sonne 108, auf der Oberseite 74 pro qmm.

Rubus saxatilis. Bei dieser Art sind Transpirationsversuche nur mit der Schattenform angestellt worden. Das Schattenblatt von *Rub. saxatilis* hat eine Reihe schöner Palisaden, das Schwammparenchym hat vielarmige Zellen, nimmt aber keinen größeren Teil des Blattquerschnittes ein. Das Mesophyll ist sehr locker und luftreich. Die Epidermiszellen sind ziemlich groß, die Außenwände sind nicht besonders dünn (siehe übrigens Fig. 11b p. 408). Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, 145 pro qmm im Schatten.

Convallaria majalis. Die Schattenblätter dieser Pflanze sind flach ausgebreitet und zeigen große Neigung, eine horizontale Lage einzunehmen, die Sonnenblätter dagegen sind tütenförmig zusammengezogen und vertikal gestellt. Das Schattenblatt hat eine tiefgrüne Farbe, das Sonnenblatt ist mehr bleichgrün. Im anatomischen Bau unterscheiden sich die Blätter nicht sehr von einander. Das Mesophyll besteht aus 5—6 Schichten Parenchymzellen, die sich quer gegen die Längsrichtung des Blattes erstrecken, und die durch kleine Ausstülpungen miteinander kommunizieren. Das Mesophyll ist bei den Sonnen- und Schattenblättern nicht besonders locker, jedoch ein wenig dichter bei dem Sonnenblatte. Die Epidermiszellen haben bei dem Sonnenblatte ein wenig dichtere Außenwände als bei dem Schattenblatte. Spaltöffnungen kommen auf beiden Seiten des Blattes vor, ein wenig reicher auf der Unterseite, in der Sonne Oberseite 80, Unterseite 90, im Schatten Oberseite 57, Unterseite 68 pro qmm.

Fig. 18. *Convallaria majalis*. a. Querschnitt eines Sonnenblattes, b. die quergestreckten Mesophyllzellen an der Unterseite des Blattes in Flächenansicht.

Majanthemum bifolium. Im Schatten nehmen die Blätter eine fast horizontale Lage ein, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie vertikal aufgerichtet. Das Schattenblatt hat eine mehr tiefgrüne Farbe als das Sonnenblatt, welches oft fast bleichgrün erscheint. Das Mesophyll des Blattes besteht aus ziemlich gleichförmigen Zellen, an der Oberseite sind dieselben breiter als hoch und haben unregelmäßige, ganz kurze Arme, wodurch sie miteinander kommunizieren, sie stellen eine Art Schwammparenchym-

zellen dar. An der Unterseite haben die Zellen längere Arme und liefern größere Interzellularen zwischen einander. Im anatomischen Bau unterscheiden sich die Blätter nur wenig voneinander. Das Sonnenblatt ist kaum weniger locker gebaut als das Schattenblatt, die Außenwände der Epidermiszellen sind ein

Fig. 19. *Majanthemum bifolium*. a) Sonnenblatt. b) Schattenblatt. Querschnitte.

wenig dicker. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, in der Sonne 131, im Schatten 114 pro qmm.

Convallaria majalis und *Majanthemum bifolium* haben im Vergleich mit *Geranium silvaticum*, *Fragaria* und den meisten anderen Versuchspflanzen ein ziemlich dichtes Mesophyll.

Paris quadrifolia. Die Blätter sind im Schatten horizontal ausgebreitet, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie bleich und stark zusammengebogen. Das Blatt hat einen sehr lockeren Bau und das Mesophyll besteht aus ziemlich gleichförmigen Zellen, die stets breiter als hoch sind und kurze, gedrungene Arme haben. Auf der Unterseite befindet sich ein schönes

Schwammparenchym.

Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor.

Allium ursinum. Im Schatten sind die Blätter schräg aufwärts gebogen, und zwar so, daß ein großer Teil der Blattspreite eine fast horizontale Lage einnimmt; an mehr sonnenoffenen Standorten stehen dagegen die Blätter vertikal aufwärts gerichtet. Sonnen-

Fig. 20. *Paris quadrifolia*. Schattenblatt.

und Schattenblätter unterscheiden sich im anatomischen Bau nur wenig voneinander. An der (biologischen) Oberseite besteht das Mesophyll aus quergestreckten Zellen, die mit groben Ausstülpungen miteinander kommunizieren, auf der Unterseite haben die Zellen einen Schwammzellenhabitus mit längeren Armen.

Das Blatt nähert sich im anatomischen Bau *Convallaria majalis*. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite des Blattes vor, im Schatten 91, in der Sonne 80 pro qmm.

Die Sonnenblätter haben einen ebenso lockeren Bau und ebenso dünne Epidermiswände wie die der Schattenform.

Fig. 21. *Allium ursinum*. Sonnenblatt. Fibrovasalteile nicht gezeichnet.

Trientalis europaea. An schattigen Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet, an sonnenoffenen schwach zusammengebogen und mehr oder weniger schräg aufwärts gerichtet. Das Blatt zeigt einen ganz einfachen Bau, auf der Oberseite stehen kurze, gedrungene palisadenähnliche Zellen, und unter ihnen befindet sich ein aus drei Zellschichten bestehendes Schwammparenchym. Sonnen- und Schattenblätter sind einander beinahe völlig gleich, bei dem Sonnenblatte haben die Epidermiszellen unbedeutend dickere

Außenwände. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, im Schatten 80, in der Sonne 108 pro qmm.

Actaea spicata. Auf den beschatteten Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet mit ebenen Blattspreiten, auf den sonnenoffenen Wiesen sind sie oft buckelig und ein wenig zusammengebogen. Das Mesophyll besteht aus einer Schicht breiter, kurzer Armpalisaden, unter diesen liegt ein drei- bis vierschichtiges Schwammparenchym, dessen Zellen an der Unter-

Fig. 22. *Trientalis europaea*. a) Querschnitt durch ein Sonnenblatt. b) Oberes, c) unteres Parenchym in Flächenansicht.

seite des Blattes sehr schön sternförmig ausgebildet sind. Sonnen- und Schattenblätter sind im inneren Bau einander gleich, bei dem Sonnenblatte haben die Epidermiszellen ein wenig dickere Außenwände. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite des Blattes vor, sie sind sehr weit, im Schatten 51, in der Sonne 108 pro qmm.

Anemone hepatica. Die Blätter sind an beschatteten Standorten eben und flach ausgebreitet, an den sonnenoffenen Wiesen

sind die Blattlappen zusammengebogen und buckelig. Das Mesophyll besteht aus einer Schicht ziemlich schöner Armpalisaden, und die Zellen der am nächsten darunter liegenden Schicht

Fig. 23. *Actaea spicata*. a) Blatt von einem Exemplar auf einer sonnenoffenen Wiese. b) Blatt aus einem Haselhain.

zeigen auch eine Neigung armpalisadenähnlich zu werden, darunter findet sich ein schönes Schwammparenchym aus vielarmigen, sternförmigen Zellen. Die Epidermiszellen haben dicke Außenwände mit einer gut ausgebildeten Kutikula. Spaltöffnungen gibt es hauptsächlich auf der Unterseite des Blattes, auf der Oberseite 103 pro qmm im Schatten.

Fig. 24. *Anemone hepatica*. Querschnitt durch ein Schattenblatt.

Stachys silvatica. An den beschatteten Standorten sind die Blätter flach ausgebreitet, wenig buckelig und nehmen eine horizontale Lage ein an den sonnenoffenen Standorten stehen sie schräg aufwärts und sind zusammengekrümmt und bucklig. Das Mesophyll besteht aus einer Reihe ganz kurzer, an der Basis schwach verschmälter Palisaden und einem schönen Schwammparenchym aus zwei bis drei Zellschichten. Nur an der Unterseite des Blattes kommen Spaltöffnungen vor, welche ein wenig über dem Niveau der Epidermis emporragen. Die Schatten- und Sonnenblätter unterscheiden sich im anatomischen Bau nur wenig voneinander. Die Palisaden sind kürzer, oft sind nur zwei Schichten Schwammparenchymzellen ausgebildet, die Epidermis hat bei der Schattenform ein wenig

Fig. 25. *Stachys silvatica*. Querschnitt durch ein Sonnenblatt.

dünnere Außenwände als bei der Sonnenform. Spaltöffnungen gibt es sowohl auf der Ober- als auf der Unterseite des Blattes, im Schatten Oberseite 131, Unterseite 189, pro qmm.

Luzula pilosa. Im Äußeren unterscheiden sich die Schatten- und Sonnenblätter nur wenig voneinander, die Sonnenblätter sind kleiner und etwas mehr bleichgrün. Das Blatt hat an der oberen Seite eine großzellige Epidermis aus sehr hohen Zellen bestehend, hier finden sich keine Spaltöffnungen; an der unteren Seite sind die Epidermiszellen niedriger, die Spaltöffnungen, welche von zwei Nebenzellen umgeben sind, liegen in bestimmten Reihen. Das Mesophyll ist inmitten des Blattes sehr luftreich, aber arm an Chloroplasten, die Zellen sind schön sternförmig, sie sterben gewöhnlich bald ab und geben zu Luftkanälen zwischen den Fibrovasalsträngen Anlaß. An der oberen Seite stehen die Zellen ziemlich dicht aneinander, an der unteren sind sie schön netzförmig miteinander vereinigt, daselbst kommen ziemlich große Interzellularen vor. Spaltöffnungen nur auf der Unterseite, im Schatten 74 pro qmm.

Dentaria bulbifera. In der Sonne sind die Blattlappen schwach zusammengebogen, rinnenförmig, im Schatten flach

Fig. 26. *Luzula pilosa*. Querschnitt aus dem mittleren Teile eines Blattes.

Fig. 27. *Dentaria bulbifera*. Schattenblatt. Querschnitt.

ausgebreitet. Große, breite, palisadenähnliche Zellen bilden eine Reihe auf der oberen Seite des Blattes. In der Sonne sind sie länger und ein wenig schmaler als im Schatten. Schwammparenchym sehr luftreich und ziemlich mächtig ausgebildet. Epidermiszellen dünnwandig. Spaltöffnungen finden sich hauptsächlich auf der Unterseite des Blattes, im Schatten 143 pro qmm.

Calluna vulgaris. Mit dieser in bezug auf den Blattbau ziemlich eigentümlichen Pflanze wurde ein Transpirationsversuch gemacht. Bekanntlich ist das Blatt fest gegen den Stamm angedrückt und stark zusammengebogen, so daß sich die morphologische Unterseite nur als eine Rinne an der dem Stamme entgegengesetzten Seite zeigt, nur hier finden sich die Spaltöffnungen in vertikalen Reihen angeordnet. Der Eingang der Rinne ist außerdem mit kleinen, steifen Haaren versehen. Das Mesophyll ist sehr locker, inmitten des Blattes befindet sich ein großer luftgefüllter Raum. Die inneren Wände der meisten

Epidermiszellen sind verschleimt. Nur an den dem Lichte zugewendeten Teilen der morphologischen Oberseite des Blattes finden sich ziemlich lockerstehende Palisadenzellen.

Die Transpirationsversuche wurden, wo möglich, in der Weise ausgeführt, daß ich stets Pflanzen mit Palisaden und solche mit einem minder scharf differenziertem Blattbau zum Vergleich wählte.

Als erste Versuchsreihe werde hier eine solche mit folgenden Arten angeführt: *Actaea spicata*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys*. Die verdunstete Wassermenge ist für jeden Tag in der nachstehenden Tabelle angegeben.

Die Transpirationszahlen sind, teils auf das Trockengewicht (pro 1 g Trockengewicht = *Trg.* in der Tabelle), teils auf dieselbe Blattfläche (pro 10 cm² = *Fl.* in der Tabelle) reduziert worden. Diese Versuchsserie dauerte nämlich vom Vormittag des 29. Juni bis zum Vormittag des 6. Juli, nur *Actaea spicata*, Sonnenform, und *Trientalis europaea*, Schattenform, welche durch den heftigen Wind am 3. Juli 1901 beschädigt worden waren, wurden vorher aus der Serie entfernt. Es war im allgemeinen schönes, heiteres Wetter an den Versuchstagen, die näheren Daten stehen in der Tabelle angeführt. Einige Bemerkungen über die Versuchsindividuen werden vorausgeschickt.

Actaea spicata hatte sich im Frühling auf einem beinahe völlig sonnenoffenen Standorte entfaltet. Nur ein einziges Blatt war entwickelt, Blattfläche 85,8 cm², Trockengewicht 0,4830 g. Dieses Exemplar wurde Anfang Juni in einen Topf eingepflanzt. Es zeigten sich keine Turgeszenzveränderungen.

Trientalis europaea, Sonnenform, war Ende Mai in einen ziemlich unentwickelten Zustand in einen Topf eingesetzt worden. Kleines, aber sehr schönes Individuum. Blattfläche 18,3 cm², Trockengewicht 0,1223 g.

Trientalis europaea, Schattenform, war im September 1900 in einen Topf eingesetzt worden, entwickelte sich vom Ende April in dem Haselhain. Sehr schönes, ziemlich großblättriges Individuum. Blattfläche 90,9 cm², Trockengewicht 0,1807 g.

Fig. 28. *Calluna vulgaris*. Querschnitt aus dem mittleren Teile eines Blattes. r. Morphologische, an den Stamm angedrückte Oberseite des Blattes. Die Fibrovasalteile im Innern des Blattes nicht gezeichnet.

Majanthemum bifolium, Sonnenform. Ein Erdklumpen wurde im Juni in einen großen Topf eingesetzt. Fünf aufgerichtete, vertikal stehende Blätter waren entwickelt. Bis zur Mitte August sind keine krankhaften Veränderungen wahrgenommen worden. Hatte 14 Tage in dem Topf gestanden, ehe die Versuchsserie begann. Blattfläche 57,2 cm², Trockengewicht 0,2963 g, die Blattspreiten allein 0,2781 g.

Majanthemum bifolium, Schattenform. Ein Erdklumpen mit zwei Sprossen wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Krankhafte Veränderungen sind nicht wahrgenommen worden. 14 Tage nach dem Einpflanzen wurde die Versuchsserie begonnen. Blattfläche 32,3 cm², Trockengewicht 0,1042 g.

Spiraea ulmaria, Sonnenform, wurde im Mai eingepflanzt, als die Blätter noch sehr wenig entwickelt waren, vier Blätter, von welchen eins während des Versuches abgeschnitten wurde. Schönes Individuum. Blattfläche 232,0 cm², Trockengewicht 1,1544 g, die Blattspreiten allein 1,0236 g.

Spiraea ulmaria, Schattenform, wurde im Mai in einen Topf gesetzt. Schönes Individuum. Zwei große Blätter. Blattfläche 179,7 cm², Trockengewicht 0,6266 g, die Blattspreiten allein 0,4434 g.

Veronica chamaedrys, Sonnenform, zwei kleine Individuen wurden Mitte Juni in einen großen Topf eingesetzt. Kein Welken unmittelbar nach dem Umpflanzen. Keine etwaigen krankhaften Veränderungen. Blattfläche 17,7 cm², Trockengewicht 0,1189 g.

Veronica chamaedrys, Schattenform, wurde Mitte Juni in den Topf eingepflanzt. Schönes Schattenindividuum. Blattfläche 22,7 cm², Trockengewicht 0,0805 g.

Es fanden sich also in dieser Serie Repräsentanten der beiden Arten Pflanzen, nämlich *Veronica chamaedrys* und *Spiraea ulmaria*, die auf den sonnenoffenen Standorten ein schönes Palisadenparenchym entwickeln, *Actaea spicata*, *Majanthemum bifolium* und *Trientalis europaea*, die keine Palisaden haben, und deren Sonnen- und Schattenblätter sich bezüglich des anatomischen Baues ziemlich gleich verhalten. Die Beobachtungsergebnisse sind in der nachstehenden Tabelle enthalten. (Siehe nächste Seite.)

Um aber die Resultate besser und schärfer hervortreten zu lassen, habe ich an der Tafel Fig. 29 die Transpirationssummen pro 10 cm² für jeden Tag angegeben. Beim Betrachten dieser Tafel fällt es sofort in die Augen, daß die Transpirationszahlen für die drei Gruppen 1. Sonnenpflanzen mit Palisadenparenchym, 2. ebensolche ohne Palisadenparenchym und 3. Schattenpflanzen sich auf drei verschiedene Gruppen verteilen. Am meisten haben die Sonnenpflanzen mit Palisaden transpiriert, *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys*, danach kommen die Sonnenformen, die keine Palisaden entwickeln, zu welchen sich noch *Allium ursinum* zählt, mit dem einige Versuche angestellt worden sind, und zuletzt folgen die sehr wenig transpirierenden Schattenpflanzen, deren Kurven einander sehr nahe kommen.

Die Transpirationssummen pro 10 cm² für die vier ersten Tage waren:

<i>Spiraea ulmaria</i> ,	Sonne	550,38	eg.
<i>Veronica chamaedrys</i>	„	493,85	„
<i>Allium ursinum</i>	„	305,17	„
<i>Trientalis europaea</i>	„	292,93	„
<i>Actaea spicata</i>	„	285,30	„
<i>Majanthemum bifolium</i>	„	285,13	„

Fig. 29. Die Tafel zeigt die Transpirationssummen einiger Versuchspflanzen an.
Spiraea ulmaria. ..... *Veronica chamaedrys*. x-x- *Majanthemum bifolium*.
----- *Trientalis europaea*. -.-.- *Actaea spicata*.

<i>Veronica chamaedrys</i> ,	Schatten	81,47	cg
<i>Spiraea ulmaria</i>	"	67,21	"
<i>Trientalis europaea</i>	"	63,47	"
<i>Majanthemum bifolium</i>	"	54,76	"

Die vier in dem anatomischen Bau des Blattes sehr nahe aneinander kommenden Pflanzen, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Majanthemum bifolium* und *Trientalis europaea* haben ziemlich gleichmäßig transpiriert. *Spiraea ulmaria* und *Veronica chamaedrys* haben viel lebhafter, *Spiraea* beinahe doppelt so viel wie *Majanthemum* transpiriert. Im Schatten, wo die Unterschiede im anatomischen Baue geringer sind, kommen die Transpirationswerte einander näher, als in der Sonne, sowohl absolut als auch relativ genommen.

Tag	Uhr	t °	f.	Max.	Min.		
29. 6.	8	16,4	75			Sonnenschein.	Ziemlich frisch N.
"	2	16,3	74				
"	9	—	—	17,0	8,0	Um 11" Uhr 11,0 98 %.	Schwach " "
30. 6.	8	15,4	62			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	17,6	66				
"	9	—	—	18,0	10,0	Um 11,30 Uhr 11,7 94 %.	" Ruhig.
1./7.	8	14,2	86			Bewölkt. 0,1 mm Reg. währ. d. Nacht.	Schw. N.
"	2	16,1	70			Sonnenschein.	Schwach N.
"	9	11,7	73	17,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	" "
2./7.	8	14,8	72			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	17,8	55			"	Ziemlich frisch "
"	9	12,2	90	18,0	10,0	Himmel wolkenfrei.	Schwach "
3./7.	8	13,8	78			Sonnenschein.	Frisch N.
"	2	14,6	70			"	" "
"	9	11,1	76	15,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	" "
4./7.	8	13,5	76			Sehr schwach bewölkt.	Frisch N.
"	2	15,2	56			" " "	" "
"	9	13,5	46	—	—	" " "	" "
5./7.	8	16,8	50			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	18,0	53			"	"
"	9	14,3	55	20,0	10,0	Himmel wolkenfrei.	Ruhig. "
6./7.	8	16,3	68			Sonnenschein.	Schwach N.
"	2	21,8	39			"	Ruhig.
"	9	17,6	65	24,0	11,0	Himmel wolkenfrei.	Schwach W.

Ein Vergleich zwischen der Figur und der obenstehenden Tabelle läßt den Einfluß der Witterung auf die Transpiration ziemlich klar erkennen. Vom 30./6. morgens bis zum 1./7. morgens war es trockener und ein wenig wärmer als vom 29./6. bis 30./6. Die Transpiration war auch bei allen Pflanzen bedeutend lebhafter, obwohl in dieser Nacht ein sehr schwacher Regen fiel. Am 1. Juli war es ziemlich feucht, am Mittag 70 %, am

nicht besonders warm, und, wie die Kurventafel zeigt, senkte sich bei allen Arten die Transpiration an sonnenoffenen Standorten mehr als im Schatten. Am 2. Juli war die Luft ziemlich trocken, 55% um zwei Uhr, den ganzen Tag war es völlig heiter und die Transpiration stieg auch bei allen Pflanzen. Der 3. Juli war kühl, die Temperatur betrug nur 14°6 um 2 Uhr, es war ziemlich feucht, 70%, und der Wind war sehr frisch. Bei den Arten der sonnenoffenen Standorte sank die Transpiration außer bei *Spiraea ulmaria*¹⁾. Bei denjenigen der beschatteten Standorte wurde dagegen die Transpiration ein wenig lebhafter. Vielleicht bedeutet für diese Pflanzen der Wind als transpirationsbefördernder Faktor mehr als für die Sonnenformen. Am 4. Juli war es ein wenig wolkig, aber ziemlich trocken, um 2 Uhr 15°2 und 56%, um neun Uhr 13°5 und 46%, und am Morgen 5./7. um 8 Uhr 15°0 und 50%. Die Transpiration stieg auch bedeutend bei allen Pflanzen, um sich wieder zu senken. Eine Ausnahme machten *Spiraea* und *Veronica*, diese zeigten eine sehr schwache Steigerung. Dessen ungeachtet war es am 5./7. ziemlich trocken, vielleicht haben wir die Ursache der Transpirationssenkung in dem ruhigeren Wetter zu suchen. Es zeigt sich bei den Pflanzen eine ziemlich schöne Variation, je nach den äußeren Bedingungen. Die ungleiche Feuchtigkeit scheint hierbei von ziemlich großer Bedeutung zu sein; da aber auch Temperatur, Beleuchtung und Wind gleichzeitig wechselten, ist es unmöglich, völlig klar hierüber zu werden.

Von größtem Interesse ist die unzweifelhafte Übereinstimmung zwischen Transpirationsstärke und dem anatomischen Baue der Blätter. Die Blätter mit Palisaden haben bei den Versuchen am meisten transpiriert. Dies geht auch aus folgenden Transpirationsserien hervor²⁾.

Transpirationsserie II.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum. Sonnenform, wurde im Mai in einen Topf versetzt. Fünf Blätter waren entwickelt und zeigten einen ausgeprägten Sonnenblatthabitus. Die Spitzen der Blattlappen waren rötlich gefärbt. Blattfläche 98,2 cm². Trockengewicht 0,6732 g, die Blattspreiten allein 0,5556 g.

Allium ursinum. Sonnenform, wurde von einer aus Humus bestehenden Versuchsfläche in der Sonne aus in einen Topf eingesetzt, erste Woche im Juni. Keine etwaigen Turgescenzveränderungen sind wahrgenommen worden. Nur ein einziges Blatt war entwickelt, welches schwach zusammengebogen und vertikal aufwärts gerichtet war. Blattfläche 29,0 cm², Trockengewicht 0,1510 g.

Allium ursinum. Schattenform, wurde im Mai in einen Topf gesetzt, drei etwas kleine, sonst aber sehr schöne Blätter waren entwickelt, dieselben nahmen eine fast horizontale Lage ein. Blattfläche 65,8 cm², Trockengewicht 0,2098 g.

1) Dies dürfte hauptsächlich darin seinen Grund gehabt haben, daß ein kleines Blatt von der Versuchspflanze entfernt worden war, was gewöhnlich die Transpiration bei den übrigen Blättern ein wenig steigert.

2) Die Transpirationszahlen pro 10 cm² Blattfläche sind in eg, pro 1 gr Trockengewicht in g angegeben. Wenn zwei solche Kolonnen mit g vorhanden sind, gibt die erste die Zahlen pro Trg. der ganzen Pflanze, die zweite pro Trg. der Blattspreiten allein an.

Transpirationsserie II.

21. 6. 7—8 h N. M. bis 22. 6. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung:

21. 6.	9 h N. M.	12 ^o 4	83 $\frac{0}{10}$	Ruhig.	Heiter.
22. 6.	8 h V. M.	17 ^o 4	57 $\frac{0}{10}$	"	"
"	2 h N. M.	23 ^o 0	38 $\frac{0}{10}$	"	"
"	9 h N. M.	11 ^o 9	96 $\frac{0}{10}$	"	"

Geranium silvaticum, Sonne. 130,00 cg. 18,92 g.*Allium ursinum*, Sonne. 88,62 cg. 17,02 g.

" " Schatten. 31,61 cg. 9,91 g.

Es zeigt sich hier wieder dieselbe Übereinstimmung zwischen Bau und Transpirationsgröße. *Geranium silvaticum* mit Palisadenparenchym hat bedeutend mehr als *Allium ursinum* transpiriert. Noch eine andere Serie, umfassend *Geranium silvaticum*, in der Sonne und im Schatten, *Rubus saxatilis*, Schatten und *Convallaria majalis*, Sonne und Schatten, läßt dasselbe klar hervortreten.

Transpirationsserie III.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenpflanze, wurde im Mai in einen Topf gesetzt. Sieben schöne Blätter. Sonnenblatthabitus ausgeprägt. Blattfläche 141,6 cm², Trockengewicht 0,6955 g, die Blattspreiten allein 0,5448 g.

Geranium silvaticum, Schattenpflanze, ein sehr schönes, kräftiges Individuum, wurde im Mai in einen Topf gepflanzt. Viele, sehr große und schöne Blätter. Blattfläche 470,6 cm², Trockengewicht 1,9017 g, die Blattspreiten allein 1,3333 g.

Rubus saxatilis, Schattenpflanze, wurde im Mai, als noch die Blattanlagen klein waren, in einen Topf gesetzt. Drei große, schöne Blätter wurden entwickelt. Blattfläche 97,0 cm², Trockengewicht 0,3739 g.

Convallaria majalis, Sonnenform, die Versuchsindividuen wurden im September in einen Topf gesetzt. Es waren drei blatttragende Sprosse, zwei mit zwei Blättern und einer mit einem Blatte. Ausgeprägter Sonnenblatthabitus. Blattfläche 50,5 cm², Trockengewicht 0,2441 g.

Convallaria majalis, Schattenform, wurde im September in einen Topf gesetzt. Seit Ende April hatten die Individuen im Haselhaine gestanden. Nur ein einziger Sproß mit zwei lebhaft grünen Blättern. Blattfläche 38,9 cm², Trockengewicht 0,1242 g.

Transpirationsserie III.

29. 6. 7—8 h N. M. bis 3. 7. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung: siehe Tabelle Seite 431.

Geranium silvaticum (Sonne) 567,09 cg. 115,45 g.

" " (Schatten) 95,39 cg. 23,60 g.

Rubus saxatilis (Schatten) 90,92 cg. 23,58 g.*Convallaria majalis* (Sonne) 302,78 cg. 62,27 g.

" " (Schatten) 80,89 cg. 25,93 g.

Ehe ich jedoch auf nähere Schilderung dieser Versuchsergebnisse und auf eine Diskussion über die gewonnenen Daten übergehe, will ich hier zuerst meine wichtigsten Transpirationsserien vom Sommer 1901 mitteilen und auch zwecks leichter Beurteilung derselben die Versuchspflanzen in der Kürze beschreiben.

Transpirationsserie IV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenform. Dieselbe Pflanze wie in Serie III.

" " Schattenform. Dieselbe Pflanze wie in Serie III.

Solidago virgaurea, Sonnenform. Das Versuchsindividuum wurde im Mai (21./5.) in einen Topf gesetzt und entwickelte sich völlig normal, wie die übrigen an sonnenoffenen Standorten stehenden Individuen. Zur Versuchszeit war ein ziemlich hoher Stengel entwickelt und die Blütenknospen zeigten sich in den Winkeln der obersten Blätter. Blattfläche 113,6 cm².

Trientalis europaea. Dasselbe Versuchsindividuum wie in Serie I.

Transpirationsserie IV.

10./7. 10 h 20 m — 12 h V. M. bis 15./7. 7—8 h N. M.

Temperatur und Witterung:

10./7.	8 h V. M.	21° 8	51 %	Heiter.	Ruhig.
"	2 h 10 m N. M.	24° 5	34 %	"	Schw. S.
"	9 h N. M.	18° 5	50 %	"	Ruhig.
11./7.	8 h V. M.	24° 8	48 %	"	Schw. S.
"	10 h 45 m V. M.	29° 4	29 %	"	Schw. S.
"	2 h N. M.	18° 8	59 %	"	Schw. NO.
"	9 h N. M.	15° 7	92 %	Fast "	Ruhig.
12./7.	8 h V. M.	20° 8	63 %	"	Schw. NNO.
"	2 h N. M.	21° 2	65 %	"	Schw. NNO.
"	9 h N. M.	14° 2	92 %	"	Ruhig.
13./7.	8 h V. M.	19° 9	73 %	"	"
"	2 h N. M.	21° 5	44 %	"	Schw. SW.
"	9 h N. M.	16° 3	89 %	"	"
14./7.	8 h V. M.	20° 6	83 %	Fast "	Ruhig.
"	2 h N. M.	20° 0	73 %	"	Fr. N.
15./7.	2 h N. M.	21° 2	72 %	"	Schw. O.
"	9 h N. M.	15° 1	100 %	Bewölkt.	Ruhig.

<i>Geranium silvaticum</i> (Sonne)	1097,50 cg	238,75 g	312,21 g.
" " (Schatten)	143,47 cg	35,50 g	48,38 g.
<i>Solidago virgaurea</i> (Sonne)	882,56 cg	74,45 g	117,38 g.
<i>Trientalis europaea</i> (Sonne)	550,00 cg	81,43 g	—

Transpirationsserie V.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum, Sonnenpflanze. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.

Geranium silvaticum, Schattenpflanze. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.

Fragaria vesca, Sonnenform. Wurde Mitte Juni in einen Topf gesetzt. Kleines Individuum mit zwei Blättern, die eine tiefgrüne Farbe mit schwach rötlichem Anstrich haben. Es wurden gar keine krankhaften Veränderungen wahrgenommen. Blattfläche 15 cm², Trockengewicht 0,1050 g.

Fragaria vesca, Schattenpflanze. Das Versuchsindividuum wurde Mitte Juni in einen Topf gepflanzt. Drei ebene, lichtgrüne Blätter waren entwickelt. Blattfläche 36,5 cm², Trockengewicht 0,1205 g.

Dentaria bulbifera. Das Versuchsindividuum wurde im September 1900 in einen Topf gepflanzt. Es entwickelte sich seit Ende April im Haselhain. Sehr schönes Individuum, dasselbe blühte Ende Juni und entwickelte später sogar einige Früchte. In den meisten Blattachsels fanden sich kleine Bulbillen. Blattfläche 102,2 cm², Trockengewicht 0,6609 g.

Allium ursinum. Schattenform. Das Versuchsindividuum wurde im April 1901 in einen Topf gepflanzt. Vier schöne, große, tiefgrüne Blätter waren entwickelt. Blattfläche 199,7 cm², Trockengewicht 0,6889 g, die Blattspreiten allein 0,5039 g.

Actaea spicata. Ein kleines Individuum wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Es sind gar keine Turgescenzveränderungen wahrgenommen worden. Blattfläche 32,7 cm², Trockengewicht 0,0825 g, die Blattspreiten allein 0,0695 g.

Transpirationsserie V.

Temperatur und Witterung: Siehe Serie IV.

11. 7. 7—9 h N. M. bis 15. 7. 7—9 h N. M.

<i>Geranium silvaticum</i>	(Sonne)	614,17 cg	183,18 g	239,59 g
"	(Schatten)	98,00 cg	35,58 g	48,38 g
<i>Fragaria vesca</i>	(Sonne)	838,66 cg	119,81 g	—
"	(Schatten)	107,94 cg	42,70 g	—
<i>Dentaria bulbifera</i>	(Schatten)	115,78 cg	22,39 g	—
<i>Allium ursinum</i>	(Schatten)	74,58 cg	29,58 g	—
<i>Actaea spicata</i>	(Schatten)	88,38 cg	34,39 g	—

Transpirationsserie VI.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Achillea millefolium, Sonnenform. Es wurden Mitte Juni mehrere schöne Sprosse in einen Topf eingesetzt. Mehrere Blätter wurden entwickelt, die in ihrem Aussehen völlig mit den auf sonnenoffenen Standorten gewöhnlichen übereinstimmten. In der Versuchszeit waren neun Blätter völlig entwickelt. Bei dieser Pflanze war es unmöglich, die Blattfläche zu bestimmen, die Blätter wurden darum gewogen, da aber die Blattstiele infolge der reichen Entwicklung von Stereom ziemlich schwer sind, so wurde auch das Trockengewicht der transpirierenden Blattspreiten ermittelt. Die Transpirationssumme ist sowohl für die ganzen Blätter als auch für die Blattspreiten allein berechnet worden. Trockengewicht 0,5641 g, die Blattspreiten allein 0,4347 g.

Achillea millefolium, Schattenform. Zwei Sprosse mit je drei schönen breiten Schattenblättern wurden Mitte Juni eingesetzt. Besonders schöne Individuen. Trockengewicht 0,8536 g, die Blattspreiten allein 0,4964 g.

Convallaria majalis, Sonnenform. Zwei Sprosse wurden im September in einen Topf gepflanzt und seit April entwickelten sie sich auf demselben sonnenoffenen Standort. Sehr schöne Individuen. Blattfläche 48,3 cm², Trockengewicht 0,2467 g.

Convallaria majalis, Schattenform. Ein Sproß wurde im September in einen Topf gesetzt. Seit Ende April 1901 in dem Haselhain entwickelt. Schönes Individuum mit großen, breiten Blättern. Blattfläche 115,1 cm², Trockengewicht 0,2945 g.

Spiraea ulmaria, Sonnenform. Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Drei, ziemlich schmale Blätter waren entwickelt, ausgeprägter Sonnenblatt-habitus. Blattfläche 96,0 cm², Trockengewicht 0,8897 g. Blattspreiten allein 0,7031 g.

Spiraea ulmaria, Schattenform. Im Mai in einen Topf gesetzt. Fünf grobe, breite, schöne Blätter. Blattfläche 354,1 cm², Trockengewicht 1,2515 g, die Blattspreiten allein 0,9145 g.

Majanthemum bifolium, Dasselbe Individuum wie in Serie I.

Majanthemum bifolium, Schattenform. Ein Sproß wurde Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Nur ein einziges Blatt wurde entwickelt. Blattfläche 19,7 cm², Trockengewicht 0,0665 g.

Stachys silvatica, Sonnenform. Zwei Individuen wurden im Mai in einen Topf gepflanzt. Sie entwickelten sich sehr schwach auf dem sonnen-offenen Standort. Zwei Sprosse, 10,5 cm mit vier Blattpaaren und 3,5 cm mit drei Blattpaaren. Blätter klein, buckelig, etwas zusammengebogen, bleichgrün. Blattfläche 89,8 cm², Trockengew. 0,5138 g, die Blattspreiten allein 0,3804 g.

Stachys silvatica, Schattenform. Gleichzeitig mit der Sonnenform in einen Topf eingesetzt. Zwei Sprosse, 26,5 cm mit fünf, 24,0 cm mit vier Blattpaaren. Die Blätter groß und eben ausgebreitet. Blattfläche 401,9 cm², Trockengewicht 0,5481 g, die Blattspreiten allein 0,2639 g.

Luzula pilosa, Sonnenform. Wurde Mitte Juni eingepflanzt. Fünf Sprosse mit zusammen 24 größeren und kleineren Blättern. Blattfläche 99,1 cm², Trockengewicht 0,5677 g.

Luzula pilosa, Schattenform. Wurde im Mai eingepflanzt. Zwei schöne Sprosse. Blattfläche 60,6 cm², Trockengewicht 0,2729 g.

Transpirationsserie VI.

25. 7. 6 h 35 m — 8 h 59 m N. M. bis 26. 7. 6 h 20 m — 8 h 15 m N. M.

Temperatur und Witterung.

25. 7.	2 h	N. M.	26° 9	53 %	Heiter.	SO.
"	9 h	N. M.	18° 5	83 %	"	Schw. "
26. 7.	8 h	V. M.	23° 4	62 %	"	" "
"	2 h	N. M.	25° 5	49 %	"	" "
"	9 h	N. M.	17° 6	86 %	"	Ruhig.
<i>Achillea millefolium.</i>	Sonne.	—	28,34	cg.	34,23	cg.
"	Schatten.	—	6,33	cg.	10,87	cg.
<i>Convallaria majalis.</i>	Sonne.	157,97	cg.	30,92	cg.	
"	Schatten.	21,72	cg.	8,49	cg.	—
<i>Spiraea ulmaria.</i>	Sonne.	227,55	cg.	24,64	cg.	31,08
"	Schatten.	34,36	cg.	10,00	cg.	13,68
<i>Majanthemum bifolium.</i>	Sonne.	112,88	cg.	20,32	cg.	—
"	Schatten.	25,38	cg.	7,52	cg.	—
<i>Stachys silvatica.</i>	Sonne.	118,04	cg.	20,63	cg.	27,86
"	Schatten.	12,57	cg.	—	—	—
<i>Luzula pilosa.</i>	Sonne.	129,16	cg.	22,55	cg.	—
"	Schatten.	19,47	cg.	4,32	cg.	—

Transpirationsserie VII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geum rivale. Sonnenform. Wurde Mitte Juni in einen Topf eingepflanzt. Zahlreiche, schöne Blätter. Blattfläche 277,1 cm², Trockengewicht 2,2774 g, die Blattspreiten allein 2,1994 g.

Geum rivale. Schattenform. Wurde im Mai eingepflanzt. Besonders schönes Individuum mit 14 großen, breiten Blättern. Blattfläche 533,1 cm², Trockengewicht 2,3911 g, die Blattspreiten allein 1,8750 g.

Convallaria majalis. Dasselbe Versuchsindividuum wie in Serie Nr. III.

Transpirationsserie VII.

27./7. 10 h 10 m—10 h 30 m V. M. bis 7 h 23 m—7 h 30 m N. M.

Temperatur und Witterung.

27. 7.	8 h	V. M.	19° 0	92 %	Fast heiter.	Schw. N.
"	2 h	N. M.	25° 6	68 %	" "	Schw. O.
"	9 h	N. M.	19° 6	88 %	Fast bewölkt.	" "

<i>Geum rivale.</i>	Sonne.	121,57	cg.	15,12	g	16,83	g.
"	Schatten.	12,13	cg.	2,71	g	3,50	g.

<i>Convallaria majalis.</i>	Schatten.	12,56	cg.	4,02	g	—	

Transpirationsserie VIII.

Dieselben Versuchsindividuen wie in Serie VI.

Transpirationsserie VIII.

29. 7. 12 h 25 m N. M.—1 h 37 m N. M. bis 8 h 10 m—8 h 40 m N. M.

Temperatur und Witterung.

29. 7.	8 h	V. M.	22° 8	74 %	Fast heiter	Fr. SW.
"	2 h	N. M.	24° 1	66 %	" "	Fr. S.
"	9 h	N. M.	20° 0	94 %	Fast bew.	Ruhig.

<i>Achillea millefolium.</i>	Sonne.	—	7,34	g	9,29	g
"	Schatten.	—	1,62	g	2,80	g

<i>Convallaria majalis.</i>	Sonne.	20,70	cg	4,05	g	4,05	g
"	Schatten.	3,56	cg	1,39	g	1,39	g

Transpirationsserie IX.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Die Versuchsindividuen 1—14 sind dieselben wie in den Transpirationsserien VI—VIII.

Paris quadrifolia. Schattenpflanze. Im September 1900 wurde ein sehr langer Rhizom davon in einen Topf gesetzt. Besonders schönes Individuum. Steril. Blattfläche 97,5 cm², Trockengewicht 0,3206 g.

Convallaria majalis. Schattenform. Letzte Versuchspflanze in der Serie dieselbe wie in Serie VII.

Transpirationsserie IX.

30. 7. 9 h 50 m—12 h 50 m bis 2. 8. 10 h 15 m—12 h 55 m,

Temperatur und Witterung.

30. 7. 8h V. M.	22° 1	73 %	Fast heiter.	Schw. NW.
„ 2h N. M.	25° 8	63 %	„ Heiter „	Ruhig. „
„ 9h N. M.	20° 2	78 %		
31. 7. 8h V. M.	23° 3	66 %	„	Schw. SW.
„ 2h N. M.	21° 6	55 %	„	Fr. NW.
1. 8. 1h 23m V. M.	15° 2	99 %	„	Schw. W.
„ 8h V. M.	20° 1	54 %	„	Schw. N.
„ 2h N. M.	24° 0	45 %	„	Schw. S.
„ 9h N. M.	15° 4	98 %	„	Schw. S.
2. 8. 8h V. M.	21° 4	69 %	„	Schw. S.
„ 2h N. M.	23° 8	45 %	„	Fr. S.

<i>Achillea millefolium</i> .	Sonne.	—	87,58 g	114,53 g
„	Schatten.	—	14,46 g	24,68 g
<i>Convallaria majalis</i> .	Sonne.	414,70 cg	81,18 g	81,18 g
„	Schatten.	49,96 cg	20,52 g	20,52 g
<i>Spiraea ulmaria</i> .	Sonne.	511,25 cg	55,33 g	69,79 g
„	Schatten.	81,93 cg	23,25 g	32,23 g
<i>Majanthemum bifolium</i> .	Sonne.	187,99 cg	33,82 g	36,02 g
„	Schatten.	57,50 cg	17,29 g	17,29 g
<i>Stachys silvatica</i> .	Sonne.	300,33 cg	52,43 g	70,90 g
„	Schatten.	41,20 cg	—	—
<i>Luzula pilosa</i> .	Sonne.	344,61 cg	60,22 g	60,22 g
„	Schatten.	43,72 cg	9,71 g	9,71 g
<i>Geum rivale</i> .	Sonne.	469,58 cg	57,13 g	59,15 g
„	Schatten.	82,34 cg	18,36 g	21,91 g
<i>Paris quadrifolia</i> .	Schatten.	66,50 cg	20,11 g	—
<i>Convallaria majalis</i> .	Schatten.	64,24 cg	19,71 g	19,71 g

Transpirationsserie X.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Anemone hepatica. Schattenpflanze. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Drei schöne Blätter. Blattfläche 24,3 cm²

Anemone hepatica. Schattenpflanze. Im Mai in einen Topf eingepflanzt. Zwei etwas größere Blätter 23,1 cm²

Fragaria vesca. Sonnenform. Mitte Juni in einen Topf eingepflanzt. In der Versuchszeit waren vier Blätter entwickelt. Blattfläche 34,2 cm², Trockengewicht 0,2159 g.

Fragaria vesca. Schattenform 1. Mitte Juni in einen Topf eingesetzt. Schönes Individuum. Blattfläche 75,8 cm², Trockengewicht 0,2568 g, die Blattspreiten allein 0,2035 g.

Fragaria vesca. Schattenform 2. Dasselbe Individuum wie in Serie V.

Luzula pilosa. Schattenform. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Schönes Schattenindividuum mit langen, schlanken Blättern. Blattfläche 55,5 cm² Trockengewicht 0,1801 g.

Majanthemum bifolium. Schattenform 1. Dasselbe Individuum wie in Serie I.

Majanthemum bifolium. Schattenform 2. Dasselbe Individuum wie in Serie VI.

Convallaria majalis. Schattenform 1. Drei Sprosse mit einem Blatte. Sept. 1900 in einen Topf eingepflanzt. Seit Ende April hatten die Individuen in dem Haselhain gestanden. Blattfläche 68,0 cm², Trockengewicht 0,2250 g.

Convallaria majalis. Schattenform 2. Ein Sproß mit zwei Blättern. Gleichzeitig mit der vorhergehenden Pflanze in einen Topf gepflanzt und so in den Haselhain gestellt. Blattfläche 47,7 cm², Trockengewicht 0,1586 g.

Transpirationsserie X.

18. 8. 11h — 12h 30m V. M. bis 6h 45m — 8h N. M.

Temperatur und Witterung.

19. 8. 8h V. M.	18° 0	69 %	Fast heiter.	Fr. W.
„ 2h N. M.	22° 0	49 %	„	„
„ 9h N. M.	16° 2	77 %	„	Schw. NO.

<i>Anemone hepatica.</i>	Schatten.	20,57 cg	—
" "	Schatten.	25,97 cg	4,36 g
<i>Fragaria vesca.</i>	Sonne.	80,49 cg	12,74 g
" "	Schatten.	21,90 cg	6,46 g
" "	"	16,84 cg	5,36 g
<i>Majanthemum bifolium.</i>	"	9,29 cg	2,83 g
" "	"	10,15 cg	3,05 g
<i>Luzula pilosa.</i>	"	12,61 cg	7,00 g
<i>Convallaria majalis.</i>	"	9,65 cg	2,89 g
" "	"	13,00 cg	3,90 g

Transpirationsserie XI.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Anemone hepatica, *Fragaria vesca* dieselben wie in Serie X.*Majanthemum bifolium*. Dasselbe Individuum wie Nr. 2 in der Serie X.*Luzula pilosa*. Dasselbe Individuum wie in Serie VI.*Convallaria majalis*. Dasselbe Individuum wie Nr. 2 in der Serie X.

Transpirationsserie XI.

22./8. 10h 45m—12 h V. M. bis 23. 8. 9h 35m—11h 25m V. M.

Temperatur und Witterung:

22. 8. 8h V. M.	17° 4	81 %	Sehr schw. bewölkt	Ruhig.
" 2h N. M.	22° 0	55 %	Fast heiter	Schw. S.
23. 8. 9h V. M.	16° 6	79 %	Bewölkt	Fr. NW.
" 2h N. M.	19° 0	53 %	Heiter	Fr. NNW.

<i>Anemone hepatica.</i>	Schatten.	18,10 cg	—
" "	"	19,48 cg	3,25 g
<i>Fragaria vesca.</i>	Sonne.	103,21 cg	16,35 g
" "	Schatten.	30,87 cg	9,11 g
" "	"	30,70 cg	9,89 g
<i>Majanthemum bifolium.</i>	"	20,00 cg	5,86 g
<i>Luzula pilosa.</i>	"	9,90 cg	2,20 g
<i>Convallaria majalis.</i>	"	16,35 cg	4,92 g

Transpirationsserie XII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Dieselben Individuen wie in der vorhergehenden Serie.

Transpirationsserie XII.

21. 8. 5h 13m—5h 25m V. M. bis 26. 8. 12h—12h 20m N. M.

Temperatur und Witterung:

21. 8. 2h N. M.	16° 0	78 %	Fast heiter.	Fr. N.
" 9h N. M.	13° 6	95 %	Heiter.	Ruhig.
22. 8. 8h V. M.	17° 4	81 %	Sehr schw. bew.	"
" 2h N. M.	22° 0	55 %	Fast heiter.	Schw. S.
23. 8. 9h V. M.	16° 5	79 %	Bewölkt.	Fr. NW.
" 2h N. M.	19° 0	53 %	Heiter.	Fr. NNW.
24. 8. 8h V. M.	13° 6	72 %	Bewölkt.	" "
" 2h N. M.	15° 4	51 %	Heiter.	" "
26. 8. 8h V. M.	15° 7	81 %	Bewölkt.	Schw. SW.
" 2h N. M.	20° 0	68 %	Heiter.	Fr. SW.

<i>Fragaria vesca.</i>	Sonne.	360,98 cg	72,95 g
" "	Schatten.	144,44 cg	42,63 g
" "	"	240,84 cg	44,32 g

Transpirationsserie XIII.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Geranium silvaticum. Sonnenpflanze. Nachdem die Blätter nach einer vorigen vollendeten Serie abgeschnitten worden waren, entwickelten sich wieder viele neue Blätter. Blattfläche 173 cm², Trockengewicht 0,8335 g.*Geranium silvaticum*. Schattenpflanze 1. Seit Mai im Topfe. Viele Blätter waren entwickelt. Blattfläche 142 cm², Trockengewicht 0,4345 g.*Geranium silvaticum*. Schattenpflanze 2. Im Mai in einen Topf eingesetzt. Zahlreiche Blätter. 190,9 cm², Trockengewicht 0,6471 g.

Spiraea ulmaria. Sonnenpflanze. Nachdem an dem Versuchsindividuum in der Serie I die Blätter abgeschnitten worden waren, entwickelten sich viele neue Blätter. Blattfläche 394,7 cm², Trockengewicht 2,6530 g, die Blattspreiten allein 2,1607 g.

Convallaria majalis. Dasselbe Individuum wie in Serie III.

Calluna vulgaris. Zwei kleine, junge Individuen wurden Mitte Juli in einen Topf eingesetzt. Trockengewicht 0,7579 g.

Transpirationsserie XIII.

29. 8. 10 h 40 m—11 h 20 m V. M. bis 6 h 40 m—7 h 15 m N. M.

Temperatur und Witterung;

29. 8. 8 h	V. M. 16° 4	83 %	Heiter.	Schw. SW.
" 11 h 45 m	V. M. 18° 6	63 %	Fast heiter.	" O.
" 6 h 30 m	N. M. 13° 0	89 %	"	Ruhig.

<i>Geranium silvaticum</i> .	Sonne.	110,50 cg	12,05 g
"	Schatten.	17,32 cg	5,75 g
"	Schatten.	12,88 cg	5,27 g
<i>Fragaria vesca</i> .	Sonne.	96,49 cg	15,28 g
<i>Spiraea ulmaria</i> .	"	52,39 cg	7,79 g
<i>Convallaria majalis</i> .	"	28,27 cg	5,56 g
<i>Calluna vulgaris</i> .	"	—	3,49 g

Transpirationsserie XIV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Paris quadrifolia. Sonnenpflanze. Im September 1900 wurde ein kräftiger Sproß in einen Topf gepflanzt, seit Ende April entwickelte sich das Individuum. Infolge der stark sonnenoffenen Lage erreichte es nur eine schwache Entwicklung. Die Blätter waren bleich und stark zusammengebogen. Blattfläche 18,6 cm², Trockengewicht 0,0506 g.

Paris quadrifolia. Dasselbe Individuum wie in Serie IX. Besonders schön.

Allium ursinum. Schatten- und Sonnenformen dieselben wie in Serie V.

Convallaria majalis. Schatten- und Sonnenformen dieselben wie in Serie V.

Transpirationsserie XIV.

21. 6. 9 h 50 m—12 h V. M. bis 23. 6. 7 h 50 m—8 h 30 m N. M.

Temperatur und Witterung:

21. 6. 8 h	V. M. 17° 6	58 %	Heiter.	Schw. S.
" 2 h	N. M. 20° 4	58 %	"	"
" 9 h	N. M. 12° 4	83 %	"	Ruhig.
22. 6. 8 h	V. M. 17° 4	57 %	"	"
" 2 h	N. M. 23° 0	38 %	"	"
" 9 h	N. M. 11° 9	96 %	"	"
23. 6. 8 h	V. M. 19° 0	68 %	"	"
" 2 h	N. M. 20° 6	58 %	"	Schw. O.
" 9 h	N. M. 13° 9	96 %	"	Ruhig.

<i>Allium ursinum</i> .	Sonne.	245,52 cg
"	Schatten.	135,25 cg
<i>Convallaria majalis</i> .	Sonne.	195,01 cg
"	Schatten.	86,19 cg
<i>Paris quadrifolia</i> .	Sonne.	202,14 cg
"	Schatten.	150,35 cg

Hiermit sind die wichtigsten meiner Transpirationsserien mitgeteilt. Die bekanntgegebenen Daten beziehen sich teils auf dieselbe Oberfläche, teils auf dasselbe Trockengewicht. Es drängt sich einem nun die Frage auf: Inwieweit können diese Berechnungs-Methoden Anwendung finden, wenn man einen wahren Ausdruck für die Transpiration erhalten will? Ein Blick auf die Tabellen zeigt, daß die Trans-

pirationswerte verschieden ausfallen, je nach der ungleichen Berechnungsmethode, in vielen Fällen findet eine Umkehrung der relativen Transpirationsgrößen statt, wenn die vorher für dieselbe Blattfläche berechneten Transpirationszahlen auf dasselbe Trockengewicht bezogen und umgerechnet werden.

Bei der Berechnung des Flächeninhaltes der transpirierenden Organe einer Pflanze sind stets nur die Blätter berücksichtigt worden, der Flächeninhalt der Blattstiele etc. wurde dabei außer acht gelassen. Der hierdurch entstehende Fehler dürfte jedoch sehr unbedeutend sein, die physiologischen Erfahrungen, ebenso die anatomischen Untersuchungen zeigen, daß die Blätter die eigentlichen Transpirationsorgane sind. Durch Wegnahme der Blätter hörte die Steigung des Wassers im Stengel auf, wenn Dixon (1) mit Pflanzen in einer dampfgesättigten Atmosphäre experimentierte. Da es nicht möglich war, den besondern Anteil der Blattstiele, Stengel etc. bei der Transpiration zu bestimmen, so glaube ich, daß es richtiger ist, dieselben hierbei unberücksichtigt zu lassen und die Transpiration nur nach dem Flächeninhalt der Blattspreiten zu berechnen. Die Fehler würden ohne Zweifel größer werden, wenn die Transpirationssummen nach der Gesamtfläche berechnet würden und die ungleichen Organe als gleich transpirierend angesehen würden.

Die Berechnung nach demselben Flächeninhalt hat auf jeden Fall ihren großen Wert. Die ungleiche Dicke des Blattes ist in vielen Hinsichten ein Ausdruck für die Anpassung der Pflanzen an äußere Bedingungen, je dünner die lichtabsorbierenden Organe sind, desto mehr Licht wird *ceteris paribus* von derselben Blattmasse absorbiert. Wenn wir aber die physiologischen Leistungen des Blattes nach demselben Flächeninhalt berechnen und ungleich gebaute Blätter miteinander vergleichen, so ist der Vergleich nicht einwandfrei; ein qcm eines Blattes repräsentiert nämlich nicht immer dieselbe Zahl Zellen, wenn wir z. B. ein Sonnen- und ein Schattenblatt miteinander nach dem Flächeninhalt vergleichen, so vergleichen wir in den meisten Fällen eine ungleiche Zahl von Zellen.

Für das nähere Studium der Anpassungserscheinungen erbietet also ein Vergleich der physiologischen Leistungen derselben Blattfläche den besten und richtigsten Ausgangspunkt in vielen Fällen. Wenn ein Sonnenblatt per qcm mehr Assimilaten bildet als ein Schattenblatt bei derselben Beleuchtung, so zeigt dies, daß das Sonnenblatt einen größeren Teil der gebotenen Energie anwenden kann. Wollen wir dagegen die ungleichen Arten in Hinsicht auf die verrichtete Arbeit vergleichen, so ist das einzig richtige, die Zahl und Größe der lebenden Zellen zu berücksichtigen. Dies ist indessen so gut wie unmöglich auszuführen. Das Trockengewicht kann ein Ausdruck für die Zahl und Größe der Zellen angesehen werden, aber mit vielen Fehlern beladen. Das eine Blatt enthält z. B. relativ mehr tote Zellen, Stereombündel etc., als das andere etc. Tatsächlich haben auch die nach demselben Trockengewicht berechneten Trans-

pirationswerte oft eine unregelmäßige Variation gezeigt, während die nach derselben Blattfläche berechneten Werte gute und unzweideutige Ergebnisse geliefert haben.

Zuerst werden hier die nach demselben Flächeninhalt berechneten Werte näher in Betracht gezogen. Wenn diese auch einen ziemlich großen Wechsel aufweisen, so haben sich doch immer zwei Erscheinungen bei allen Serien gezeigt, nämlich erstens die im Vergleich mit den Sonnenpflanzen sehr geringe Transpiration der Schattenpflanzen und zweitens das unerwartete Verhältnis, daß die Blätter mit Palisaden an sonnenoffenen Standorten mehr transpirieren als solche, die keine so scharfe Differenzierung im Blattbau haben. Unsere Untersuchungen datieren im allgemeinen von heiteren Tagen, wo wahrscheinlich die Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen ausgeprägter sind, als an trüben. Die Unterschiede zwischen den Pflanzen der beschatteten Standorte und denjenigen der sonnenoffenen Wiesen sind oft sehr groß. Aus den angeführten Tabellen werden hier folgende Werte angeführt:

29. 6.—3. 7.:	30. 7.—2. 8.:
<i>Spiraea ulmaria</i> 8,19 : 1,00.	<i>Convallaria majalis</i> 8,30 : 1,00.
<i>Veronica chamaedrys</i> 6,07 : 1,00.	6,50 : 1,00.
<i>Majanthemum bifolium</i> 5,20 : 1,00.	<i>Spiraea ulmaria</i> 6,22 : 1,00.
<i>Trientalis europaea</i> 4,62 : 1,00.	<i>Stachys silvatica</i> 7,30 : 1,00.
29. 6.—3. 7.:	<i>Luzula pilosa</i> 7,81 : 1,00.
<i>Geranium silvaticum</i> 5,95 : 1,00.	<i>Geum rivale</i> 5,73 : 1,00.
<i>Convallaria majalis</i> 3,24 : 1,00.	29. 7.:
21. 6.—22. 6.:	<i>Convallaria majalis</i> 5,20 : 1,00.
<i>Allium ursinum</i> 2,80 : 1,00.	19. 8.:
10. 7.—15. 7.:	<i>Fragaria vesca</i> 3,70 : 1,00.
<i>Geranium silvaticum</i> 7,66 : 1,00.	4,77 : 1,00.
11. 7.—15. 7.:	22. 8.:
<i>Geranium silvaticum</i> 6,17 : 1,00.	<i>Fragaria vesca</i> 3,32 : 1,00.
<i>Fragaria vesca</i> 7,77 : 1,00.	3,32 : 1,00.
25. 7.—26. 7.:	21. 8.—26. 8.:
<i>Stachys silvatica</i> 9,00 : 1,00.	<i>Fragaria vesca</i> 2,50 : 1,00.
<i>Convallaria majalis</i> 7,18 : 1,00.	2,56 : 1,00.
<i>Spiraea ulmaria</i> 6,70 : 1,00.	29. 8.:
<i>Luzula pilosa</i> 6,40 : 1,00.	<i>Geranium silvaticum</i> 6,53 : 1,00.
<i>Majanthemum bifolium</i> 4,52 : 1,00.	8,54 : 1,00.
27. 7.:	
<i>Geum rivale</i> 10,16 : 1,00.	

Aus allen diesen Zahlen geht hervor, daß an heiteren Sommertagen, falls der Boden genug Feuchtigkeit enthält, die Transpiration an sonnenoffenen Standorten diejenige im Schatten mit höchst bedeutenden Werten übertrifft. Die Unterschiede sind größer, als man vielleicht hätte erwarten sollen. Die Sonnenformen können sogar bisweilen zehnmal mehr Wasser pro Tag abgeben als die Schattenpflanzen. Prüfen wir die Erhöhung der Transpiration bei verschiedenen Arten näher, so finden wir eine ziemlich unregelmäßige Variation, doch scheinen die Arten,

welche denselben oder wesentlich denselben Bau in Sonne und Schatten haben, keine größeren Erhöhungen in der Sonne zu erleiden, als diejenigen, welche mehr oder minder weitgehende Veränderungen aufweisen. Die Variation ist in dieser Hinsicht groß; das hier gesammelte Material ist zu gering, um bestimmte Schlüsse zuzulassen. Es scheint jedoch, als ob sich die verschiedenen Arten ungefähr gleich verhalten.

Von größtem Interesse wäre es weiter zu untersuchen, wie die Verhältnisse im Frühling sind, ehe noch die Bäume belaubt sind. Leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, Versuche hierüber anzustellen. Die Schatten- und Sonnenformen kommen da, ebenso wie in bezug auf Assimilation, auch hierbei einander wahrscheinlich weit näher.

Vergleichen wir die Arten von demselben Standort, und zwar zuerst von den sonnenoffenen Wiesen, so fällt es bei einer Durchmusterung der Tabellen sofort in die Augen, daß Arten mit ausgebildetem Palissadenparenchym in allen Serien mehr und oft bedeutend mehr transpiriert haben, als die gleichzeitigen Versuchsarten, welche keine derartigen Assimilationszellen ausbilden. Das Ergebnis der ersten Serie hat sich also in dieser Hinsicht bei allen folgenden Serien bestätigt. Dies dürfte einigermaßen unerwartet kommen, da das Palissadenparenchym von mehreren Forschern oft als ein gegen zu starke Transpiration eingerichtetes Gewebe aufgefaßt wird. Die hier experimentell erhaltenen Resultate sprechen entschieden gegen eine solche Deutung. Auch wenn die Transpirationszahlen im Schatten berücksichtigt werden, so ist vielfach bei solchen Pflanzen eine im Vergleich mit den übrigen Arten starke Transpiration wahrgenommen worden. Wir können die Ursache hiervon auch nicht in einem etwaigen konstanten Fehler der Methode suchen, auch waren *Convallaria*, *Trientalis* etc. genau ebenso gesund wie *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria* etc. Die Untersuchung mittels Stahl's Kobalt-papier haben außerdem ganz dieselben Ergebnisse geliefert. Im Juli 1900 wurden vielfache Beobachtungen mittels dieser Methode gemacht. *Convallaria*, *Majanthemum*, *Polygonatum*-Arten, *Paris* und derartige Pflanzen brauchten mehrere Minuten, 5–6, um dem Papiere dieselbe rote Farbe zu verleihen, welche *Geranium silvaticum*, *G. sanguineum*, *Solidago virgaurea*, *Spiraea filipendula*, *Hypochaeris maculata*, *Achillea millefolium* und *Chrysanthemum leucanthemum* nach kaum einer halben Minute gaben. Meine Beobachtungsergebnisse dürften also völlig den wahren Verhältnissen der Natur entsprechen. Die Auffassung des Palissadenparenchyms als eines transpirationshemmenden Gewebes ist durch die Transpirationsversuche auf jeden Fall nicht bestätigt worden. Die Palissaden kommen bekanntlich ziemlich allgemein bei Xerophyten, speziell bei Sklerokaulen und Sklerophyllen vor, die Zellen werden bei diesen Pflanzen dicht aneinander gereiht, sodaß die Interzellularen klein werden. Der Transpirationsschutz wird aber bei diesen Gewächsen auch durch kräftige Entwicke-

lung der Epidermis sowie durch Zahl und Lage der Spaltöffnungen erreicht.¹⁾

In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, daß die lebhaft transpirierenden Pflanzen mit Palissadenzellen und einem scharf differenzierten Blattbau, wie *Fragaria vesca*, *Geranium silvaticum*, *Veronica chamaedrys*, *Solidago virgaurea* eine bedeutend größere Zahl von Spaltöffnungen auf derselben Blattfläche haben, als die schattenliebenden und einfacher gebauten Arten wie *Majanthemum*, *Actaea*, *Allium*, *Conrallaria* etc.

Die Sonnenblätter der Laubwiesenpflanzen mit ihren dünnwandigen Epidermiszellen, ihrem ziemlich lakunösen Blattgewebe, ihren reichlichen Spaltöffnungen und ihren gut ausgebildeten Palissaden stellen einen Blatttypus dar, der geeignet ist, bei guter Zufuhr von Wasser und bei hohem Lichtgenuß lebhaft zu assimilieren und lebhaft zu transpirieren. Einige Transpirationswerte für 24 Stunden werden hier betreffs meiner Versuchsobjekte angeführt. Pro 10 qcm transpirierten:

5./7. 10 h 17 m — 10 h 48 m V. M. und 6./7. 8 h 52 m — 9 h 18 m V. M.

Spiraea ulmaria 187,88 cg.

Veronica chamaedrys 188,14 cg.

11. 7. 9 h 45 m V. M. — 12./7. 10 h 20 m V. M.

Geranium silvaticum 292,75 cg.

Solidago virgaurea 202,43 cg.

12. 7. 7 h 15 m N. M. — 13./7. 7 h 20 m N. M.

Fragaria vesca 226,00 cg.

25. 7. 7 h 30 m N. M. — 26./7. 7 h 00 m N. M.

Spiraea ulmaria 227,55 cg.

Leider liegen noch sehr wenige, in der freien Natur ausgeführte Untersuchungen vor, die mit diesen hier gewonnenen Transpirationsdaten einen Vergleich gestatten können, und also eine Vorstellung möglich machen, ob diese zuletzt angeführten Zahlen relativ hoch sind oder nicht. Doch scheinen sie eine lebhaft Transpiration anzuzeigen. Giltay (I) hat mit der Sonnenblume besonders genaue Versuche angestellt; dabei transpirierte diese schnell wachsende Pflanze während der Versuche, die im Wageningen im Juli Sommer 1898 ausgeführt worden sind, durchschnittlich 0,6 g pro dm² Blattfläche in der Stunde, was nach der hier angewandten Methode für Berechnung der Blattfläche 288 cg pro 10 cm² und pro Tag bedeutet. Pfeffer (I pag. 233) gibt weiter an, daß die Pflanzen an heiteren Tagen in 24 Stunden gewöhnlich 1—10 gr pro dm² 2)

1) Die Transpiration der Xerophyten ist noch nicht durch Versuche festgestellt worden. Dieselben dürften indessen, wenigstens zeitweise, lebhaft genug transpirieren. Dafür spricht schon das schnelle Ausstreiben neuer belaubter Sprosse bei vielen ausgeprägten Xerophyten, wie bei *Olea europaea*, *Spartium junceum* etc. in den italienischen Maquis sofort wenn die Winterregen beginnen. Wahrscheinlich können die Xerophyten die Transpiration zeitweise auf ein Minimum herabdrücken, zeitweise können sie aber auch sehr lebhaft transpirieren. (Vergl. auch Bergen, The transpiration of *Spartium junceum* and other xerophytic shrubs. (Bot. Gaz. Vol. XXXVI. Dec. 1903).

2) Wahrscheinlich durch einen Druckfehler steht bei Pfeffer (l. c.) cm² statt dm².

transpirieren, eine Angabe, welche dafür spricht, daß die hier gefundenen Daten im allgemeinen als ziemlich hoch anzusehen sind. —

Im Schatten waren die Unterschiede zwischen verschiedenen Arten nicht so groß und auch unregelmäßiger. Arten mit lockerem Palissadengewebe, wie *Geranium silvaticum*, *Fragaria vesca*, haben gewöhnlich mehr transpiriert, als solche wie *Majanthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Anemone hepatica*, *Luzula pilosa*, welche entweder ein dichtes Blattgewebe oder dickere Epidermiswände haben. *Dentaria bulbifera* scheint nach dem angeführten Versuche sehr zu transpirieren, ebenso *Actaea* und bisweilen auch *Paris quadrifolia*. Es sind jedoch noch zu wenig Versuche gemacht worden, darum dürfen wir uns noch keine allgemeineren Schlüsse erlauben.

Betrachten wir nun die erhaltenen Transpirationszahlen, nach demselben Trockengewicht berechnet, etwas näher, so finden wir nicht überall dieselbe Regelmäßigkeit wieder. Gewöhnlich werden nun auch die Werte der Pflanzen mit Palissaden höher, die Unterschiede sind jedoch oft sehr gering, und bisweilen trifft das Umgekehrte ein, nämlich bei einigen Arten in der Serie 29./7.—2./8. Die erhaltenen Resultate lassen doch keineswegs vermuten, daß die Schattenpflanzen an den sonnenoffenen Standorten, nach demselben Trockengewicht gerechnet, mehr transpirieren, eher das Gegenteil. Die erhaltenen Ergebnisse scheinen anzudeuten, daß die Pflanzen verschiedener Arten auf demselben Standort ungefähr gleichmäßig mit dem Wasser haushalten, d. h. daß dieselbe Pflanzenmassen pro Tag ungefähr dieselbe Menge Wasser verbrauchen.

Wenn die Schattenpflanzen in der Sonne also keine größere Transpiration haben als die Sonnenpflanzen, so kann doch die erhöhte Transpiration für diese Pflanzen schon nachteilig genug sein. Die Schattenpflanzen haben wahrscheinlich, den eigentümlichen Verhältnissen ihrer Standorte angepaßt, ein niedriges Transpirationsoptimum, besonders in dem letzten Teil ihrer Entwicklung, wo die Laubbäume schon belaubt sind. Auch dürften die Wasserleitbahnen nicht für einen größeren Anspruch geschaffen sein. Übrigens wäre es vielleicht eine lohnende Aufgabe, eine komparative Untersuchung über die Ausbildung der wasserleitenden Elemente im Verhältnis zu der Größe der Blattfläche bei Sonnen- und Schattenpflanzen vorzunehmen. Eine solche physiologisch-anatomische Untersuchung würde den Vorteil haben, sich auf experimentelle Erfahrung stützen zu können, sowohl betreffs der Bedeutung der zu untersuchenden Gewebs-elemente als auch betreffs der Lebenserscheinungen der genannten Pflanzengruppen.

Wenn wir wieder diese Transpirationszahlen nach demselben Trockengewicht für die Pflanzen im Schatten und auf der sonnenoffenen Wiese miteinander vergleichen, so sind die Unterschiede darum geringer, weil die Blätter im Schatten dünner

sind als in der Sonne, doch immer noch von großer Bedeutung, wie folgende Beispiele darlegen:

30. 6.—3. 7.:

Spiraea ulmaria 5,69 : 1,00.

Veronica chamaedrys 3,20 : 1,00.

Majanthemum bifolium 3,24 : 1,00.

Trifolium europaea 1,37 : 1,00.

21. 6.—22. 6.

Allium ursinum 1,72 : 1,00.

29. 6.—3. 7.

Geranium silvaticum 4,90 : 1,00.

Convallaria majalis 3,80 : 1,00.

10. 7.—15. 7.

Geranium silvaticum 6,73 : 1,00.

11. 7.—15. 7.

Geranium silvaticum 5,15 : 1,00.

Fragaria vesca 2,41 : 1,00.

25. 7.—26. 7.

Achillea millefolium 4,47 : 1,00.

Convallaria majalis 3,64 : 1,00.

25. 7.—26. 7.

Spiraea ulmaria 2,46 : 1,00.

Majanthemum bifolium 2,70 : 1,00.

Luzula pilosa 5,19 : 1,00.

27. 7.

Geum rivale 5,58 : 1,00.

29. 7.

Achillea millefolium 4,53 : 1,00.

Convallaria majalis 2,91 : 1,00.

30. 7.—2. 8.

Achillea millefolium 6,06 : 1,00.

Convallaria majalis 3,91 : 1,00.

Spiraea ulmaria 2,38 : 1,00.

Majanthemum bifolium 1,93 : 1,00.

Luzula pilosa 6,20 : 1,00.

Geum rivale 3,11 : 1,00.

Die Ursache, daß die Sonnenpflanzen auf stark beleuchteten Standorten gedeihen können, dürfte nicht bloß in der speziellen Anpassung des Chlorophylls und des Blattes gegen das Licht und in ihrem Vermögen, die Transpiration zu regulieren, zu suchen sein, sondern auch in dem Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen. Bei steigender Konzentration der Ernährungsflüssigkeit im Boden, wie z. B. bei lange andauernder Trockenheit, kann sich der osmotische Druck der Wurzelzellen erhöhen, aber nur bis zu einem gewissen Werte (siehe z. B. Stange. I), wenn diese Grenze überschritten wird, sistiert die Wasseraufnahme der Wurzelzellen. Die Menge des den Pflanzen zugänglichen Wassers wird bestimmt durch viele Faktoren, wie Art und Beschaffenheit des Bodens, Temperatur desselben, ebenso durch die speziellen Eigenschaften der Pflanzen. Je mehr hygroskopisch eine Bodenart ist, bei desto höherem Wassergehalt des Substrates verwelken die Pflanzen. Nach den Untersuchungen von Hedgcock (I. pag. 27) ordnen sich die uns am nächsten interessierenden Bodenarten in folgender Reihe: Humus, Ton, Löß, Lehm, Sand. Das Vermögen der Pflanzen, dem Boden Wasser zu entziehen, ist nach den Untersuchungen von Gain (I) und des letztgenannten Verfassers (I) sehr ungleich bei verschiedenen Arten und variiert nach den äußeren Umständen. Von gewissem Interesse für diese Untersuchung ist, daß Hedgcock (I. pag. 44 bis 48) gefunden hat, daß die Pflanzen im Schatten bei einem höheren Wassergehalt des Bodens verwelken, als die Pflanzen unter gutem Lichtgenuß. Wahrscheinlich ist auch bei den Schattenpflanzen das Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, geringer als bei den Sonnenpflanzen.

In dem größeren Vermögen, dem Boden Wasser zu entziehen, haben wir sicherlich bei den Sonnenpflanzen eine Anpassungserscheinung von größter Wichtigkeit vor uns. Einige Observationen, welche dies andeuten, mögen in diesem Zusammenhang

referiert werden: Im Sommer 1899 und besonders im Sommer 1901 hatten die Laubwiesenpflanzen viel durch die Trockenheit zu leiden und 1901 im letzten Teil des Juli trat ein Stillstand der Vegetation ein. Es war dabei von Interesse, verschiedene Arten und verschiedene Lokalitäten zu beobachten. An den sonnenoffenen Lokalitäten begannen die mehr schattenliebenden Arten zuerst Krankheitserscheinungen zu zeigen, so z. B. *Actaea spicata*, *Majanthemum*, *Stachys*, *Convallaria*, *Dentaria*, *Allium* u. a. Sie welkten jedoch noch nicht, aber bei einer Turgeszenz, bei welcher die Blätter völlig steif waren, begannen die Blattspitzen zu verdorren und die Zerstörung des Blattgewebes schritt von da aus weiter gegen die Blattbasis hin. Es wurden auch einige Transpirationsversuche mit solchen kranken Pflanzen gemacht und unter anderen auch mit *Paris quadrifolia*, welche mit *Geranium silvaticum* verglichen wurde.

Transpirationsserie XV.

Beschreibung der Versuchspflanzen.

Paris quadrifolia wurde im Jahre 1900 in einen Topf eingepflanzt. Dieses Exemplar hatte sich seit Ende April im Haselhain entwickelt. Schönes Individuum. Hatte geblüht.

Geranium silvaticum. Dasselbe Individuum wie in Serie IV.

10./7. 10 h 40 m V. M. — 11./7. 9 h 25 m V. M.

Paris quadrifolia 85,84 cg 15,84 g.

10./7. 12 h 14 m V. M. und 11./7. 9 h 45 m V. M.

Geranium silvaticum 250,78 cg 55,57 g, 72,67 g.

Bei *Paris quadrifolia* vertrockneten die Blattspitzen bald, und das Absterben des Blattgewebes erstreckte sich allmählich bis an die Blattbasis. Das größere Transpirationsvermögen, welches die Sonnenpflanzen besitzen, dürfte hierbei sogar als ein Schutz gegen schädliche Erwärmung wirken. Für das Gedeihen der meisten Pflanzen auf sonnenoffenen Teilen der Laubwiesen ist ohne Zweifel gerade ein Vermögen, durch Transpiration einer nachteiligen Erwärmung durch Sonnenstrahlen vorzubeugen, von allerhöchster Bedeutung und spielt bei der Ökonomie dieser Pflanzen eine große Rolle. Die Transpiration dürfte überhaupt nicht nur eine notwendige physikalische Erscheinung bei den in die Luft ragenden, wasserhaltigen Pflanzenorganen sein, sondern überhaupt ein für die normale Entwicklung der Pflanzenorgane sehr wichtiger Lebensvorgang, der sowohl für den Transport der Mineralbestandteile der Pflanzen als auch für die Verwendung der für die Pflanzen geeigneten zugestrahlten Energie in vieler Hinsicht große Bedeutung hat (vergl. z. B. Müller-Thurgau (I), wie auch Jumelle I). Bei einer physiologischen Auffassung der Transpiration, die sich auf viele Untersuchungen der letzten Zeit stützen kann, ist es verfrüht, nach dem Bau der Blätter ihr Transpirationsvermögen zu beurteilen. Alle Konstruktionseigentümlichkeiten, wie Zahl und Lage der Spaltöffnungen, Ausbildung der Epidermis, welche als transpirationshemmend angesehen werden, beziehen sich auf die physikalische Seite der Transpiration, nicht auf die rein physiologische. In Zeiten von Wassernot spielen sie zwar eine große

Rolle, das Verdampfen der Organe zu vermindern, das Transpirationsvermögen dürfte aber von der äußeren und inneren Konstruktion des Blattes in gewissem Grade unabhängig sein.

Für die Physiognomie der Laubwiesen auf den äußeren Scheereninseln ist ohne Zweifel die hohe, relative Luftfeuchtigkeit von großer Wichtigkeit. Das ziemlich allgemeine Vorkommen von vielen Schattenpflanzen an sonnenoffenen Standorten daselbst dürfte hierin seine Ursache haben. Wie besonders die Transpirationsserie vom 29. Juni bis zum 6. Juli zeigte, übt wahrscheinlich die relative Luftfeuchtigkeit einen nicht unbeträchtlichen Einfluß auf die Transpiration der sonnenoffenen Wiesen aus, was eine für viele Pflanzen nachteilige Transpiration verhindern kann. Auf den äußersten, kleinen Scheeren, die den äußersten Rand am Meere bilden, treten auch in der Vegetation viele Eigentümlichkeiten auf, was auch seinen Grund in der hohen Feuchtigkeit hat. Es ist z. B. dort nicht gerade selten, daß wahre Sumpfpflanzen, wie *Peucedanum palustre*, *Epilobium palustre*, *Lythrum salicaria* in den kleinen Rissen wachsen, und diese bilden dann zusammen mit wirklichen Felsenpflanzen, wie *Sedum telephium*, *Sedum acre*, und einigen anderen sehr eigentümliche, kleine Pflanzenformationen mit einer Bodenbedecke aus *Cladina rangiferina*. Aber auch der Boden und besonders die reichliche Humusbildung haben wohl Anteil hieran.

Die Anzahl der hier gemachten Transpirationsversuche ist gewiß nicht groß, doch habe ich dieselben ein wenig ausführlicher beschrieben, weil bis jetzt so wenige derartige in der Natur gemachte Versuche vorliegen. Für die allgemeine Ökologie der Pflanzen ist die Transpiration immerhin eine der wichtigsten Erscheinungen der Pflanzenwelt. Das Studium derselben scheint mir dann am fruchtbarsten zu sein, wenn man die Transpiration mehr als bis jetzt als eine notwendige Erscheinung betrachtet, von welcher die Pflanzen mannigfaltigen Nutzen ziehen können.

Kap. X. Rückblick auf die erhaltenen Ergebnisse, die pflanzengeographischen Faktoren der Laubwiesen.

Wir sind mit unserer Untersuchung zu Ende gekommen. Es drängt sich nun die Frage auf: Inwieweit können die hier gefundenen Ergebnisse größere Allgemeingültigkeit beanspruchen? Viel von dem Wert einer solchen Studie hängt hiervon ab. Die geschilderte Pflanzenformation gehört ohne Zweifel zu den am meisten wechselnden, artenreichsten und meist variierenden, und es würde daher den Anschein haben, als ob es eine vergebliche Mühe wäre, eine derartige genauere Untersuchung vorzunehmen. Auch ist die Untersuchung nicht in dem Zentrum des Verbreitungsgebietes der Pflanzenformation, sondern an dem nordischen Grenzrande derselben vorgenommen worden. Dieses alles macht, daß man die durch Versuche gewonnenen Zahlen mit großer Vorsicht behandeln muß; es sind nicht die kleinen

Unterschiede, die wenigen Prozente, welche vom Pflanzenleben der Laubwiesen etwas Wesentliches aussagen, sondern die größeren, weiten Unterschiede. Die Hauptzüge der erhaltenen Ergebnisse aber haben einen allgemeinen Wert und geben mit Sicherheit eine im wesentlichen allgemein gültige Vorstellung über Ernährungs- und Transpirationerscheinungen bei Pflanzen in Laubwiesen und ähnlichen Pflanzenformationen.

Auf der anderen Seite ist in Betracht zu ziehen, daß die Pflanzenformationen Resultate von ungleichen organischen und anorganischen Faktoren sind.

Sie stellen durchaus nichts Zufälliges dar, sondern sind der unter gewissen äußeren Bedingungen notwendige Ausdruck des stetig tätigen Pflanzenlebens. Gleiche Pflanzenformationen stellen eine gleiche Kombination von Kräften vor. Wenn man diese Ansicht hegt, so muß man erwarten, daß Laubwiesen von der hier eingehend geschilderten Beschaffenheit ungefähr dasselbe Resultat bei einer Untersuchung ergeben müssen.

Was indessen immer das Studium der Pflanzengeographie, besonders der ökologischen, erschwert und hindert, diese als eine exakte Wissenschaft zu behandeln, ist der Umstand, daß wir hierbei stets mit einer Kombination von unzähligen Faktoren rechnen müssen. Diese Faktoren wirken auch gegenseitig aufeinander ein und können einander teilweise ersetzen, sie lassen darum alle möglichen Kombinationen zu. Schwaches Licht und große Luftfeuchtigkeit haben auf die Pflanze in vielen Hinsichten denselben Effekt, sie können einander auch ersetzen und jeder für sich dasselbe Resultat in der Organisation bewirken. Durch das genaue Verfolgen der Lebenserscheinungen können wir höchstens eine exakte Beschreibung der Pflanzenformationen erzielen, nicht aber die Pflanzengeographie zu dem Range einer experimentellen Wissenschaft erhöhen.

Wenn wir nun die äußeren toten Faktoren, welche den Wechsel der Laubwiesenvegetation beherrschen, näher untersuchen wollen, so sind hier in erster Linie zwei solcher in Betracht zu ziehen, nämlich Boden und Licht, welche in ihrem ungleichen Zusammenwirken dem Pflanzenleben sein eigentümliches Gepräge verleihen. Die Beschaffenheit des Bodens, sowohl die physikalische als auch die chemische, bestimmt wohl in erster Linie, welche Baumarten den Wald schließlich bilden sollen. Hiermit tritt eine je nach der Art des Baumes ungleiche Beschattung ein, und gleichzeitig entsteht dabei eine je nach der chemischen Beschaffenheit der Blätter spezielle Art von Humus, der auf die Gewächse in vielen Hinsichten einwirkt. Wenn nun durch Eingreifen der Menschen oder in alten Beständen durch Umstürzen alter Bäume kleinere oder größere Lücken entstehen, so verschwinden die früheren, schattenliebenden Kräuter nicht nur darum, weil das Licht nun zu hoch wird, sondern auch infolge weitgehender Veränderungen in der obersten Bodenschicht, und andere Gewächse nehmen dann den Platz derselben ein. Diese können nach einiger Zeit wieder vor

einer neuen Baumvegetation verschwinden. Die Bodenveränderungen, welche die Gewächse durch ihre Tätigkeit selbst verursachen, und der Kampf unter den Pflanzen ums Licht sind in erster Linie ohne Zweifel die wichtigsten äußeren Momente, welche das Pflanzenleben unserer Laubwiesen beherrschen. Diese zwei Faktoren sind auf vielerlei Weise gegenseitig miteinander verbunden. In tiefem Schatten entstehen gern große Ablagerungen humöser Bildungen, und viele Humusarten beruhen ebenso sehr auf einem schwachen Lichtgenuß wie die Schattenpflanzen. Andererseits führen Veränderungen im Boden einen erhöhten Lichtgenuß mit sich. Wenn der milde Humus der dänischen Buchenwälder sauer wird, stellen sich die Bäume lichter und ihre Verjüngung wird erschwert; dadurch erhält die Bodenvegetation mehr Licht als vorher.

Ein Studium über den Lichtgenuß und das Lichtbedürfnis der Pflanzen muß also, wenn die ganze Konstruktion und alle physiologischen Eigenschaften der beschatteten Pflanzen völlig aufgeklärt sein werden, auf die Beziehungen der Pflanzen zu verschiedenen Bodenarten Rücksicht nehmen. Die diesbezüglichen Anpassungen äußern sich zweifelsohne sowohl in der äußeren Organisation, als auch in besonderen Eigenschaften der Wurzelzellen, insbesondere in den osmotischen und diosmotischen Eigenschaften der letzteren.

Eine Pflanze ist für ihr Fortkommen und Gedeihen auf einem gewissen Standorte nicht an das Optimum einer einzelnen Lebenserscheinung gebunden, sondern an das harmonische Gesamtoptimum aller wichtigen Lebenserscheinungen. Dieses Gesamtoptimum liegt wohl auch nicht weit ab von Optimum der einzelnen Lebenserscheinungen im allgemeinen. Wir haben jedoch bei dieser Untersuchung gesehen, wie weit die Assimilation auch bei ausgeprägten Schattenpflanzen beim Entwickeln des Laubes der Bäume herabgedrückt wird, bei vielen sinkt sie so weit, daß man von einem wirklichen Assimilationsminimum sprechen kann. Hier scheint also eine so wichtige Lebenserscheinung, wie die Kohlensäureassimilation, an den natürlichen Standorten der Schattenpflanzen sehr weit unter dem Optimum zu liegen. Die wichtigste und hauptsächlichste Assimilationsarbeit dürfte jedoch dann schon abgeschlossen sein: es ist die Frühlingsarbeit, welche das Gedeihen und Fortkommen der Pflanzen an beschatteten Standorten ermöglicht, und das stärkere Frühlingslicht ist in vielen Hinsichten bestimmend gewesen für die ganze Organisation und den Lebensverlauf der Schattenpflanzen im allgemeinen.

Überhaupt entwickeln die meisten wirklichen Schattenpflanzen, welche an den am meisten beschatteten Standorten fortkommen können, alle ihre Assimilationsorgane im Frühling. Dieser Vorgang ist in dieser Hinsicht eine weit mehr ausgeprägte periodische Erscheinung als bei den Sonnenpflanzen, die oft den ganzen Sommer hindurch beblätterte Sprosse entwickeln. *Mercurialis perennis*, *Trifolium europaeum*, *Anemone hepatica*, *Orobanch*

vernus, die *Convallariaceen*, *Actaea spicata*, *Allium ursinum*, *Dentaria bulbifera*, *Pulmonaria officinalis*, die entweder den ganzen Sommer hindurch oder nur im Vorsummer und Anfang des Nachsummers assimilieren, entwickeln ihre Assimilationsorgane im frühzeitigen Frühling. Unter normalen Umständen kommen dann, wenn die Belaubung der Bäume schon vollständig ist, keine Blätter mehr zur Entwicklung. Die Anlagen der neuen Sprosse, die durch die Assimilationsarbeit erzeugt werden, sind immer in den Boden gesteckte, ruhende, geschlossene Knospen. Die Entwicklung der Assimilationsorgane ist also streng an eine bestimmte Zeit gebunden, was auch für andere Schattenpflanzen zutreffen dürfte. Was für eine große Bedeutung das stärkere Frühlingslicht für die normale Entwicklung der Assimilationsorgane hat, geht am deutlichsten aus dem Kapitel VIII hervor. Es gibt zwar einige Schattenpflanzen, die auch im Sommer, wenn die Bäume schon völlig belaubt sind, noch ihre Blätter entwickeln, nämlich unter den in dieser Abhandlung genannten Arten *Campanula latifolia* und *Stachys silvatica*; diese treten jedoch, meinen Beobachtungen nach, nie auf stärker beschatteten Standorten zahlreich auf, dort werden sie nämlich steril und erreichen eine bloß unvollständige Entwicklung. Es dürfte auch kein Zufall sein, daß *Stachys silvatica*, *Spiraea ulmaria* und *Solidago virgaurea* in den Eschenhainen gut fortkommen und blühen, in den Haselhainen aber entweder ganz fehlen oder auch wie *Spiraea* und *Solidago* steril werden, höchstens aber einige kümmerliche Blütenstände mit einigen spärlichen Blüten auf den lichtesten Punkten entwickeln. Die meisten Pflanzenarten, welche im Sommer auf den sonnenoffenen Wiesen blühen, kommen auch in den Haselbeständen entweder nicht vor oder bleiben steril (siehe pag. 20).

In dem Fehlen des stärkeren Frühlingslichtes haben wir wohl auch die Ursache zu suchen, daß die Fichtenbestände bei demselben oder sogar einem höheren Lichtgenuß eine weit ärmere Schattenflora beherbergen, als die Haselhaine. Die besondere Art von Humus, zu welcher die vermodernden Fichtennadeln Anlaß geben, hat wohl auch Anteil hieran, derselbe ist aber wahrscheinlich von untergeordneter Rolle. Wenn in diesen Fichtenbeständen gelichtet wird, ist nämlich dieser Boden ohne weitere Veränderungen sofort bereit, eine schöne Humusflora aus *Dentaria bulbifera*, *Stachys silvatica*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Anemone hepatica*, *Anemone nemorosa* u. a. zu ernähren. Daß die Wacholderbestände bei demselben Lichtgenuß eine weit ärmere Schattenvegetation beherbergen, dürfte auch seine Ursache im Fehlen des stärkeren Frühlingslichtes haben.

Aus allen diesen Tatsachen geht die Bedeutung des stärkeren Frühlingslichtes hervor. Es gibt nun eine ganze Gruppe wirklicher Waldpflanzen, welche in ihrer ganzen Assimilations- und Ernährungsarbeit noch mehr als die hier genannten davon abhängig sind, nämlich viele Frühlingspflanzen: *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Ranunculus ficaria*, *Corydalis*-Arten, wie

laxa, *pumila*, *solida*, *fabacea*, *Adora moschatellina*, diese verschwinden mehr oder minder rasch, sobald die Belaubung vollständig wird. Es ist von Kjellman (III) die Meinung ausgesprochen worden, daß die schwedischen Frühlingspflanzen, unter ihnen auch diese, ihre eigentümliche Entwicklung ursprünglich entweder einem glazialen oder einem steppenähnlichen Klima verdanken. Wenn dieses auch für einige gelten kann, so glaube ich doch nicht, daß dies für die obengenannten Pflanzen zutrifft. Soweit ich finden kann, sind diese Pflanzen in unserem Klima völlig ebenso heimisch wie die Bäume, zusammen mit welchen sie wachsen. Sie sind den Lichtverhältnissen des Waldes angepaßt, indem sie ihre ganze Ernährungsarbeit im Frühling verrichten. Die besonderen Eigenschaften, infolge welcher sie in dieser relativ kurzen Zeit diese Arbeit zu verrichten imstande sind, sind im Kampfe ums Licht erworben worden. Das Wärmebedürfnis ist dabei hinter das Lichtbedürfnis zurückgetreten. In den großen Laubwäldern, welche im Pliocän die nördliche Halbkugel eingenommen haben, haben wir wohl die nächsten Verwandten dieser Frühlingspflanzen zu suchen, nicht aber in den Steppen oder in den Alpenländern.

Der Standort hat auch in anderen Hinsichten diesen Pflanzen ein besonderes Gepräge verliehen, nämlich in der Entwicklung von langen, kriechenden Rhizomen, die mehr oder weniger spärlich sehr zarte und ziemlich kurze Wurzeln entwickeln, bei denen die Nebenwurzeln entweder ganz fehlen oder nur unerheblich feiner als die Mutterwurzeln entwickelt sind. Nach den Beobachtungen von Freidenfelt (I pag. 137), der diese Pflanzen mit dem sehr bezeichnenden Namen *Mullheliophoben* benannt hat, gehören viele von den hier erwähnten Pflanzen zu einem besonderen Typus, gekennzeichnet durch den Bau der Wurzeln, hierzu werden gerechnet *Paris quadrifolia*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Trientalis europaea*, *Dentaria bulbifera*, *Convallaria majalis*. Diese zeichnen sich durch ein im Verhältnis zu den Pflanzen der offenen Standorte mehr oder weniger reduziertes Wurzelsystem aus. Die morphologischen Eigentümlichkeiten dieser Pflanzen scheinen mir auch gegen eine Auffassung dieser Frühlingspflanzen als Steppen- oder Glazialpflanzen zu sprechen. Dem Wurzeltypus dieser Pflanzen nähern sich die *Corydalis*- und *Gagea*-Arten, während sich *Anemone hepatica* und *Ranunculus ficaria* mehr von diesen unterscheiden, die erstere zeigt jedoch eine Annäherung an den Mullaugwurzeltypus, wie Freidenfelt (l. c.) diesen Typus benennt. Die Frühlingspflanzen unserer Laubwiesen — wenigstens die meisten — scheinen mir dagegen eine sehr natürliche Gruppe zu bilden, die in ihrem Lebensverlauf und morphologischen Aufbau den Nahrungsbedingungen des laubwerfenden Waldes genau angepaßt ist.

Von noch größerer Bedeutung als die Kenntnis des morphologischen Aufbaues dieser Pflanzen wäre das Studium, festzustellen, in welchem Grade die Schattenpflanzen den Humus als

Nahrung verwenden können. Durch die wichtigen Beobachtungen von Acton (I) ist es dargetan worden, daß bewurzelte, höhere Pflanzen Extrakte vom natürlichen Humus als Kohlenstoffquelle, wenn auch in beschränktem Maße, verwenden können. Dieses Vermögen ist möglicherweise bei einigen Schattenpflanzen weiter ausgebildet worden und ist vielleicht die erste Stufe zu einer Entwicklung zum saprophytischen Leben, wenn auch die meisten solcher Pflanzen mykotroph sind. Die Verwendung des Humus als Kohlenstoffquelle könnte nämlich für die Schattenpflanzen mit ihrem reduzierten Lichtgenuß einigermaßen von Bedeutung sein.

Aus den Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation geht ganz klar hervor, daß die Sonnenpflanzen mit einem weit reicheren Nahrungskonsum zu arbeiten haben, als die Schattenpflanzen. Dieser Umstand mag in vieler Hinsicht die Verschiedenheit in der äußeren und inneren Konstruktion dieser Pflanzen beherrscht haben. Es ist nicht besonders leicht, eine diesbezügliche Untersuchung vorzunehmen, eine solche würde eine genauere Kenntnis vieler Lebenserscheinungen bei diesen und anderen Pflanzen erfordern, als die, welche wir bis jetzt haben. Es scheint mir jedoch wichtig zu sein, die besonderen Charaktere und Eigentümlichkeiten der Sonnen- und Schattenpflanzen nicht nur als direkte Anpassungen gegenüber dem Lichte aufzufassen, sondern auch die Folgen von den ungleichen Nahrungsbedingungen in Betracht zu ziehen.

Als eine besondere Eigentümlichkeit der Schattenpflanzen, die ich als eine Folge von ihrem beschränktem Nahrungskonsum ansehen will, ist die sehr langsame Entwicklung vom Samen bis zu einer blühenden Pflanze hervorzuheben. Viele dieser Pflanzen brauchen hierzu nach Untersuchungen von Warming (II), Irmisch, Cleve (I), Brundin (I) u. a. viele Jahre, so z. B. *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Polygonatum multiflorum*, *Dentaria bulbifera* und viele andere.

Man hat sich bei der Erklärung der Anpassungserscheinungen im allgemeinen damit begnügt, die Zweckmäßigkeit der besonderen Baueigentümlichkeiten zu erklären, wie diese aber zustande kommen, wie die Reize, welche die Pflanzen empfangen, in dem Pflanzenkörper ausgelöst werden, und welche Reihe von einander auslösenden Momenten dabei ins Spiel kommt, darüber wissen wir bis jetzt so gut wie gar nichts. Es scheint mir jedoch, daß wir in dem ungleichen Nahrungskonsum ein wichtiges Moment bei der Reizauslösung zu suchen haben.

In derselben Richtung tätig und von Bedeutung mag auch die ungleiche Transpiration sein. Um aber die Bedeutung dieser Lebenserscheinung richtig auffassen zu können, muß man nicht bloß alleinige transpirationfördernde oder transpirationhemmende Konstruktionen ausfindig zu machen suchen, sondern man muß auch die Bedeutung und die Wichtigkeit des Wasserstromes für den Nahrungstransport innerhalb der Pflanze, für die Regulierung der Temperatur in den Blättern etc. dabei in Betracht ziehen.

Die Pflanzen sind nicht nur von einem einseitigen Anpassungsstandpunkt aus zu betrachten, sondern müssen auch als Organismen geschätzt werden, die unter verschiedenen Bedingungen und auf ungleiches Resultat hin arbeiten.

Für ein tieferes Verständnis mehrerer Pflanzentypen wären ohne Zweifel physiologische Monographien über gewisse, mehr charakteristische Pflanzen sehr wünschenswert. Solche würden auch ohne Zweifel ein ausgezeichnetes Material liefern für ein besseres Verständnis betreffs vieler ökologischer und pflanzengeographischer Fragen, ja, ich gehe soweit, zu glauben, daß die ganze Pflanzenbiologie in der Zukunft sehr viel gewinnt durch wohldurchdachte und gut ausgeführte physiologische Monographien über bestimmte, charakteristische Pflanzen, ähnlich wie zur Zeit von Irmisch die Organographie eine große Erweiterung erfuhr durch schöne organographische Arbeiten über besondere Pflanzengruppen.

In dieser Arbeit bin ich von den besonderen Pflanzenstandorten und Pflanzenformationen ausgegangen, viele Pflanzen sind dabei berücksichtigt worden, und viele neue und, wie ich glaube, für die Kenntnis des Pflanzenlebens nicht unwichtige Daten sind aus den Untersuchungen hervorgegangen. Die Arbeit hat in vieler Hinsicht den Charakter einer rekognoszierenden Untersuchung, aber für die Fragestellung zu und für die weitere Ausführung von besonderen physiologischen Monographien glaube ich, wird dieses Studium nicht ohne Bedeutung sein.

Es war nicht meine Absicht, zu versuchen, eine so schwierige und weitgehende Frage zu beantworten, warum eine Pflanze unter gewissen äußeren Bedingungen fortkommen kann, unter anderen aber nicht, sondern ich wollte mir nur eine empirisch gewonnene Vorstellung verschaffen, wie die Pflanzen unter den verschiedenen äußeren Bedingungen der Laubwiesen tatsächlich reagieren.

Zu einem besseren Überblick werden hier in den folgenden Punkten die wichtigsten Momente und Ergebnisse zusammengefaßt.

1. Die Laubwiesen sind Pflanzenformationen aus edlen Laubbäumen, die in kleineren und größeren Gruppen geordnet sind. Zwischen den Baumgruppen hat die Vegetation einen wiesenähnlichen Charakter.

2. In Schweden sind die Laubwiesen sehr verbreitet waren es aber früher noch mehr, sie erstreckten sich da weiter nach Norden und waren auch allgemeiner innerhalb ihres jetzigen Verbreitungsgebietes. In der Jetztzeit kommen sie am meisten in den Küstengegenden und um die größeren Binnenseen herum vor.

3. In Uppland haben die Laubwiesen eine stark östliche Verbreitung, sie entwickeln sich noch an den Küsten auf dem neuen Terrain, das durch Verlandung oder durch die Hebung der Küste gewonnen wird.

4. In den östlichen Scheeren, wo die Laubwiesen eine weite Verbreitung haben, wurden verschiedene Varianten gekennzeichnet, siehe hierüber näheres im Kap. II.

Die durch die Untersuchung von den Laubwiesen auf Skabbholmen gewonnenen Ergebnisse können in folgender Weise zusammengefaßt werden.

1. Die Temperatur ist an den sonnenoffenen Wiesen an heiteren Sommertagen am Mittag durchschnittlich um $1-1,5^{\circ}$ höher als in den am meisten geschlossenen Beständen.

2. Die absolute Feuchtigkeit, sowie die relative variiert an verschiedenen Standorten an demselben Tage bedeutend, durchschnittlich ist jedoch die absolute Feuchtigkeit im Rasen auf den sonnenoffenen Wiesen am höchsten, in den am stärksten beschatteten am niedrigsten. Die absolute Feuchtigkeit variiert durchschnittlich beinahe gleichlaufend mit der Temperatur, daher kommt es, daß die relative Feuchtigkeit an verschiedenen Standorten durchschnittlich bloß um kleine Werte differiert. Viele Gründe sprechen dafür, daß dieses Ergebnis nicht vom maritimen Klima der Insel verursacht wird, sondern allgemeiner gültig ist.

3. Auf den sonnenoffenen Wiesen auf frischem Boden kommt eine sandgemischte Humusart vor mit einem Gehalt von 8—9% organischer Reste, in den *Sesleria*-Wiesen ist der Humus mehr torfartig, da beträgt dieser Gehalt 20%, in den geschlossenen Beständen, die aus Eschen oder Hasel bestehen, bildet sich reichlich Humus mit einem Gehalt zwischen 40—50% organischer Reste.

4. Die Bäume der Laubwiesen wurden bezüglich ihres Lichtbedürfnisses untersucht. Siehe Kap. III.

5. Die Reinigung der Krone beginnt bei der Esche, der Birke, der Eberesche, bei einem Lichtgenuß, bei welchem noch die innersten Blätter der Krone sehr assimilieren und große Mengen Stärke in den Blättern aufspeichern.

6. Bei der Hasel, ebenso bei der Eiche tritt im Innern der Krone ein Assimilationsminimum ein, und die innersten Blätter speichern dann nur sehr wenig Stärke auf, während die äußeren noch sehr wenig davon enthalten.

7. Das Lichtbedürfnis wechselt mit den Nahrungsbedingungen, was unter anderem durch die ortotrope Sprosse des Haselstrauches illustriert werden kann.

8. Der Lichtgenuß der Pflanzen auf den sonnenoffenen Wiesen ist oder beinahe 1, in den unbelaubten

Eschenbeständen beträgt er $\frac{1}{1,2} - \frac{1}{2,8}$, in den belaubten $\frac{1}{14} - \frac{1}{17}$, in den unbelaubten Haselbeständen $\frac{1}{1,5} - \frac{1}{3}$ in den belaubten wechselt der Lichtgenuß an verschiedenen Punkten von $\frac{1}{27} - \frac{1}{30}$ und $\frac{1}{60} - \frac{1}{65}$. Die Pflanzen der Wacholder- und Fichtenbestände haben stets nur einen herabgesetzten Lichtgenuß, in den ersteren beträgt er $\frac{1}{17} - \frac{1}{20}$, in den letzteren $\frac{1}{25} - \frac{1}{30}$, in jungen Beständen sinkt er bis $\frac{1}{50}$ ja auch noch tiefer.

19. Im Frühling assimilieren die Pflanzen in den unbelaubten Baum- und Strauchbeständen sehr lebhaft, ebenso auf den sonnenoffenen Wiesen. Die Entwicklung des Laubes bedeutet für die allermeisten Pflanzen durch geringeren Lichtgenuß eine bedeutende Herabsetzung der Assimilation, welche sich bei den meisten Arten in den stark geschlossenen Beständen so weit erstreckt, daß keine oder sehr wenig Stärke gebildet wird, obgleich dieselben Individuen im Frühling viel davon gebildet haben.

10. Die Pflanzen der Laubwiesen an den sonnenoffenen Plätzen können in den kurzen, lichten, etwas kühlen Sommernächten nicht den ganzen Vorrat von Nahrung aufbrauchen, sondern beginnen ihre Assimilationsarbeit am Morgen mit noch viel Stärke in den assimilierenden Zellen.

11. Mit dem herabgesetzten Nahrungskonsum der Schattenpflanzen folgt unter anderem eine bedeutende Verminderung der Atmungsintensität.

12. Das Frühlingslicht hat nicht nur auf die Ernährungsarbeit, sondern auch auf die Entwicklung des Assimilationsgewebes einen überaus großen Einfluß. Pflanzen, die ihre Entwicklung bei einem stets herabgesetzten, jedoch nicht besonders niedrigen Lichtgenuß vollziehen, erhalten eine weit geringere Ausbildung des Assimilationsgewebes, als die Pflanzen, welche im Frühling viel Licht genießen, im Sommer aber stark beschattet sind.

13. Die Schattenpflanzen transpirieren in den geschlossenen Haselbeständen weit weniger als die Sonnenpflanzen auf offenen Wiesen, die Unterschiede an heiteren Tagen und unter guten Transpirationsbedingungen erreichen höchst bedeutende Werte.

14. Wenn die Transpirationszahlen auf dieselbe Blattfläche berechnet werden, zeigt es sich, daß in der

Sonne die Pflanzen mit Palisadenzellen am meisten transpirieren, diejenigen aber, welche eine geringere Differenzierung des Blattgewebes zeigen, weit geringer.

Literaturverzeichnis

(Hier sind auch einige Arbeiten angeführt, welche im Texte nicht zitiert sind, beim Ausarbeiten der Abhandlung jedoch angewandt worden sind.)

- Acton, E. H. The assimilation of carbon by green plants from certain organic compounds. (Proc. Roy. Soc. London 1890. Vol. XLVI. pag. 118—121.)
- Andersson, Gunnar (I). Hasseln i Sverige, fordom och nu. (Sveriges geologiska undersökning. Ser. Ca. No. 3. Stockholm 1902.)
- — (II). Växtlifvet inom öfre Dalarne. Öfre Dalarne, Förr och Nu. Stockholm 1903.
- Aubert, E. Nouvel appareil de MM. G. Bonnier et L. Mangin pour l'analyse des gaz. (Revue générale de Bot. Paris. T. III. 1891. pag. 97.)
- Beck, Günther A. Flora von Niederösterreich. Erste Hälfte. 1890.
- Bergroth, Ossian. Anteckningar om vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området. (Acta Soc. pro Fl. et Fauna fennica. Vol. XI. Helsingfors 1895.)
- Brown, Horace T. Address to the chemical section of the British Association for the Advancement of Science. Dover 1899. (Ref. Bot. Zeitg. 1900. No. 5. pag. 70—74.)
- Brundin, J. A. Z. Bidrag till kännedomen om de svenska fanerogama örternas skottutveckling och öfvervintring. Diss. Uppsala 1898.
- Burgerstein, Alfr. Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen. (Verh. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien. Teil I. Bd. 37. Quart. IV. Wien 1887. Teil II. Band 39. Quartal III. Wien 1889. Teil III. Wien 1901.)
- Büsgen, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena 1897.
- Cleve, Astrid. Studier öfver några svenska växters groningstid och förstärkningsstadium. Diss. Uppsala 1898.
- Crova. Description d'un hygromètre à condensation intérieure. (Journal de Physique. Série II, 1883. pag. 166 und 450.)
- Curtis. Some observations on transpiration. (Bulet. Torrey Bot. Club. New-York. Vol. XXIX. 1902.)
- Dixon, Henry. Transpiration into a saturated atmosphere. (Proceed. of the Roy. Irish Academy. Ser. III. Vol. IV. No. 5. Dublin 1898.)
- Doroféjew, N. Beitrag zur Kenntnis der Atmung verletzter Blätter. (Ber. d. bot. Gesellsch. Berlin 1902. 7. Heft p. 396.)
- Drude, Oscar. Deutschlands Pflanzengeographie. (Handbuch zur deutsch. Landes- und Volkskunde. Stuttgart 1896.)
- Edlund, E. Handledning vid meteorologiska observationers anställande. 2 dra. uppl. omarb. och tillök. af H. E. Hamberg. Stockholm 1882.
- Ekholm, N. Undersökningar i hygrometri. Diss. Uppsala 1888.
- Freidenfelt, T. Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. (Flora. Marburg. Bd. 91. Ergänzungsband zum Jahrgang 1902.)
- Gain, Ed. Action de l'eau de sol sur la végétation. (Revue génér. de bot. pag. 15. Paris. Tome 7. 1895.)
- Grevillius, A. Biol.-physionom. Untersuchungen schwed. Haintälchen. (Bot. Ztg. 1894.)
- Hamberg, H. E. (I). Klimat. Handbok i Sveriges geografi af Dr. J. F. Nyström. pag. 102—180. Stockholm 1895.

- — (II). Om Skogarnes inflytande på Sveriges klimat. Bih. till Domänstyr. ber. 1 och 2. Ber. 1884. Stockholm 1885. 3. Luftens fuktighet. 1887. 4. Nederbörd och 5. Snötäcke 1895.
- — (III). Klimatet. Uppland. Skildring af land och folk. Band I. Häft 1. Uppsala 1901.
- — (IV). Sveriges klimat. Sveriges Rike. Handbok för det svenska folket utgifven under redaktion af Dr. J. F. Nyström. Ljus förlag. Stockholm 1899.
- Hauch og Oppermann. Haandbog i Skovbrug. Kjöbenhavn 1898—1902.
- Hedgecock, George. The relation of the water content of the soil to certain plants, principally mesophytes. (University of Nebraska. Bot. Surv. of Nebraska. VI. Studies in the vegetation of the state. II. Lincoln, Nebr. 1902.)
- Hemmendorf, Ernst. Om Ölands vegetation. Diss. Uppsala 1897.
- Hildebrandsson, Hildebrand. Bulletin mensuel de l'observatoire météorologique de l'université d'Upsal. Vol. XXXI—XXXIII. Upsal 1899—1902.
- Hoppe, E. Einfluß der Freilandvegetation und Bodenbedeckung auf die Temperatur und Feuchtigkeit der Luft. (Mitt. a. d. forstl. Versuchswes. Österreichs. XX. Wien 1895. Ref. Meteorol. Zeitschr. Jahrg. XIII. Wien 1896.)
- Hult, R. Blekinges Vegetation. Ett bidrag till växtformationernas utvecklingshistoria. (Medd. Soc. pro Flora et Fauna fenn. Helsingfors 12. 1885.)
- Häyrén, Ernst. Längszonerna i Ekenäs skärgård. (Geogr. fören. Tidskrift. Helsingfors 1900. No. 5 och 6.)
- Häck, F. Laubwaldflora Norddeutschlands. (Forschungen zur deutschen Landes- und Volkskunde. Stuttgart 1896.)
- Höglom, A. G. (I). Land och Vatten. Uppland. (Skildring af land och folk. Band I. Häft 1. pag. 1—62. Uppsala 1901.)
- — (II). Om sekulära höjningen af Vesterbottens kust. (Geol. För. Förh. Stockholm 106. Bd. IX. 1887. Häft 1.)
- Jost, L. (I). Über die Abhängigkeit des Blattes von seiner Assimilations-tätigkeit. (Jahrb. wiss. Bot. Berlin Bd. 27. 1895. pag. 403—480.)
- — (II). Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rotbuche. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Berlin 1894. pag. 188—197.)
- Jumelle (I). Influence comparée des amesthésiques sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes. (Compt. rend. Acad. sc. Paris. Vol. CXI. 1890. II. pag. 461.)
- — (II). Influence des amesthésiques sur la transpiration des végétaux. (Rev. génér. Bot. Vol. II. 1890. pag. 417.)
- — (III). Nouvelles recherches sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes. (Rev. génér. Bot. Vol. III. 1891. pag. 241.)
- Jönsson, B. Färgbestämningar af klorofyllet hos skilda växtformer. (Bih. K. Sv. vet. Ak. Handl. Stockholm Bd. 28. 1902. Afd. III. No. 8.)
- Kjellman, F. R. (I). Skandinaviska fanerogamfloras utvecklingshistoriska element. Öfvertr. af föreläs. Vårt 1896. Uppsala 1886.
- — (II). De nordiska trädens arkitektonik. (Nordisk Tidskrift. Stockholm 1900.)
- — (III). Om Nordens växväxter. Fören. (Heimdals folkskrifter. 31. Tredje årg. 1895. Uppsala 1895.)
- Kosiński, Ignacy. Die Atmung bei Hungerzuständen und unter Einwirkung von mechanischen und chemischen Reizmitteln bei *Aspergillus niger*. (Jahrb. wiss. Bot. Leipzig. Bd. 37. 1901. Heft 1.)
- Géneau de Lamurlière. Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. (Revue générale de Bot. Paris. T. IV. 1892.)
- Laurent, Em., et Marchal, Em. Recherches sur la synthèse des substances albuminoides par les végétaux. (Bull. de l'Ac. royale de Belgique. Brux. Janvier 1903.)

- Lidforss, Bengt. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. (Bot. Zentralbl. Cassel. Bd. LXVIII. 1896.)
- Lundström, A. N. Förklarande anmärkningar till kartan öfver skogarnes utbredning i Uppland. Uppland. (Skildring af land och folk. Band II. Heft 1. pag. 142—148. Uppsala 1903.)
- Mayer, Ad. Über die Atmungsintensität der Schattenpflanzen. (Landwirtsch. Versuchsst. Bd. 40. 1892. pag. 203—216.)
- An Malm, Gust. O. Ett exempel på människans inflytande på florans utveckling. (Bot. Not. Lund 1891. pag. 112—114.)
- Mattson, L. P. R. Botaniska reseanteckningar från Gotland, Öland och Småland. 1893 och 1894. (Bih. K. Sv. Vet. Ak. Handl. Stockholm Band 21. 1895. Afd. III. No. 8.)
- Matthaei, G. L. C. (I). The effect of temperature on carbon dioxide assimilation. (Annals of Botany. Dec. 1902. pag. 591—592.)
- — (II). On the effect of temperature on carbon dioxide assimilation. (Proceed. Roy. Soc. 1903. pag. 355—357.)
- Meyer, Arth. Über die Assimilationsprodukte der Laubblätter angiospermer Pflanzen. (Bot. Zeitg. Leipzig 1885.)
- Müller, P. E. Studien über natürliche Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin 1887.
- Müller (Thurgau), H. Die Transpirationsgröße der Pflanzen als Maßstab ihrer Anbaufähigkeit. (Mitteil. der Thurgauischen naturf. Ges. Frauenfeld 1892.) Zitiert nach Burgerstein.
- Möller, A. Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern im märkischen Sandboden. (Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1903. Heft 5 und 6.)
- Nadson, Georg. Die Stärkebildung aus organischen Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen. (Arbeiten des St. Petersburgers Naturforschervereins. 1889.)
- Nagamatz. Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyllfunktion. (Arbeiten des botanischen Institutes zu Würzburg. Bd. III. 1888.)
- Nikitinsky, J. Über die Zersetzung der Huminsäure durch physikalisch-chemische Agentien und durch Mikroorganismen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902. pag. 365—420.)
- Nilsson, Alb. (I). Om örtrika barrskogar. Tidskrift för Skogshushållning. Stockholm 1896.
- — (II). Några drag ur de svenska växtsamhällellenas utvecklingshistoria. (Bot. Not. Lund 1899.)
- Nordhausen, M. (II). Über Sonnen- und Schattenblätter. (Ber. d. bot. Ges. Berlin. Jahrg. 21. 1903. Heft 1. pag. 30—44.)
- — (I). Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie. (Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot. Leipzig. Bd. 37. 1901.)
- Nordvall, J. F. Om Sveriges skogar. (Föreningen Heimdals folkskrifter Stockholm No. 75. 1902.)
- Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie. Bd. I. Leipzig 1897. Bd. II. Teil I. Leipzig 1901.
- Ramann, E. Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. Berlin 1893.
- Reinitzer, F. Über die Eignung der Huminsubstanzen zur Ernährung von Pilzen. (Bot. Zeitung. 1900. pag. 59.)
- Sachs, J. Ein Beitrag zur Ernährungstätigkeit der Blätter. (Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Leipzig. Band III. 1884. Heft 1. oder Gesamelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig. Band I. 1892 zitiert im Texte.)
- Schimper, A. F. W. (I). Pflanzegeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- — (II). Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. (Botan. Zeitung. Leipzig 1885.)
- Schubert. Über die Ermittlung der Temperatur- und Feuchtigkeitsunterschiede zwischen Feld und Wald. (Meteorol. Zeitschr. Wien. Bd. X. 1893. pag. 451—457.)

- Sernander, Rutger (I). Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Diss. Uppsala 1894.
- — (II). Växtvärlden. Uppland. (Skildring af länd och folk. Band I. Häftet I. Uppsala 1901.)
- — (III). Den skandinaviska vegetationens utvecklingshistoria. Grundlinjer till föreläsningar. Sommarkurserna i Uppsala. 1895. Uppsala 1895.
- — (IV). Sveriges växtvärld i forntid och nutid. Sveriges Rike. Handbok för det svenska folket af Dr. F. Nyström. Ljus förlag. Stockholm 1900.
- — (V). Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien. (Englers Jahrb. für Syst. und Pflanzengeographie. Leipzig. Band 15. 1892. Heft 1.)
- — (VI). Ett Bidrag till kännedomen om Sveriges ekflora. (Bot. Not. 1886. pag. 146.)
- Stahl, E. (I). Über den Einfluß des schattigen und sonnigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. 16 Bd. 1883.)
- — (II). Der Sinn der Mycorrhizenbildung. (Jahrb. für wissenschaft. Bot. Leipzig. Bd. 34. 1900. Heft 4.)
- Stange, B. Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen Pflanzen. (Bot. Zeit. 1892.)
- Svedmark, E. Beskrifning till kartbladet Rådmansö. (Sveriges geolog. unders. Stockholm 1885. Ser. Aa. No. 95.)
- Svensson, Aron. Zur Kenntnis des ventilierten Psychrometers. Diss. Stockholm 1898.
- Törnebohm, A. E. Om sandstensbäckenet i Gestråkland. (Geol. För. förh. Band III. 1876—1877. pag. 412—420.)
- Warming, Eugen (I). Plantesaafund. Kjöbenhavn 1895.
- — (II). Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. (Naturhist. Foren. Festskrift. 1884.)
- Wiesner, Jul. (I). Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. (Arbeit. pflanzenphys. Inst. der k. k. Wiener Universität. Wien. VIII. Sitz.-Ber. der kais. Akad. der Wissenschaften. Math.-Naturw. Classe. Bd. LXXIV. Jahrg. 1876. Heft IV. Nov. 1877.)
- — (II). Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. (Sitzb. der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XCVI. Abt. I. Jahrg. 1887. Nov. 1888.)
- — (III). Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. (Ebenda. Bd. CII. Juni 1893.)
- — (IV). Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (Ebenda. Abt. I. Bd. CIV. Juli 1895.)
- — (V). Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen im arktischen Gebiete. (Ebenda. Abt. I. Bd. CIX. Mai 1900.)
- — (VI). Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (Denkschr. der Mat.-Naturw. Klasse der kais. Akad. der Wissensch. Wien. Band LXIV. 1896.)
- — (VII). Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. (Ebenda. Band LXVII. 1898.)
- — (VIII). Über die Formen der Anpassung der Blätter an die Lichtstärke. (Biolog. Centralbl. Bd. XIX. 1899. No. 1.)
- Winkler, Hans. Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. (Jahrb. wiss. Bot. Berlin. Bd. 32. 1898.)
- Winkler, Hubert. Pflanzengeograph. Studien über die Formation des Buchenwaldes. Aus dem Königl. bot. Garten zu Breslau. Diss. Breslau 1901.
- Voechting, H. Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. (Bot. Zeitung. 1891.)
- Wollny, E. Forstlich-meteorologische Beobachtungen. (Meteorol. Zeitschr. Jahrg. 13. 1896. 76—77.)

- Giltay, E. Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa. II. (Pringsh. Jahrb. wiss. Bot. Berlin. Bd. 32. 1898. pag. 477.)
 Hilgard, E. W. Über den Einfluß des Kalkes als Bodenbestandteil auf die Entwicklungsweise der Pflanzen. (Forsch. auf d. Geb. d. agrik. Physik. Hrsg. v. Wollny. Heidelberg. Bd. 10. 1898. pag. 185.)
 Geneau de Lamarlière. Sur la respiration, la transpiration et le poids sec des feuilles développées au soleil et à l'ombre. (Compt. rend. Ac. sc. Paris. Vol CXV. 1892. zitiert im Texte pag. 90).

Tafelerklärung.

- Tafel IV. Vegetationsbild aus einem Eschenhain auf Skabbholmen. Unter den Bäumen und Sträuchern bemerkt man die Esche, *Rhamnus cathartica*, *Alnus glutinosa*, Bodenvegetation aus *Mercurialis perennis*, *Allium ursinum*, *Stachys silvatica*, *Geranium silvaticum*, *Spiraea ulmaria* bestehend. *Geranium silvaticum* und *Allium ursinum* blühend. Photographische Aufnahme vom Verfasser, 20. Juni 1903.
- Tafel V. Vegetationsbild aus einem Haselhain. Im Hintergrunde einige Espenstämme, die sich über die Haselsträucher erheben. Bodenvegetation aus *Paris quadrifolia*, *Orob. vernus*, *Geranium silvaticum*, *Milium effusum*, *Rubus saxatilis*, *Ribes alpinum*, *Anthriscus silvestris*. Junge Sprößlinge von *Populus tremula* und *Sorbus aucuparia*. Ström im Kirchspiel Österåker. Photographische Aufnahme v. Verf. Juni 1903.
- Tafel VI. Vegetationsbild aus einem Haselhain. Unter den Sträuchern bemerkt man *Lonicera xylosteum*, *Corylus avellana* und *Prunus padus*. Bodenvegetation aus *Allium ursinum* (massenhaft, blühend), *Geranium silvaticum* (blühend), *Melandrium rubrum* (blühend), *Arenaria trinervia* (rechts auf dem Bilde, kleine Blüten), *Milium effusum*, *Solidago virgaurea*, *Geum rivale*, *Polystichum filix mas* u. a. bestehend. Skabbholmen. Photographische Aufnahme v. Verf. 20. Juni 1903.
- Tafel VII. Vegetationsbild aus einem Haselhain mit weniger reichem Boden. *Corylus avellana* im Vordergrunde und rechts ein Stämmchen von *Picea excelsa*. Bodenvegetation aus *Geranium silvaticum*, *Orob. vernus*, *Milium effusum*, *Anthriscus silvestris*, *Polystichum filix mas*, *Anemone nemorosa* bestehend. Ström im Kirchspiel Österåker. Photographische Aufnahme v. Verf. 25. Juni 1903.
- Tafel VIII. Vegetationsbild von einer sonnenoffenen Wiese auf Skabbholmen. Bodenvegetation aus *Geranium silvaticum*, *Conrallaria majalis*, *Achillea millefolium*, *Polygonatum officinale*, *Cirsium heterophyllum*, *Anthriscus silvestris* bestehend. Photographische Aufnahme v. Verf. 20. Juni 1903.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München

Verlag von *Gustav Fischer in Jena.*

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Verlag von *Gustav Fischer in Jena.*

Reproduktion von J. B. Oernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München

New York Botanical Garden Library

QK 289 .H45 gen
Hesselman, Henrik/Zur Kenntnis des Pflanz

3 5185 00104 5010